

## Disrupciones de la secuencia estructural en sistemas de ladera (pastos mediterráneos)

Ángel Puerto

Área de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca. 37008 Salamanca

**Key words:** diversity, heterogeneity, mediterranean grasslands, slope.

**Abstract.** *Disruptions in the structural sequence of slope systems (mediterranean grasslands).* Two grassland slopes clearly differentiable between each other in their degree of homogeneity were studied. In the classic sequence of exportation, transport and sedimentation sectors, diversity is seen to decrease in the sense indicated. Additionally, exportation sector is relatively homogeneous; transport sector is more heterogeneous, although in particular circumstances and at small distances; sedimentation sector proved to be heterogeneous only at greater distances.

Despite this, the sedimentation sector can be subdivided in such a way that one relatively dry and another very humid subsector are distinguished. Between these two, there is a third subsector that forms a transition band, with a very marked diversity and a moderate to low heterogeneity. Since small changes in the availability of soil water are able to determine the spatial movement or the disappearance of some of these subsectors, it is not surprising that the lower parts of the slopes may display very different structures.

**Resumen.** Se estudian dos laderas de pastos que difieren claramente entre sí en su grado de homogeneidad. En la secuencia clásica de sectores de exportación, transporte y sedimentación, la diversidad disminuye en el sentido indicado. Además, el sector de exportación es relativamente homogéneo, siendo más heterogéneo el de transporte, pero en circunstancias concretas y a pequeñas distancias, mientras que el de sedimentación sólo resulta heterogéneo a distancias mayores.

No obstante, el sector de sedimentación puede subdividirse, de manera que cabe distinguir un subsector relativamente seco y otro muy húmedo. Entre ambos aparece un tercer subsector, que constituye una banda de transición, de diversidad muy elevada y heterogeneidad moderada o baja. Como pequeños cambios en la disponibilidad de agua edáfica pueden determinar el corrimiento espacial o la desaparición de alguno de estos subsectores, no es extraño que las localizaciones bajas de las laderas lleguen a presentar una estructura muy diferente.

### Introducción

La composición florística y la estructura de los pastos son el resultado de las interacciones entre numerosos factores ambientales. Este complejo de factores tiende a variar paulatinamente a lo largo de gradientes, de forma que el estudio de las relaciones entre vegetación y topografía proporciona una imagen sintética del conjunto de fenómenos que tienen lugar en un sistema de pastizal (Kershaw 1973).

La necesidad de simplificar, potenciada por la búsqueda de regularidades o tendencias generales, es un reto importante para la investigación ecológica. Pero, al mismo tiempo, no es menos interesante poner de manifiesto las alteraciones ocasionales de dichas tendencias y las causas que las producen (Aarssen & Epp 1990).

En las comunidades de pastos, como es obvio, la acción del ganado condiciona la estructura de la vegetación (Sala 1988). No obstante, dentro de esta característica general, la regularidad en los cambios ambientales suele venir marcada por la seriación de distintas comunidades en laderas, muchas veces reducidas conceptualmente a los sectores de exportación, transporte y sedimentación (Pineda 1989). Entre los muchos problemas que tal simplificación implica, desde hace años se viene arrastrando una cuestión importante sobre la estructura de las localizaciones más bajas (de sedimentación, acumulación o depósito). La tendencia más ampliamente aceptada es que estas localizaciones presenten diversidad reducida y heterogeneidad de grano grueso (de Pablo et al. 1982), hipótesis de la que partimos, pero también se han obtenido datos contradictorios en cuanto a la organización del espacio (Rico 1981). Precisamente la cuestión a plantearse incide sobre el hecho de que se produzcan desviaciones de la hipótesis, con diversidad elevada y heterogeneidad de grano fino en el sector de depósito. En algún trabajo precedente (Puerto et al. 1987) ya hemos tratado este tema, pero la falta de un planteamiento específico no permitía precisar las circunstancias en las que tales desviaciones tienen lugar. Por tanto, en este caso, el objetivo es matizar dichas circunstancias, así como las causas asociadas a las mismas.

