

DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DEL GÉNERO *Trifolium* L. EN CAMPOS DE CULTIVO ABANDONADOS

J.M. RIVERO MARTÍN¹ y A. PUERTO MARTÍN².

¹ Departamento de Ciencias Aplicadas. Centro de Enseñanzas Integradas de Cáceres.
Avenida de la Universidad s/n. 10004 Cáceres (España).

² Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca.
Campus "Miguel de Unamuno". 37007 Salamanca (España).
Correo-e: apuerto@gugu.usal.es

RESUMEN

Las especies del género *Trifolium* L. varían cualitativa y cuantitativamente con el tiempo de abandono de las prácticas agrícolas de laboreo. Este hecho, en principio evidente, ha llevado a plantear un estudio más profundo de la secuencia sucesional de pastos en distintas localidades de la provincia de Salamanca (Oeste de España). En dicho gradiente se aprecia una participación de veintidós especies de trébol, con un valor medio de cobertura del 9,4 %. Tanto la cobertura media como el número de especies aumentan a lo largo de la sucesión. Los resultados aportados por el análisis de correspondencias concuerdan con el planteamiento, si bien al gradiente sucesional se superpone parcialmente otro de humedad edáfica. Los valores de diversidad alfa, diversidad gamma y heterogeneidad, aumentan a lo largo del transcurso sucesional, a medida que se van diversificando las condiciones del medio, cada vez más alejadas de la homogeneidad impuesta por la roturación continuada. Se demuestra la sensibilidad de las especies de trébol a los cambios inherentes a la secuencia sucesional estudiada si bien existen otras fuentes de variación subordinadas.

Palabras clave: Pastizal, trébol, sucesión, Salamanca.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades de pastos, a pesar de su aparente simplicidad, están influenciadas por numerosos factores ambientales (Tilman, 1987). Posiblemente, los más importantes sean la disponibilidad de recursos limitantes, el pasado histórico, las características físicas del hábitat, el pastoreo, el mutualismo y las perturbaciones. Su distinta participación hace que se cuente con numerosas posibilidades en las configuraciones comunitarias, lo que ya se aprecia en sus rasgos macroscópicos. No obstante, aunque

todos estos factores se superponen en mayor o menor medida, siempre es posible destacar el rasgo o los rasgos más sobresalientes que inciden en la segregación de las especies. Los estudios que se vienen realizando están enfocados a facilitar este objetivo, de forma que suelen elegirse gradientes cuya determinante ambiental prioritaria es ya conocida. Sistemas de ladera, influencia del arbolado, cambios determinados por la profundidad del suelo, variaciones en la carga ganadera, entre otros, son algunos ejemplos en los que se buscan relaciones directas entre causa y efecto.

En realidad, los primeros planteamientos realizados obedecieron a la necesidad de una tipificación integral, efectuando inventarios en profundidad de las comunidades (taxocenosis) de fanerógamas. Pero incluso estos intentos sobre taxocenosis amplias demostraron que podían eliminarse muchas especies, unas porque al ser generalistas carecían de importancia en las tipificaciones, y otras debido a que al ser muy poco frecuentes en los pastizales dependían mucho del azar, es decir, originaban ruido estadístico en la información disponible (Díaz Pineda *et al.*, 1983). Pronto se advirtió que frente a las taxocenosis amplias podían inventariarse otras comunidades más restringidas, lo que simplificaba las tipificaciones. Así, se comprobó la utilidad de los inventarios restringidos a familias concretas, principalmente gramíneas y leguminosas (Pastor *et al.*, 1986; Díez *et al.*, 1994). Un paso más en la reducción de las comunidades o taxocenosis a inventariar, lo constituyen las especies de un único género, como los realizados en el oeste español con el género *Trifolium* L. (Puerto *et al.*, 1984; Rivero y Puerto, 1996).

Aunque los trabajos basados en las especies de sólo un género son escasos, cuando se trata del género *Trifolium* el interés de las tipificaciones es alto. Hay que contar con el elevado número de especies y su abundante presencia en los pastos mediterráneos (Zohary y Heller, 1984), pero también con sus elevados contenidos en proteína, riqueza en fósforo, calcio y otros nutrientes minerales de singular importancia para los herbívoros (Puerto *et al.*, 1983). Se debe añadir la alta capacidad del género en la fijación simbiótica del nitrógeno atmosférico (Leung *et al.*, 1994), valores que destacan desde las primeras etapas sucesionales incluso en ambientes severos (7 g/m^2 al año; Holter, 1984).

El objetivo del trabajo es acercarse a la posibilidad de tipificación de diversas etapas sucesionales en comunidades de pastizal, utilizando para ello únicamente la información aportada por las especies del género *Trifolium*. La base, como ya se ha indicado, es que dichas especies son abundantes cualitativa y cuantitativamente, lo que implica contar con una taxocenosis razonablemente amplia, representativa de taxocenosis o comunidades de rango superior (Margalef, 1974). Se añade, que aunque la mayoría de las especies son anuales, presentan una considerable variación en sus historias vitales, características de nicho y dinámica sucesional.

Como es evidente, a medida que las taxocenosis van siendo más restringidas, la pérdida de información aumenta. Resulta claro que la mayor información se obtendría muestreando la fitocenosis, luego la taxocenosis de las fanerógamas, la de las leguminosas y, por último, la constituida por las especies de un género, aunque sea de amplio espectro. En este caso, la evidencia mencionada implica la dificultad del estudio.

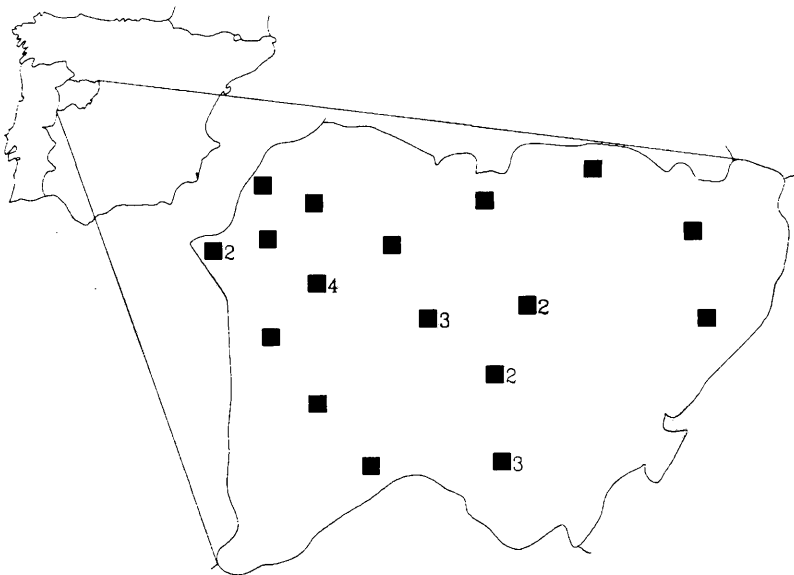
MATERIAL Y MÉTODOS

Se han considerado 27 localizaciones, distribuidas en 17 términos municipales de la provincia de Salamanca (Centro-Oeste de España; Figura 1). Dada lo amplio del territorio, tanto la precipitación como la temperatura media anual son variables, estando la primera comprendida entre 500 y 800 mm y la segunda en el rango de 11 a 16 °C (Atlas Nacional de España, 1992).

FIGURA 1

Distribución de las localidades donde se realizaron los inventarios en la provincia de Salamanca (España). Cuando el número de inventarios es superior a uno, se indica con la cifra correspondiente.

Distribution of sites in the province of Salamanca (Spain) where inventories were made. When the number of inventories was greater than 1, it is indicated with the corresponding figure.



Si bien cada secuencia sucesional resulta peculiar debido a causas como el sustrato, la humedad o la topografía, en una primera aproximación cabe distinguir dos grandes grupos de tipología muy diferente. El primer grupo (20 localizaciones) comprende el abandono de cultivos de cereal en la penillanura salmantina, con suelos de distinta potencia pero que quedan englobados dentro de los Cambisoles, siendo el relieve suavemente ondulado (lo que origina diferencias en cuanto a la humedad edáfica entre sucesiones). El segundo grupo (7 localizaciones) abarca el abandono de las prácticas tradicionales de laboreo en bancales con olivos (*Olea europaea* L.), almendros (*Prunus dulcis* (Miller) D. A. Webb) y cerezos (*Prunus avium* L.). En este caso se trata de suelos de origen antropogénico, muy mejorados, con la geomorfología peculiar de los bancales, que implica la ausencia de pendientes y diferencias de humedad debidas únicamente a la climatología local.

Para establecer las diferentes secuencias sucesionales que proporcionaran un grado adecuado de homogeneidad ambiental, el muestreo se llevó a cabo por localizaciones, estableciendo en cada una cuatro niveles de edad. Son excepción dos casos de cultivo de cereal, en los que la falta de homogeneidad para las edades superiores obligó a reducir el número a tres niveles. Se ha buscado la máxima sencillez, dado lo complejo que es ya de por sí analizar sucesiones diferentes y referidas a las especies de un sólo género, por lo que los niveles mencionados quedan en la forma: 0 años, 1 año, pocos años (en torno a 7) y muchos años (alrededor de 25). En cada nivel se estableció una parcela circular de 20 m de radio, que define el espacio dentro del cual se llevó a cabo el muestreo (método sincrónico).

Los inventarios se realizaron mediante cinco cuadrados de 0,5 m de lado, distribuidos al azar en los claros de las parcelas mencionadas para evitar la influencia directa de los árboles. En cada cuadrado se anotaron las coberturas de las especies de tréboles presentes (denominación según Zohary y Heller, 1984), expresadas como la estima del porcentaje de suelo cubierto por cada una de ellas en su proyección vertical. Dicho criterio es recomendable, frente a los métodos puntuales, cuando se trata de coberturas generalmente bajas, menores del 15%, al igual que para la aplicación de índices estructurales (Mitchell *et al.*, 1988). Dadas las diferencias fenológicas, cada parcela fue revisada tres veces (final de Mayo, mediado de Junio y principio de Julio), con el objetivo de evitar distorsiones en la valoración de unas especies respecto a otras. También se tuvieron en cuenta las especies presentes pero que no aparecían en las unidades de muestreo. Al efectuar la media de los cinco cuadrados, dato con el que se procede a los análisis estadísticos, se les asignó el valor arbitrario de 0,1%.

Para el tratamiento de los datos se aplica el análisis factorial de correspondencias, dado que la matriz obtenida presenta numerosos vacíos y fuertes variaciones en las coberturas, lo que imposibilitaba la normalización (Bonin y Tatoni, 1990). Dicho análisis fue realizado mediante el paquete estadístico SPAD. En el cálculo de la diversidad se efectuó mediante el índice H' (Shannon y Weaver, 1949). Dicho índice, como todos los de diversidad, no se ha librado de las críticas. Sin embargo, a pesar de la principal que suele hacerse, su mayor dependencia de las especies dominantes que del número total de especies, sigue siendo el más utilizado. El contar con la componente de riqueza proporciona una idea de hasta qué punto ocurre así. Además, al basarse en probabilidades, permite la estima de la heterogeneidad de una manera sencilla, ya que basta con restar a la diversidad gamma (de un nivel superior) la media de las diversidades alfa (de un nivel inferior) (Margalef, 1974).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los 78 inventarios (media de cinco cuadrados de muestreo cada uno) que se realizaron siguiendo el abandono de cultivos de cereal (20 localidades) aparecen 20 especies de tréboles, cuyas coberturas medias y porcentaje de presencias se recogen en la Tabla 1. La suma de las coberturas medias es del 7,4%, destacando *T. arvense*, *T. glomeratum* y *T. striatum*, que superan individualmente el 1% y alcanzan, en conjunto, el 4,62%, cifra que se acerca a los 2/3 del total del género. En cuanto a las frecuencias, son bajas para la mayoría de las especies (más de la mitad no aparecen ni en el 10% de los inventarios). Este hecho constituye un reflejo de la dispersión geográfica de los muestreos, de la disparidad de sucesiones, y de los propios relevos florísticos ligados a las secuencias temporales.