## Material y métodos

Debido al relieve suavemente ondulado del centro-oeste español, el sistema de ladera constituye la unidad sintética y paisajística ideal para el estudio de las comunidades herbáceas sometidas a pastoreo extensivo. En dos de estas laderas, situadas en la provincia de Salamanca (próximas a la localidad de Vecinos), se ha centrado el presente estudio. El bioclima, de acuerdo con las estaciones termopluviométricas más cercanas, corresponde a un supramediterráneo seco (Rivas 1987), con precipitaciones anuales comprendidas entre 480 y 520 mm y temperatura media de 11-13° C. Los suelos son cambisoles dísticos sobre pizarras (García 1987), sobre los que se desarrolla un dosel abierto de encinas (*Quercus ilex* ssp. *ballota*) que ha permitido el muestreo en los claros.

Las dos laderas mencionadas se encuentran a una distancia de 3 km, y aunque la tipología general es coincidente para ambas, incluida la orientación (N-NW), presentan notables diferencias en cuanto al grado de homogeneidad interna, lo que, a falta de matizaciones posteriores, ya es apreciable a simple vista. Así, la ladera que se denominará A muestra amplias divergencias horizontales en cuanto a la composición florística, sobre todo en sus enclaves más elevados, en correspondencia con un trofismo dispar que se superpone al que cabría esperar,

por más obvio, en el sentido de la pendiente. La otra ladera (denominada B) es muy homogénea horizontalmente, si bien se mantienen las lógicas diferencias transversales. Al representar circunstancias de alto contraste, cabe esperar que una amplia gama de posibilidades quede incluida entre ambos casos. Con sentido práctico, se puede aproximar que dichos casos marcan los límites de variabilidad para la zona, dentro de una utilización no degradativa, como puede deducirse de otros trabajos más amplios (Rodríguez 1986).

En cada ladera se han realizado tres transectos, separados 250 m entre sí, siguiendo el esquema típico de sectores de exportación, transporte y sedimentación. Dados los objetivos del trabajo, un transecto en concreto supone el muestreo de una sola comunidad en el sector de exportación (E), de otra en el de transporte (T) y de tres en el de sedimentación (S). Como se indica en el esquema de la Figura 1, los intervalos entre estas tres últimas comunidades fueron muy pequeños, correspondiendo el subsector S1 a la zona inicial de depósito, que suele ir seguida por un pequeño desnivel de unos 5 m de ancho (S2), antes de dejar paso a la vega del arroyo propiamente dicha (S3). En la misma figura se señala también la pendiente general de los sectores y, en los diagramas, la forma en que han sido numeradas las 30 comunidades.

Cada comunidad (sector de un transecto) se muestreó mediante 10 unidades elementales cuadradas de 0.5 m de lado (30 unidades por sector y ladera), dispuestas siguiendo las curvas de nivel a intervalos de 1 m para absorber la máxima variabilidad espacial. El parámetro de medida fue la cobertura de las especies presentes, entendida como la apreciación visual, en porcentaje, de la proyección de cada especie sobre la superficie del suelo. La caracterización edáfica parte de la extracción por comunidad de tres cilindros de 8.5 cm de diámetro y 25 cm de profundidad (central y en los dos extremos de la serie longitudinal de cuadrados elementales), que se mezclaron y homogeneizaron para constituir muestras unitarias. Los análisis se han limitado a la composición granulométrica (método de la pipeta; Day 1965) y a la cuantificación del nitrógeno total (macro-Kjeldahl; Bremner & Mulvaney 1982); se ha elegido el nitrógeno como indicador de los restantes nutrientes porque, aparte de la redundancia que suele presentar con ellos en estos sistemas sometidos a flujos fuertemente asimétricos, en las regiones templadas es el limitante más común del crecimiento de las plantas y se relaciona fielmente con los cambios de la vegetación (Robertson et al. 1988).

El análisis estructural se ha llevado a cabo mediante el índice ( $H'$ ) de Shannon & Weaver (1949) aplicado a cada comunidad (diversidad  $\alpha$ ). Para la heterogeneidad se emplea la expresión  $h = H'\gamma - [(H'\alpha_1 + \dots + H'\alpha_n)/n]$ , siendo  $H'\alpha$  la diversidad de una comunidad dada, y  $H'\gamma$  la de un conjunto ( $n$ ) de comunidades. Margalef (1956, 1957, 1972) la considera relativizada respecto a la distancia o al tiempo que separa dos muestras. Los resultados obtenidos se complementan mediante el análisis de clasificación (distancias euclídeas medias; paquete estadístico SPAD), que permite matizar algunos aspectos de la configuración de las laderas y establecer las relaciones correspondientes entre estructura y tipificación.