En la Tabla 2 se recogen los valores medios de las coberturas y de la riqueza en especies para cada uno de los cuatro grupos establecidos por su edad. Se aprecia un incremento claro tanto en la cobertura total de las especies del género como en el número medio de especies que aparecen en las distintas edades. Estas diferencias resultan, en general, significativas, salvo para la cobertura en las edades más avanzadas. El incremento en cobertura y el incremento en riqueza según progresa la sucesión ponen de manifiesto que, a pesar del amplio espectro de hábitats que ocupan las especies del género, hay una marcada tendencia hacia las condiciones edáficas mejores.

En cuanto a los 28 inventarios correspondientes a la sucesión tras el abandono de cultivos arbóreos, aparecen 14 especies de tréboles, cuyas coberturas medias y porcentaje de presencias quedan anotados en la Tabla 1. En este caso, la cobertura media es de

TABLA I

Especies de tréboles presentes en el conjunto de los inventarios con indicación de sus valores de cobertura media y porcentaje de presencias en los mismos (denominaciones de Zohary y Heller, 1984).

Species of clover present, percentage of each species, along with their mean cover value (Zohary and Heller, 1984).

		Cultivos de cereal		Cultivos arbóreos	
		Cobertura	Presencias	Cobertura	Presencias
		media (%)	(%)	media (%)	(%)
<i>T. arvense</i>	<i>T. arv.</i>	1,42	89,7	2,43	92,9
<i>T. glomeratum</i>	<i>T. glo.</i>	1,99	88,5	4,74	85,7
<i>T. campestre</i>	<i>T. cam.</i>	0,93	62,8	1,07	42,9
<i>T. striatum</i>	<i>T. sta.</i>	1,21	52,6	1,15	21,4
<i>T. retusum</i>	<i>T. ret.</i>	0,42	38,5		
<i>T. angustifolium</i>	<i>T. ang.</i>	0,17	25,6	0,27	25,0
<i>T. dubium</i>	<i>T. dub.</i>	0,28	23,1		
<i>T. gemellum</i>	<i>T. gem.</i>	0,10	23,	0,75	39,3
<i>T. repens</i>	<i>T. rep.</i>	0,12	7,7	0,07	3,6
<i>T. cherleri</i>	<i>T. che.</i>	0,04	7,7	0,01	3,6
<i>T. subterraneum</i>	<i>T. sub.</i>	0,04	7,7	2,94	28,6
<i>T. bocconeii</i>	<i>T. boc.</i>	0,1	6,4		
<i>T. micranthum</i>	<i>T. mir.</i>	0,03	6,4		
<i>T. strictum</i>	<i>T. stc.</i>	0,3	5,1		
<i>T. tomentosum</i>	<i>T. tom.</i>	0,01	5,1	0,26	25,0
<i>T. pratense</i>	<i>T. pra.</i>	0,0	2,6		
<i>T. ornithopodioides</i>	<i>T. orn.</i>	0,01	2,6		
<i>T. scabrum</i>	<i>T. sca.</i>	0,01	2,6	0,31	14,3
<i>T. smyrnaeum</i>	<i>T. smy.</i>	0,01	2,6	0,01	3,6
<i>T. ochroleucon</i>	<i>T. och.</i>	0,01	1,3		
<i>T. stellatum</i>	<i>T. ste.</i>			0,51	17,9
<i>T. hirtum</i>	<i>T. hir.</i>			0,50	10,7

TABLA 2

Valores medios de la cobertura y del número de especies del género *Trifolium* L. en cada nivel de la secuencia sucesional, su desviación estándar, t de Student y la significación de las diferencias.

Mean cover values and number of species of the genus Trifolium L in each level of successional sequence, their standard deviation, Student's t and significance of differences.

Edad abandono	Cobertura		Riqueza	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
<u>Cultivo de cereal</u>				
0 años	0,31	0,25	1,90	0,98
1 año	3,71	5,45	3,30	1,17
pocos años	10,84	5,45	5,85	1,46
muchos años	15,38	9,14	7,72	2,32
ANOVA	F = 25,752	p<0,001	F = 54,091	p<0,001
0 años - 1 año	t = 2,786	p<0,01	t = 4,114	p<0,001
0 años - pocos	t = 8,639	p<0,001	t = 10,08	p<0,001
0 años - muchos	t = 7,384	p<0,001	t = 10,28	p<0,001
1 año - pocos	t = 4,140	p<0,001	t = 6,084	p<0,001
1 año - muchos	t = 4,839	p<0,001	t = 7,524	p<0,001
pocos - muchos	t = 1,881p	ns (p<0,07)	t = 3,008	p<0,01
<u>Cultivos arbóreos</u>				
0 años	0,14	0,10	1,28	0,76
1 año	4,30	2,96	2,86	1,35
pocos años	23,60	8,82	5,14	1,57
muchos años	31,95	18,22	7,29	1,38
ANOVA	F = 15,141	p<0,001	F = 25,591	p<0,001
0 años - 1 año	t = 3,711	p<0,05	t = 2,694	p<0,05
0 años - pocos	t = 7,039	p<0,001	t = 5,846	p<0,001
0 años - muchos	t = 4,544	p<0,001	t = 10,09	p<0,001
1 año - pocos	t = 5,495	p<0,001	t = 2,921	p<0,05
1 año - muchos	t = 3,888	p<0,01	t = 6,080	p<0,001
pocos - muchos	t = 1,881	p ns	t = 2,710	p<0,05

15%. Sobresalen *T. arvense*, *T. campestre*, *T. glomeratum*, *T. striatum* y *T. subterraneum* que, en conjunto, alcanzan el 12,3%, siendo sus valores individuales superiores al 1%. Las coberturas medias y el número de especies de tréboles, según los niveles del gradiente de edad establecido, aparecen en la Tabla 2, donde se aprecian incrementos muy claros para ambos parámetros durante el proceso sucesional. Como para los cultivos de cereal, las diferencias son por lo común significativas entre los distintos grupos, excepto para los de mayor edad. De hecho, aunque las coberturas finales son siempre elevadas, los valores se potencian al alcanzarse en algunos inventarios recubrimientos particularmente altos de determinadas especies. Así ocurre con *T. subterraneum*, que en ocasiones llega a ocupar el 40% de la superficie muestreada. Esto da razón de las altas desviaciones para las edades más avanzadas y de la falta de significación respecto al grupo anterior.

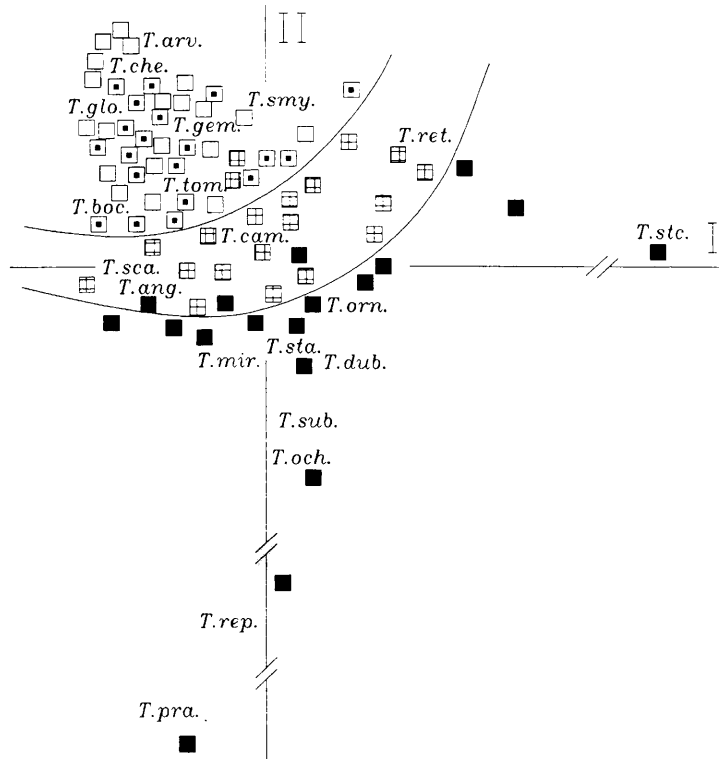
Una vez realizado este análisis preliminar, los datos han sido sometidos al análisis de correspondencias. En lo que se refiere al grupo de inventarios relacionados con el abandono de cultivos de cereal, el plano definido por los dos primeros ejes (38,6% de absorción) muestra una neta concentración de inventarios (o parcelas, en su significado territorial) en el cuarto cuadrante (Figura 2). La secuencia sucesional puede establecerse con bastante claridad, si bien las edades de cero y un año se encuentran muy mezcladas, lo que posiblemente obedece al poco tiempo transcurrido y a la disparidad de sucesiones. A partir de este núcleo, bastante compacto, se va produciendo una segregación en forma de abanico, lo que implica una segregación de las secuencias sucesionales, quedando muy bien definidos los límites para las edades de pocos y muchos años. Ahora bien, para las parcelas de mayor edad la dispersión es mucho mayor, ya que es en ellas donde se ponen mejor de manifiesto los resultados de cada sucesión según sus características. Se encuentra que algunos inventarios de estas edades superiores se separan muy poco del grupo anterior, lo que da a entender que el proceso transcurre sin muchos cambios. Sin embargo, en otros casos la separación es mayor, lo que implica peculiaridades de algunas sucesiones que difieren mucho de las restantes. Dichas peculiaridades se relacionan principalmente con la humedad edáfica, que es alta sobre todo para las dos parcelas situadas en los valores negativos altos del segundo eje. Dichas parcelas se relacionan con las especies *T. repens* y *T. pratense*, especies perennes que requieren humedad durante todo el año. Otra sucesión que destaca del conjunto, relacionada también en parte con la humedad edáfica, llega a su estado final hacia los valores positivos altos del primer eje. Se relaciona con *T. strictum*, especie anual que se presenta frecuentemente en los lugares pastados por ganado ovino. De esta forma, al principio de las distintas sucesiones se produce un agrupamiento de los inventarios, motivado porque el laboreo tiende a hacer uniformes las condiciones del medio. *T. ar-*

vense, *T. cherleri* y *T. glomeratum* se sitúan en este inicio sucesional (Díaz-Pineda *et al.*, 1987). Les siguen otras especies, a las que también cabe considerar pioneras o de ocupación temprana, como *T. bocconeii*, *T. tomentosum*, *T. gemellum* y *T. smyrnaeum*. En el extremo contrario, es decir, en edades sucesionales avanzadas, se encuentran especies entre las que, aparte de las ya citadas, están *T. ochroleucon*, *T. dubium*, *T. striatum* y *T. subterraneum*, cuyo margen de dispersión es más amplio.