## Resultados y discusión

En la Figura 1 se representan los valores de diversidad alcanzados por las distintas comunidades. La tendencia general para todos los transectos es la misma, con elevada diversidad en el sector de exportación, más baja en el de transporte y, por lo común, muy reducida en el subsector más eutrófico de sedimentación (S3). Esta tendencia coincide con la encontrada en otros trabajos (Puerto et al. 1980, 1988), siempre partiendo de la base de que las localizaciones más pobres no sean excesivamente oligotróficas. Sin embargo, las comunidades localizadas en los otros dos subsectores de sedimentación presentan diversidades altas (S1) o muy altas (S2).

Una primera aproximación de que existían divergencias respecto al modelo general, ha sido puesta de manifiesto por Puerto et al. (1990), si bien la ruptura del gradiente no era demasiado fuerte, al pasarse de comunidades moderadamente eutróficas (asimilables, hasta cierto punto, al subsector S1) a muy eutróficas (asimilables a S3). No se recogía la banda de transición (S2), que por lo limitado de su amplitud es fácil que quede excluida en el caso de muestreos realizados a intervalos regulares, o aparezca enmascarada cuando los gradientes no constituyen una realidad física en el espacio, sino que provienen de una abstracción (comunidades de distinta procedencia), válida para explicar características ligadas a la distribución de los organismos (Austin 1985).

Por otra parte, las dos laderas difieren en su diversidad, lo que ya se pone de manifiesto para cada comunidad individual (diversidad  $\alpha$ ), y de forma más evidente cuando se consideran en conjunto las comunidades constituyentes de cada sector o subsector (diversidad  $\gamma$ ). Así, siguiendo el sentido de la pendiente, en la ladera A la diversidad es mucho menos variable que en la B.

No obstante, salvo raras excepciones, dentro de cada ladera no se producen diferencias significativas a este nivel (por comunidades) que permitan apreciar la pretendida heterogeneidad horizontal que se le ha atribuido a la ladera A, frente a la mayor homogeneidad de la B. Pero a un nivel superior de estructura (por laderas) los cambios florísticos dentro de un mismo sector o subsector son muy diferentes en un caso y en otro. En la Figura 1 se recogen los resultados del índice de heterogeneidad aplicado ( $h = \gamma - \bar{\alpha}$ ), apreciándose que la ladera A es altamente heterogénea, sobre todo en las zonas más elevadas, mientras que la B sólo alcanza una heterogeneidad de nivel medio en los subsectores S1 y S2 de sedimentación. La Tabla 1, a pesar de que únicamente incluye las especies de mayor cobertura, viene a confirmar este aspecto.

La fusión de las dos laderas supone considerar variaciones florísticas a nivel más amplio, con repercusiones netas sobre la heterogeneidad. Ahora la máxima heterogeneidad corresponde al subsector más eutrófico de sedimentación (S3), es moderada en las localizaciones más altas y alcanza el valor mínimo en la banda de transición. Si nos limitamos a las tres posiciones más clásicas (sectores de exportación y transporte, y subsector S3 de sedimentación), teniendo en cuenta tanto las dos laderas aisladas como el resultado de su integración, no hay inconvenien-



te en afirmar que el sector de exportación es el más homogéneo en general, el de transporte es más heterogéneo, pero esta heterogeneidad correspondería, sobre

Tabla 1. Especies que alcanzan el 5% de cobertura media en los distintos sectores o sub-sectores de cada una de las dos laderas (A y B; tres comunidades por ladera). Con un asterisco se señalan las que más participan en la heterogeneidad a pequeñas distancias (de las tres comunidades muestreadas en cada sector de una ladera, el valor de cobertura más elevado triplica, al menos, al más bajo). Denominaciones según «Flora Europaea» (Tutin et al. 1964-80).