FIGURA 2

Sucesión tras el abandono de cultivos de cereal en el plano principal del análisis de correspondencias. Distribución de los inventarios (cuadrados blancos: 0 años, con punto: 1 año, rayados: pocos años y negros: muchos años) y de las especies de *Trifolium* L. (Abreviaturas según se indican en la Tabla 1).

*Succession after the abandonment of land cultivates for cereals on the provincial plane of correspondence analysis. Distribution of inventories (white squares, 0 years; with dot, 1 year; crossed few years; black, many years) and of species of *Trifolium* L. (abbreviations as indicated in Table 1).*



Como se aprecia, en el planteamiento del muestreo se han tenido en cuenta diferentes posibilidades, lo que implica que, en términos de cambios, unas sucesiones progresan mucho desde su inicio, por lo común las más fértiles, y otras lo hacen poco. Esto implica que una sucesión pobre puede alcanzar su estado en una especie de trébol que, en cuanto a su hábitat, difiere poco de las características iniciales, siendo mayor el progreso (siempre por el cambio de medio) para las sucesiones mesófilas y mucho más avanzado para las hidrófilas. De la Figura 2 se deduce que la gama de posibilidades es muy amplia, pero el tratamiento por separado de las distintas sucesiones es un tema demasiado conocido como para que resulte de interés. Por ello, el objetivo del trabajo consiste en una apreciación generalizada de sucesiones de distinta índole, para comprobar si el género *Trifolium* tiene capacidad para caracterizarlas en conjunto, lo que por supuesto, no implica que un comienzo en una especie propia de localizaciones pobres y arenosas, como *T. cherleri*, acabe dando lugar a comunidades dominadas por una especie fuertemente hidrófila, como *T. pratense*. La segregación que se consigue mediante el análisis de correspondencias permite comprobar que dicha caracterización conjunta es posible, aunque con los desfases que podrían esperarse a la vista de lo comentado.

En cuanto a los inventarios realizados en parcelas con cultivos arbóreos, el análisis de correspondencias muestra en el plano definido por los dos primeros ejes (46,8% de absorción) la dispersión de los mismos con el aumento del tiempo de abandono (Figura 3).

Aunque la representación gráfica sea diferente a la que se obtiene para los cultivos de cereal, la interpretación resulta muy similar. En este caso, se obtiene un núcleo central, constituido por la fase de cultivo, como reflejo de la uniformidad que imponen las labores agrícolas. A partir de este núcleo central, siguiendo un esquema más o menos concéntrico, pueden distinguirse seriadamente los distintos grupos de edad establecidos, incluso el de un año, posiblemente porque en este caso las sucesiones son más parecidas entre ellas, al no ser muy significativas las variaciones edáficas (cultivos en terrazas). Esto ocasionaría que inmediatamente después del abandono del terreno se pongan de manifiesto cambios sucesionales conjuntos.

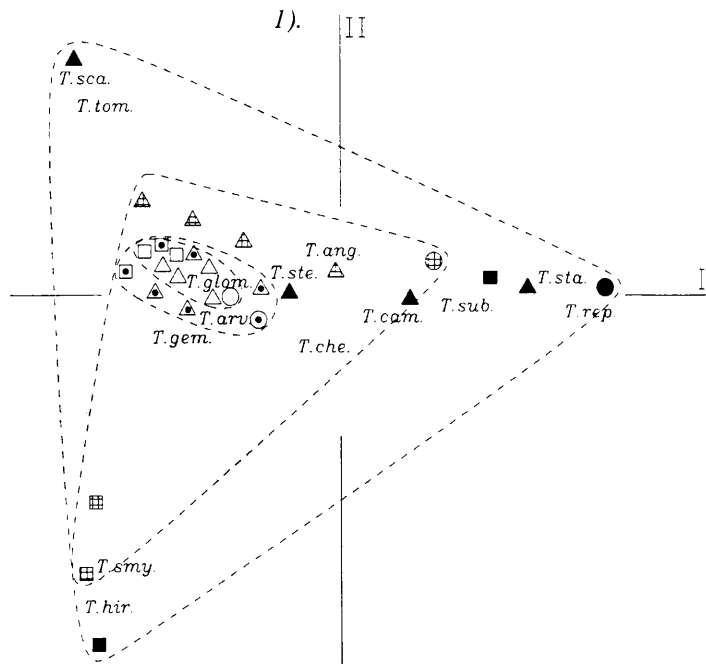
Sin embargo, a partir de estas fases iniciales, se impone la dispersión, cada vez más amplia con el progreso sucesional. Dicha dispersión queda recogida en el plano por tres tendencias, indicadoras otras tantas modalidades de sucesiones. La más neta se orienta hacia los valores positivos del primer eje, estando caracterizada por especies como *T. repens*, *T. striatum* y *T. subterraneum*, todas ellas propias de zonas influenciadas por el arbolado y con cierta humedad edáfica (González y Díaz-Pineda, 1980). Las otras dos tendencias parecen condicionadas por su situación en banales termófilos de

Las Arribes del Duero, una con olivos y otra con almendros, lo que puede que no se deba sólo a la especie de árbol de que se trate, sino a que existe cierta discriminación geográfica en el cultivo de estos árboles, por lo que las diferencias se deben relacionar con factores de dispersión y aprovechamiento (Martín y Pastor, 1984) No obstante, la termofilia es común, lo que viene corroborado por las especies que se sitúan en estas zonas del plano, generalmente propias de terrenos secos y cálidos (Martín y Pastor, 1984).

FIGURA 3

Sucesión tras el abandono de las prácticas de laboreo en cultivos arbóreos en el plano principal del análisis de correspondencias. Distribución de los inventarios (símbolos blancos: 0 años, con punto: 1 año, rayados: pocos años y negros: muchos años; triángulos: cultivos de *Olea europaea* L., cuadrados: cultivos de *Prunus dulcis* (Miller) D. A. Webb y círculos: cultivos de *Prunus avium* L.) y de las especies de *Trifolium* L. (abreviaturas ya indicadas en la Tabla 1).

*Succession after the abandonment of tilling in tree cultures on the principal plane of correspondence analysis. Distribution of inventories (white symbols, 0 years; with dot, 1 year; crossed, few years; black, many years. Triangles, cultures of *Olea europaea* L., squares, cultivations of *Prunus dulcis* (Miller) D. A. Webb and circles, cultivations of *Prunus avium* L.) and of species of *Trifolium* L. (abbreviations as indicated in Table 1).*

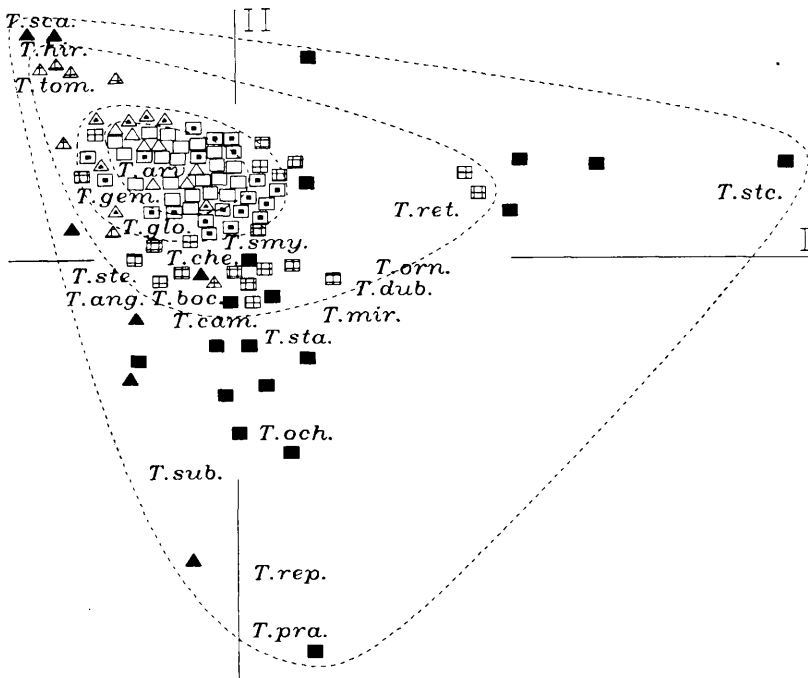


De nuevo se aprecia una superposición de sucesiones, pero en términos globales, que son los de mayor interés en este caso, también el género *Trifolium* demuestra ser un buen indicador, al menos para las características generales, de los cambios que se producen con el transcurso del tiempo. Por supuesto, cabe añadir los matices indicados para los cultivos de cereal.

FIGURA 4

Sucesión tras el abandono de las prácticas de laboreo en el plano principal del análisis de correspondencias. Distribución de inventarios (símbolos blancos: 0 años, con punto: 1 año, rayados: pocos años y negros: muchos años; triángulos: abandono del laboreo en cultivos arbóreos, cuadrados: abandono del laboreo tras cultivos de cereal) y de las especies de *Trifolium* L. (abreviaturas ya indicadas en la Tabla 1).

*Succession after the abandonment of tilled land on principal plane of correspondence analysis. Distribution of inventories (white symbols, 0 years; with dot, 1 year; crossed, few years; black, many years. Triangles, abandonment of tree cultures; squares, abandonment of tilling after cereal cultivation) and of species of *Trifolium* L. (abbreviations as indicated in Table 1).*



Aunque el contraste entre los dos grandes tipos de sucesiones que se han venido diferenciando (cereal y cultivos arbóreos) es muy marcado, se han conjuntado ambos en un nuevo análisis de correspondencias, para apreciar hasta qué punto llega el poder discriminatorio de las especies de tréboles. La Figura 4 recoge la dispersión de inventarios y especies en el plano principal (27,7% de absorción). Dicha dispersión adquiere una forma concéntrica, con fuerte agrupación de los inventarios de menor edad, consecuente con la mayor uniformidad de las condiciones iniciales (Symonides, 1988), y dispersión creciente a medida que se va pasando a las edades superiores. Siempre tratando en términos generales, hay que volver a admitir que la ordenación obtenida refleja bastante bien la tendencia sucesional colectiva, aunque se trate de sucesiones muy distintas. Evidentemente, como en los casos anteriores, hay algunas superposiciones de edades, pero esto es lógico dadas las peculiaridades de las sucesiones implicadas.

La ordenación de las especies en el plano sólo sitúa a *T. arvense* en el límite fijado para el área de cero años, siendo *T. glomeratum* y *T. gemellum* las que ocupan la demarcación de un año. Como especies más alejadas de estas situaciones iniciales y, por lo tanto, relacionadas con las sucesiones más peculiares dentro del conjunto, se vuelve a encontrar *T. pratense*, *T. strictum*, *T. repens*, *T. subterraneum* y *T. ochroleucon*. El resto de las especies tiende a ocupar situaciones intermedias. La distribución realizada por el análisis concuerda con lo descrito para estas especies en otras apreciaciones de la dinámica sucesional (Puerto *et al.*, 1986).