|   |                                     |
|---|-------------------------------------|
| Exportación (A)                           | Exportación (B)                     |
| <i>Vulpia bromoides</i> * 16.6%           | <i>Agrostis castellana</i> 16.6%    |
| <i>Leontodon taraxacoides</i> * 16.0%     | <i>Anthoxanthum aristatum</i> 15.0% |
| <i>Erodium cicutarium</i> * 12.8%         | <i>Vulpia bromoides</i> 14.2%       |
| <i>Taeniatherum caput-medusae</i> * 10.1% | <i>Leontodon taraxacoides</i> 10.0% |
| <i>Agrostis castellana</i> * 9.3%         | <i>Erodium cicutarium</i> 7.8%      |
| <i>Bromus hordeaceus</i> 7.5%             |                                     |
| <i>Trifolium striatum</i> * 6.0%          |                                     |
| Transporte (A)                            | Transporte (B)                      |
| <i>Taeniatherum caput-medusae</i> * 25.0% | <i>Agrostis castellana</i> * 50.0%  |
| <i>Agrostis castellana</i> * 22.7%        | <i>Bromus hordeaceus</i> 10.0%      |
| <i>Bromus hordeaceus</i> * 13.5%          | <i>Vulpia bromoides</i> 8.3%        |
| <i>Vulpia bromoides</i> * 7.3%            | <i>Anthoxanthum aristatum</i> 5.2%  |
| <i>Trifolium striatum</i> * 6.8%          |                                     |
| <i>Erodium cicutarium</i> * 5.3%          |                                     |
| Sedimentación 1 (A)                       | Sedimentación 1 (B)                 |
| <i>Agrostis castellana</i> * 30.3%        | <i>Agrostis castellana</i> * 25.0%  |
| <i>Vulpia bromoides</i> * 10.8%           | <i>Vulpia bromoides</i> * 21.3%     |
| <i>Taeniatherum caput-medusae</i> * 10.0% | <i>Plantago lanceolata</i> 5.1%     |
| <i>Prunella laciniata</i> * 9.3%          | <i>Hieracium pilosella</i> * 5.0%   |
| <i>Trifolium striatum</i> * 8.5%          |                                     |
| <i>Plantago lanceolata</i> * 7.3%         |                                     |
| Sedimentación 2 (A)                       | Sedimentación 2 (B)                 |
| <i>Agrostis castellana</i> * 15.0%        | <i>Agrostis castellana</i> * 16.7%  |
| <i>Rumex angiocarpus</i> 15.0%            | <i>Vulpia bromoides</i> * 10.7%     |
| <i>Vulpia bromoides</i> * 11.7%           | <i>Arrhenatherum elatius</i> * 5.7% |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> * 8.5%       | <i>Plantago lanceolata</i> * 5.3%   |
| <i>Plantago lanceolata</i> 8.3%           | <i>Convolvulus arvensis</i> * 5.1%  |
| <i>Anthoxanthum aristatum</i> * 6.8%      | <i>Trifolium striatum</i> 5.0%      |
| <i>Convolvulus arvensis</i> * 5.8%        | <i>Cynosurus cristatus</i> 5.0%     |
| <i>Hypochoeris radicata</i> 5.2%          |                                     |
| <i>Trifolium striatum</i> 5.0%            |                                     |
| Sedimentación 3 (A)                       | Sedimentación 3 (B)                 |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> 70.0%        | <i>Cynosurus cristatus</i> 73.3%    |
| <i>Agrostis castellana</i> * 12.7%        | <i>Trifolium dubium</i> * 12.3%     |
| <i>Vulpia bromoides</i> * 7.3%            |                                     |

todo, a distancias pequeñas, y el de sedimentación sólo resulta heterogéneo a distancias de mayor entidad. Las conclusiones de de Pablo et al. (1982) y de Rodríguez (1986) parecen tener un significado similar.

La confirmación de estos resultados puede realizarse indirectamente, en función de las características edáficas, o directamente, por ejemplo, mediante el análisis de clasificación. En el primer caso, los datos de la Tabla 2 son suficientemente ilustrativos y responden a lo que ocurre en situaciones semejantes, donde

Tabla 2. Tantos por ciento de arena gruesa, arena fina, limo, arcilla y nitrógeno en las distintas comunidades objeto de estudio. Cada comunidad se identifica por la ladera a la que pertenece (A o B), por el sector o subsector en que se encuentra y por su número, este último en correspondencia con la Figura 1.