Los aspectos más puramente estructurales tienen también valor para complementar o confirmar algunas de las apreciaciones realizadas respecto a los análisis de correspondencias, ya que se trata de una metodología totalmente independiente de la seguida hasta ahora. Así, en la Tabla 3, se aprecia que los valores de diversidad aumentan de forma clara a lo largo de la secuencia sucesional. Para la diversidad alfa, las diferencias son significativas, exceptuando el paso de pocos a muchos años en el caso de los cultivos arbóreos. Esto implica que se pasa paulatinamente de una situación de severidad ambiental, con pocas especies y dominancia por parte de una o algunas de ellas, a condiciones menos severas, donde aparecen más especies sin dominancia acusada. Se corroboran de esta forma las tendencias encontradas estudiando inventarios de taxocenosis más amplias de pastizal (Díaz-Pineda *et al.*, 1987). Ahora bien, para dichas taxocenosis, hacia el final de la sucesión, el pastoreo impone un freno a la subida de la diversidad al favorecer a determinadas especies que se vuelven dominantes (Puerto *et al.*, 1990). No obstante, aunque este efecto parece evidente para las gramíneas, no se conoce de momento el papel que desempeña sobre las leguminosas, salvo en casos de pastoreo muy intenso (potenciación de *T. subterraneum* en áreas fuertemente pastadas).

TABLA 3

Valores medios de la diversidad alfa, su desviación estándar, t de Student y la significación de las diferencias. También se incluye la diversidad gamma y la heterogeneidad.

Mean values of alpha diversity, their standard deviation, Student's t, and significance of differences. Also shown are gamma diversity and heterogeneity.

	Diversidad alfa media	Desviación estándar	Diversidad gamma	Heterogeneidad
Edad abandono				
Cultivo de cereal				
0 años	0,69	0,69	1,07	0,38
1 año	1,26	0,52	1,75	0,49
pocos años	1,88	0,51	2,54	0,66
muchos años	2,25	0,39	3,32	1,07
ANOVA	F = 25,697	p<0,001		
0 años - 1 año	t = 2,921	p<0,01		
0 años - pocos	t = 6,174	p<0,001		
0 años - muchos	t = 8,407	p<0,001		
1 año - pocos	t = 3,811	p<0,001		
1 año - muchos	t = 6,576	p<0,001		
pocos - muchos	t = 2,486	p<0,05		
Cultivos arbóreos				
0 años	0,42	0,52	0,97	0,55
1 año	0,89	0,61	1,60	0,71
pocos años	1,67	0,42	2,39	0,73
muchos años	2,05	0,31	2,91	0,86
ANOVA	F = 14,129	p<0,001		
0 años - 1 año	t = 3,711	p<0,05		
0 años - pocos	t = 7,039	p<0,001		
0 años - muchos	t = 4,544	p<0,001		
1 año - pocos	t = 5,495	p<0,001		
1 año - muchos	t = 3,888	p<0,01		
pocos - muchos	t = 1,881	p ns		

Seguramente existe un sesgo en cuanto a las tendencias de las especies de tréboles, en el sentido de que son más abundantes las adaptadas a los hábitats más fértiles que, en cada sucesión en particular, coincidirían con las fases más avanzadas. También hay que tener en cuenta que varias de las sucesiones que intervienen posiblemente no alcanzan por falta de pastoreo el estado de descenso de la diversidad, pero posiblemente hay que fiarse más de la posibilidad anterior.

En cuanto a la diversidad gamma ocurre algo parecido, si bien en este caso la explicación es más sencilla y no hace sino resaltar las diferencias mencionadas entre sucesiones. Así, para cualquier grupo de edad que se considere, la diversidad gamma o diversidad de conjunto pone de manifiesto dichas diferencias. En el inicio de la sucesión, la severidad ambiental hace que repita con frecuencia de unos lugares a otros la misma composición específica, por lo que la diversidad gamma no es muy alta. A medida que las distintas sucesiones van poniendo de relieve su peculiaridad, las posibilidades son múltiples, por lo que la diversidad gamma aumenta.

Precisamente, la disparidad de sucesiones hace que de hecho los aumentos de la diversidad gamma sean comparativamente superiores a los de la diversidad alfa. Esto, como es lógico, se traduce en que la heterogeneidad también se incrementa a lo largo de la sucesión. Cabe esperar que a mayor heterogeneidad mayor sea la dispersión de los inventarios en el análisis de correspondencias, y esto es lo que ocurre en efecto. Los aumentos de la diversidad gamma y de la heterogeneidad, deben entenderse por tanto como el resultado de la diferencia que se produce entre sucesiones, diferencia que a su vez está mediatizada por el ajuste del proceso sucesional a cada localización en concreto.

CONCLUSIONES

Las especies del género *Trifolium* demuestran ser muy sensibles a los cambios temporales que se producen tras el abandono de las labores agrícolas, respondiendo igualmente a otras fuentes subordinadas de variación. De hecho, el análisis de correspondencias separa bien la seriación establecida por grupos de edad, al tiempo que pone de manifiesto la superposición de distintas secuencias sucesionales, relacionadas principalmente con la humedad edáfica.

A lo largo del proceso sucesional, tratado en términos generales, aumenta el número de especies de tréboles presentes, así como su cobertura media. También se incrementa la diversidad alfa media, lo que indica una separación de las condiciones de severidad y homogeneidad ambiental impuestas por el cultivo. En las etapas finales,

donde el pastoreo debería causar una disminución de la diversidad, posiblemente influye el sesgo del conjunto de especies hacia las condiciones más fértiles, si bien queda patente su capacidad para ocupar hábitats muy diferentes. De forma similar, la diversidad gamma y la heterogeneidad experimentan aumentos durante la sucesión, si bien aquí el factor a tener en cuenta es la superposición de sucesiones diferentes que se consideran en conjunto.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la doctora Laura Barrios, del Centro de Cálculo del C.S.I.C. de Madrid, por su asesoramiento y ayuda en el tratamiento informático de los datos. Asimismo, están en deuda con dos correctores anónimos, por las críticas realizadas al trabajo original, lo que ha sido de gran ayuda para mejorar numerosos aspectos. Por último quieren dejar constancia de su gratitud a la Junta de Castilla y León por la concesión del proyecto SA86/96.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ATLAS NACIONAL DE ESPAÑA, 1992. *Climatología*. Ministerio de Obras Públicas y Transportes. Dirección General del Instituto Geográfico Nacional, 24 pp. Madrid (España).
- BONIN, G.; TATONI, T., 1990. Reflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecologia Mediterranea*, **XVI**, 403-414.
- DÍAZ PINEDA, F.; CASADO, M.A.; PECO, B.; OLMEDA, C.; LEVASSOR, C., 1987. Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed/intact ecosystems. *Vegetatio*, **71**, 33-39.
- DÍAZ PINEDA, F.; PECO, B.; LEVASSOR, C.; GALIANO, E.F.; NICOLÁS, J.P., 1983. Sucesión ecológica en pastizales semiáridos I. Aproximación al tratamiento multivariante de parcelas con diferentes edades. *Studia Oecologica*, **II** (2), 33-52.
- DÍEZ, C.; LUIS, E.; TÁRREGA, R.; ALONSO, P., 1994. Estudio de las leguminosas en dehesas de roble de *Quercus pyrenaica* y su relación con las características edáficas. *Actas de la XXXIV Reunión Científica de la SEEP*, 71-77. Santander (España)
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F.; DÍAZ PINEDA, F., 1980. Bases para la tipificación integrada de los pastizales de dehesa. *Pastos*, **10** (1), 20-43.
- HOLTER, V., 1984. N₂(C₂H₂)-fixation in early stages of a primary succession on a reclaimed salt marsh. *Holarct. Ecol.*, **7** (2), 165-170.
- LEUNG, K.; WANJAGE, F.N.; BOTTOMLEY, P.J., 1994. Symbiotic characteristics of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* isolates which represent major and minor noduleoccupying chromosomal types of fieldgrown subclover (*Trifolium subterraneum* L.). *Appl. Environ. Microbiol.*, **60** (2), 427-433
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Omega, 951 pp. Barcelona (España).
- MARTÍN, A.; PASTOR, J., 1984. *Estudio Agrobiológico de la Provincia de Toledo*. Instituto Provincial de Investigaciones y Estudios Toledanos, 321 pp. Toledo (España).

- MITCHELL, J.E.; BARTLING, P.N.S.; O'BRIEN, R., 1988. Comparing Coverclass Macroplot Data with Direct Estimates from Small Plots. *The American Midland Naturalist*, **120** (1), 70-78.
- PASTOR, J.; OLIVER, S.; GÓMEZ, A., 1986. Leguminosas y gramíneas como base para la tipificación de pastos. II. Comunidades de carácter subhúmedo y Xerofítico. *Anal. Edaf. Agrobiol.*, **XLIV** (1112), 1795-1803.
- PUERTO, A.; GARCÍA, J.A.; GÓMEZ GUTIÉRREZ, J.M.; SALDAÑA, A., 1986. La sucesión ecológica: una aplicación generalizada para la zona de dehesas de la provincia de Salamanca. *Salamanca Rev. Prov. de Est.*, **18-19**, 431-450.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GÓMEZ, J. M., 1983. Diferenciación por sus contenidos minerales de gramíneas y leguminosas típicas de pastos salmantinos. *Stydia Oecologica*, **2**:137-152.
- PUERTO, A.; RICO, M.; MATÍAS, M.D.; GARCÍA, J.A., 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 445-452.
- PUERTO, A.; RICO, M.; RODRÍGUEZ, R.; GARCÍA, J.A., 1984. Interpretación del sistema vaguada a partir de las especies de un género de amplio espectro (*Trifolium* L.). *Stydia Oecologica*, **III** (12), 285-300.
- RIVERO, J.M.; PUERTO, A., 1996. Influencia de la altitud sobre la distribución en pastos de especies del género *Trifolium* L. *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la SEEP*, 145-148.
- SHANNON, C.E.; WEAVER, W., 1949. *The mathematical theory of communication*. Illinois University Press, 162 pp. Urbana (USA).
- SYMONIDES, E., 1988. On the ecology and evolution of annual plants in disturbed environments. *Vegetatio*, **77**, 21-31.
- TILMAN, D., 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, **57** (3), 189-214.
- WARD, L.K.; JENNINGS, R.D., 1990a. Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant National Nature Reserve: dynamics of species changes. *Journal of Applied Ecology*, **27**, 897-912.
- WARD, L.K.; JENNINGS, R.D., 1990b. Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant National Nature Reserve: details of changes in species. *Journal of Applied Ecology*, **27**, 913-923.
- ZOHARY, M.; HELLER, D., 1984. *The genus Trifolium*. The Israel Academy of sciences and humanities, 606 pp. Jerusalem (Israel).

DISTRIBUTION OF SPECIES FROM THE GENUS *TRIFOLIUM* L. IN ABANDONED CULTIVATED LAND

SUMMARY

Species of the genus *Trifolium* L. vary both qualitatively and quantitatively with the duration of abandonment since tilling. This has led the authors to conduct a study of the successional sequence in grasslands of different areas of the province of Salamanca (W. Spain). Twenty two species of clover are found in this gradient, with a mean cover

value of 9.4%. Both the mean cover and the number of species increase along succession. The results of correspondence analyses are consistent with the working hypothesis, although the successional gradient is partly overlapped by another one involving soil humidity. The values of alpha diversity, gamma diversity and heterogeneity increase along succession and at the same time the environmental conditions diversify and increasingly depart from the homogeneity imposed by continued tilling. The sensitivity of the clover species to the changes inherent in the successional sequence studied is demonstrated, although other subordinate sources of variation also exist and are discussed.

Key words: Grassland, clover, succession, Salamanca.