| Sector            | Comunidad | Arena gruesa | Arena fina | Limo | Arcilla | Nitrógeno |
|-------------------|-----------|--------------|------------|------|---------|-----------|
| Exportación       | 1-A       | 27.5         | 40.5       | 14.5 | 15.0    | 0.125     |
| Exportación       | 2-A       | 28.0         | 41.5       | 13.6 | 14.0    | 0.110     |
| Exportación       | 3-A       | 29.0         | 46.0       | 10.5 | 13.4    | 0.085     |
| Transporte        | 4-A       | 20.0         | 37.5       | 19.3 | 20.0    | 0.171     |
| Transporte        | 5-A       | 27.5         | 39.5       | 14.8 | 16.0    | 0.139     |
| Transporte        | 6-A       | 28.5         | 44.0       | 12.5 | 14.2    | 0.089     |
| Sedimentación (1) | 7-A       | 20.0         | 38.0       | 20.5 | 21.5    | 0.152     |
| Sedimentación (1) | 8-A       | 21.5         | 37.5       | 19.5 | 21.0    | 0.164     |
| Sedimentación (1) | 9-A       | 28.5         | 43.5       | 13.2 | 15.5    | 0.115     |
| Sedimentación (2) | 10-A      | 14.5         | 25.0       | 32.5 | 24.0    | 0.227     |
| Sedimentación (2) | 11-A      | 14.0         | 24.5       | 33.0 | 23.6    | 0.228     |
| Sedimentación (2) | 12-A      | 15.0         | 25.0       | 34.5 | 21.5    | 0.241     |
| Sedimentación (3) | 13-A      | 10.5         | 23.5       | 36.0 | 25.0    | 0.280     |
| Sedimentación (3) | 14-A      | 11.0         | 25.0       | 35.0 | 23.0    | 0.278     |
| Sedimentación (3) | 15-A      | 13.5         | 21.5       | 35.8 | 22.5    | 0.267     |
| Exportación       | 16-B      | 28.0         | 39.5       | 13.8 | 16.0    | 0.135     |
| Exportación       | 17-B      | 27.0         | 40.5       | 15.0 | 17.0    | 0.126     |
| Exportación       | 18-B      | 27.5         | 41.0       | 14.3 | 16.0    | 0.139     |
| Transporte        | 19-B      | 20.0         | 38.5       | 19.5 | 18.0    | 0.166     |
| Transporte        | 20-B      | 21.5         | 37.5       | 20.7 | 18.7    | 0.145     |
| Transporte        | 21-B      | 21.0         | 39.0       | 18.5 | 17.5    | 0.164     |
| Sedimentación (1) | 22-B      | 18.0         | 28.0       | 28.7 | 16.0    | 0.198     |
| Sedimentación (1) | 23-B      | 19.0         | 27.5       | 29.0 | 17.0    | 0.177     |
| Sedimentación (1) | 24-B      | 16.0         | 27.5       | 29.5 | 16.8    | 0.209     |
| Sedimentación (2) | 25-B      | 13.0         | 25.5       | 35.0 | 23.5    | 0.229     |
| Sedimentación (2) | 26-B      | 13.5         | 26.0       | 34.0 | 23.0    | 0.235     |
| Sedimentación (2) | 27-B      | 12.5         | 24.5       | 36.5 | 25.0    | 0.254     |
| Sedimentación (3) | 28-B      | 10.5         | 20.5       | 37.0 | 27.0    | 0.264     |
| Sedimentación (3) | 29-B      | 8.5          | 22.5       | 35.0 | 26.5    | 0.282     |
| Sedimentación (3) | 30-B      | 9.0          | 19.0       | 36.5 | 27.8    | 0.299     |

la textura del suelo y las precipitaciones, en función de la topografía, determinan la cantidad de agua disponible para el crecimiento de las plantas (Rainer 1990). En este sentido, los nutrientes constituirían un factor subordinado, debido a la dinámica geomorfológica de las laderas. Whittaker et al. (1984) llegan a conclusiones parecidas, pero dando algo más de importancia a los nutrientes, de los que el nitrógeno parece desempeñar un papel destacado (Wedin & Tilman 1990). La relación es muy clara siguiendo los transectos, pero también los cambios texturales y de nitrógeno total dentro de un sector o subsector, particularmente en la ladera A, muestran situaciones de heterogeneidad edáfica en correspondencia con la heterogeneidad florística.

En cuanto al análisis de clasificación, en la Figura 2 se representan los dendrogramas obtenidos con comunidades aisladas, sectores o subsectores independientes (laderas A y B por separado) y sectores o subsectores agrupados (conjunto de las laderas A y B).

Por comunidades, es muy clara la individualización de los cinco sectores o subsectores de la ladera B, lo que prueba de nuevo, siempre en términos comparativos, la homogeneidad horizontal de la misma. En cuanto a la ladera A, sólo se forma grupos «correctos» para los dos subsectores de sedimentación más eutróficos (S2 y S3). Interesa destacar, por una parte, la pequeña afinidad de los subsectores más bajos de ambas laderas (S3-A y S3-B) con las restantes comunidades, lo que demuestra un fuerte cambio en la vegetación, y, por otra, las uniones irregulares de las localizaciones más altas de la ladera A, lo que corrobora la acusada heterogeneidad de las mismas.

Por sectores independientes es aún más clara la segregación, del resto y entre sí, de los dos subsectores más eutróficos, mientras que los de la banda colindante de alta diversidad (S2-A y S2-B) presentan ya una elevada afinidad. El desplazamiento del sector de transporte de la ladera A constituye una nueva prueba de su gran heterogeneidad. Por último, la fusión de las dos laderas proporciona una secuencia lineal.

En cuanto a la banda de alta diversidad que constituye el subsector S2 de sedimentación, cabe definirla como medianamente heterogénea a nivel local y muy homogénea a nivel comarcal. Comparativamente, su homogeneidad debe ser cada vez mayor a medida que se amplía el muestreo a más laderas, ya que por el lugar de transición que ocupa participa de especies tanto de medios muy húmedos como fértiles pero más secos. Esto da lugar a una elevada presencia de especies, sin que ninguna ocupe, por su cobertura, un lugar destacado (Tabla 1).

Es muy probable que en ella, más que la granulometría en sí y los nutrientes, intervengan las fluctuaciones que experimenta el nivel de agua edáfica. En estas localizaciones, a los cambios intraanuales del nivel freático hay que unir los interanuales, que parecen afectar a la vegetación de forma notable, sobre todo en los años secos (Casado et al. 1987). De esta manera, la alternancia de años secos y húmedos puede contribuir a aumentar la ya de por sí alta diversidad.

La conceptualización ecológica de esta banda no es sencilla. Se ha originado una cierta controversia respecto al concepto de ecotono, que posiblemente deriva de

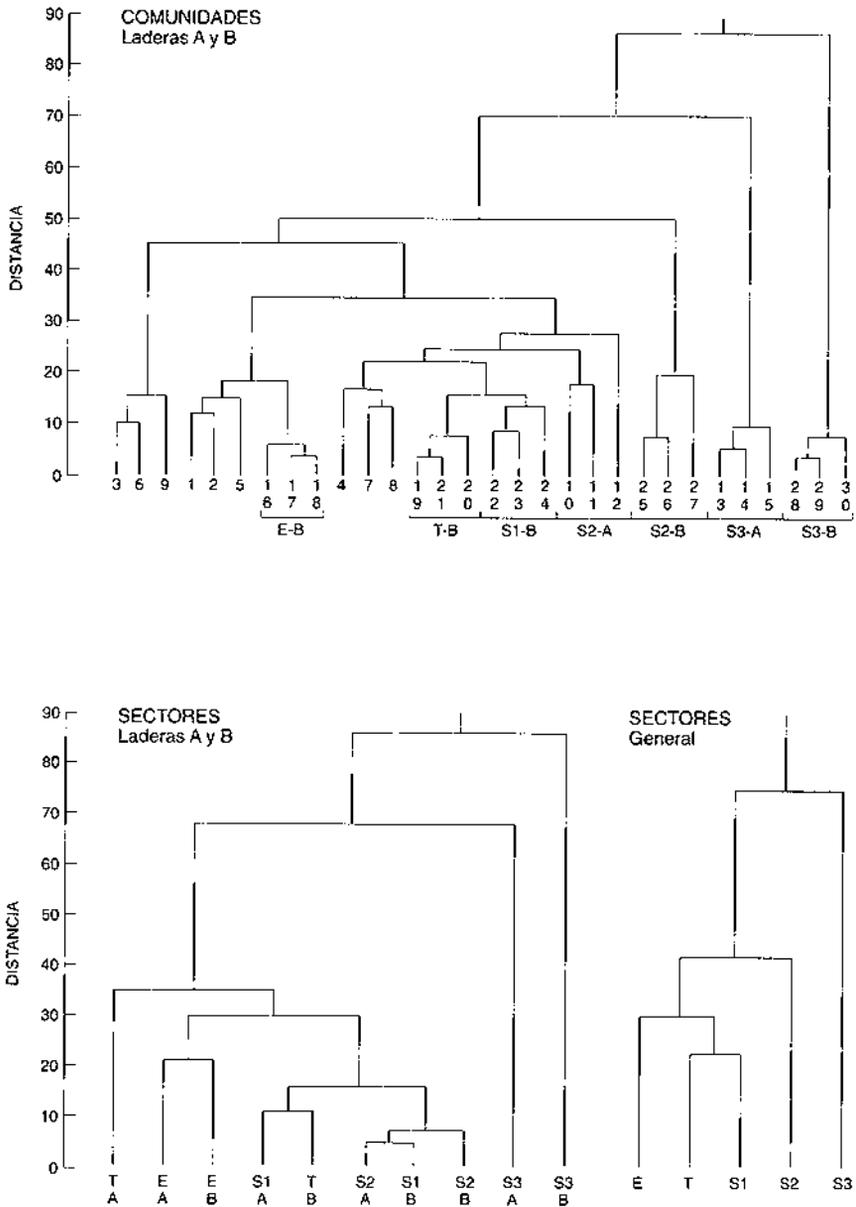


Figura 2. Dendrogramas resultantes de la consideración de todas las comunidades por separado, de los sectores o subsectores independientes de cada ladera, y de los sectores o subsectores de las dos laderas fusionadas. La numeración y la denominación de los sectores como en la Figura 1.

la amplitud con que se ha empleado el término. A ello se unen cambios de escala (Allen & Hoekstra 1990) y problemas en la definición de los límites (di Castri et al. 1988). Esto ha dado lugar a que Van der Maarel (1990) se plantee la diferencia entre ecotono y ecoclina en términos similares a los de los «limes convergens» y «limes divergens» de Van Leeuwen (1966). En este sentido, la banda de transición referida constituye una ecoclina, entendiendo que el término puede aplicarse a gradientes de entidad muy dispar. De hecho, Van der Maarel & Leertouwer (1967) lo emplean en el estudio de microgradientes que, aunque muy distintos al aquí analizado, también se relacionan con fluctuaciones en el nivel freático. No obstante, si bien las características respecto a la variabilidad de los factores ambientales, y el consecuente aumento de la diversidad, coinciden con la noción de ecoclina, cabe preguntarse sobre la brusquedad con que se produce el cambio específico (obviamente dependiente del factor o factores ambientales condicionantes del mismo), lo que daría lugar a matizaciones tanto para ecotonos como para ecoclinas.

Hablar de «ecoquinas inestables», como propone Van der Maarel (1990), al menos en este caso, parece bastante adecuado. Esto daría razón del hecho de que sólo aparezcan en vaguadas con vegas muy húmedas como las tratadas. Cuando el nivel freático es algo más profundo, las comunidades de estas veguillas constituyen medios fluctuantes de diversidad muy elevada, lo que equivaldría casi a un desplazamiento de la banda de transición. En vegas secas, la diversidad alcanza valores medios-altos (Rodríguez 1986), similares a los del subsector S1 de sedimentación aquí considerado. Como se aprecia, es muy fuerte la dependencia entre estructura y disponibilidad constante o variable de agua edáfica, por lo que dada la amplia gama de posibilidades, nada tienen de extraño los datos aparentemente contradictorios a los que se ha aludido en la introducción.

## Conclusiones

La estructura de las laderas dista de ser uniforme. Aunque siguiendo la pendiente se producen respuestas bastante similares en cuanto a la diversidad de las comunidades individuales, los cambios centrados en un sector determinado (heterogeneidad horizontal) pueden ser muy diferentes de unas laderas a otras. Esto lleva a que sea difícil establecer precisiones sobre la heterogeneidad a distancias pequeñas o amplias, salvo que se admita la figura de ladera tipo o representativa.

Con todo, el gradiente de fertilidad responde esquemáticamente a las tendencias de homogeneidad, heterogeneidad en zonas reducidas y heterogeneidad en espacios de mayor entidad desde las localizaciones más altas y pobres a las más bajas y eutróficas. Pero un análisis detallado de estas últimas revela la existencia de medios fluctuantes de transición, probablemente relacionados con la variabilidad del agua edáfica, que constituyen «ecoquinas inestables». En dichos medios, de poca anchura por lo común y ligados a pequeños cambios de la pendiente, la diversidad es muy elevada, al tiempo que la heterogeneidad a distancias conside-

rables es baja, debido al amplio espectro de especies que pueden ocuparlos por sus condiciones variables, impidiendo esta misma variabilidad las situaciones de dominancia. Las pequeñas vegas basales, según sus características, pueden presentar una estructura muy distinta, lo que hace necesario concretar las condiciones ambientales de los lugares específicos de muestreo.

### Bibliografía

- Aarssen, L.W. & Epp, G.A. 1990. Neighbor manipulations in natural vegetation: a review. *J. Veg. Sci.* 1: 13-30.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1990. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. *J. Veg. Sci.* 1: 5-12.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:39-61.
- Bremner, J.M. & 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.
- Casado, M.A., Olmeda, C., Levassor, C., Peco, B. & Pineda, F.D. 1987. Colonisation de pâturages méditerranéens expérimentalement perturbés. *Ecol. Medit.* 13: 35-53.
- Castri, F. di, Hansen, A.J. & Holland, M.M. (eds.) 1988. A new look at ecotones. *Emerging international projects on landscape boundaries. Biol. Int. Spec. Iss.* 17: 1-163.
- Day, P.R. 1965. Particle fractionation and particle-size analysis. In: Black, C.A. (ed.) *Methods in soil analysis, part 1.* American Society of Agronomy. Soil Science Society of America. Madison.
- García, A. (ed.) 1987. *Mapa de suelos de Castilla y León.* Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Kershaw, A.K. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology.* Arnold. London.
- Van Leeuwen, C.G. 1966. A relation-theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15 :25-41.
- Van der Maarel, E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *J. Veg. Sci.* 1: 135-138.
- Van der Maarel, E. & Leertouwer, J. 1967. Variation in vegetation species diversity along a local environmental gradient. *Acta Bot. Neerl.* 16: 211-221.
- Margalef, R. 1956. Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.* 3: 99-106.
- Margalef, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 32: 373-419.
- Margalef, R. 1972. El ecosistema. En: *Fundación La Salle de Ciencias Naturales* (ed.) *Ecología marina.* Editorial Dossat. Madrid.
- Pablo, C.L. de, Peco, B., Galiano, E.F., Nicolás, J.P. & Pineda, F.D. 1982. Space-time variability in mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio* 50: 113-125.
- Pineda, F.D. 1989. *Ecología 1. Ambiente físico y organismos vivos.* Editorial Síntesis. Madrid.
- Puerto, A., García, J.A., Matías, M.D., Saldaña, J.A. & Pérez, C. 1988. Modelos estructurales condicionados por el arbolado en comunidades de diferente trofismo. *An. Edafol. Agrobiol.* 47: 1217-1225.

- Puerto, A., Rico, M. & Gómez, J.M. 1980. Relaciones estructurales y diferencias motivadas por la orientación en un sistema de vaguada. *Stvdia Oecologica* 1: 79-87.
- 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. *J. Veg. Sci.* 1: 445-452.
- Puerto, A., Rodríguez, R. & García, J.A. 1987. Los fondos de vaguada en las dehesas: caracterización respecto a otras comunidades. *Rev. Pastos* 17: 320-335.
- Rainer, H. 1990. Community composition and soil properties in Northern Bolivian savanna vegetation. *J. Veg. Sci.* 1: 345-352.
- Rico, M. 1981. Variabilidad, estructura y composición de pastizales salmantinos. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- Rivas, S. 1987. Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En: Peinado, M. & Rivas, S. (eds.) *La vegetación de España*. Publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares.
- Robertson, G.P., Huston, M.A., Evans, F.C. & Tiedje, J.M. 1988. Spatial variability in a successional plant community: patterns of nitrogen availability. *Ecology* 69: 1517-1524.
- Rodríguez, R. 1986. Ecología de pastizales del noroeste salmantino: respuesta a la humedad y los factores físico-químicos del suelo. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- Sala, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. In: Werger, M.J.A. et al. (eds.) *Plant form and vegetation structure: adaptation, plasticity, and relation to herbivory*. SPB. The Hague.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press. Urbana.
- Tutin, T.G. et al. (eds.) 1964-80. *Flora europaea*. Vol. 1-5. Cambridge University Press. Cambridge.
- Wedin, D.A. & Tilman, D. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84: 433-441.
- Whittaker, R.H., Morris, J.W. & Goodman, D. 1984. Pattern analysis in the savanna-woodlands at Nylsvley, South Africa. *Mem. Bot. Soc. S. Afr.* 49: 1-51.

*Manuscrito recibido en enero de 1992*