

Universidad Autónoma de  
Madrid  
Departamento de Ecología



***RESPUESTAS DE LA VEGETACIÓN AL PASTOREO:  
MECANISMOS RELACIONADOS CON LA DEFOLIACIÓN  
EN ESPECIES MEDITERRÁNEAS***

2009

Iker Dobarro del Moral



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO INTERUNIVERSITARIO DE ECOLOGÍA

# **Respuestas de la vegetación al pastoreo: mecanismos relacionados con la defoliación en especies mediterráneas**

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología por:

**Iker Dobarro del Moral**

Este trabajo ha sido dirigido por la Dra. Begoña Peco Vázquez, Catedrática del Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid.

Madrid, septiembre de 2009

Fdo. Iker Dobarro del Moral

Vº Bº Begoña Peco Vázquez



A Fabi y Ainhoa



For we are the local embodiment of a Cosmos grown to self-awareness. We have begun to contemplate our origins: starstuff pondering the stars; organized assemblages of ten billion billion billion atoms considering the evolution of atoms; tracing the long journey by which, here at least, consciousness arose. Our loyalties are to the species and the planet. *We* speak for Earth. Our obligation to survive is owed not just to ourselves but also to that Cosmos, ancient and vast, from which we spring.

Carl Sagan. 1980. Who speaks for Earth? In: *Cosmos*. Random House. New York



## AGRADECIMIENTOS

Por supuesto, debo comenzar los agradecimientos por mi directora de tesis, Begoña Peco. Ha sido este un viaje tortuoso para ambos, dos andamiajes mentales muy distintos, que estaban destinados a encontrarse de forma violenta en numerosas ocasiones hasta que saltaran chispas. Eso hacía que la resolución de los problemas que se nos iban apareciendo en el transcurso del trabajo no fuera nada fácil. Pero, a pesar de todos los sinsabores, Begoña nunca ha cejado en el intento, con un empeño claro y sólido de hacer un buen trabajo, de corregir mis obcecadas y erróneas ideas, y de entender mis inquietudes y mi personalidad. Muchas horas discutiendo, retomando análisis, comprobando resultados ha empleado Begoña, no importando nunca la hora, si era de día o de noche, o si había otros quehaceres que también requerían de su presencia. Begoña quería sacar adelante una investigación que sabía de calidad e interesante y lo ha conseguido.

Y con Begoña, todo el personal del Departamento de Ecología de la Universidad Autónoma. A Juan Traba, por sus imprescindibles resultados previos de su tesis, por su siempre amena conversación, por su claridad de ideas estadísticas, por buscarme piso, y por compartir conmigo algunas intimidades. A Juan Malo, también por la información recogida en su tesis doctoral, y por ser, a pesar de su carácter en principio sobrio, un gran compañero de trabajo, humilde y amable. A Quico, por hacerme sentir uno más del departamento, por eliminar esa invisible barrera que a veces se establece entre profesores y becarios en una Universidad, por su humor y, por supuesto, por su valía como científico y su humildad. A Manolo Morales, a Ángel Baltanás, a Juan Oñate, a Salva y a Jesús, que han tenido alguna influencia en algún intercambio de ideas, en animarme o, simplemente, en compartir conmigo mi estancia en el departamento. A Javier Seoane que, aunque tardía incorporación al departamento, me ha supuesto una de las relaciones más intelectualmente estimulantes en poco tiempo.

Mención especial he de hacer a una de las personas más interesantes y que, quizá, mayor peso ha tenido en esta tesis. Ayuda sin la cual, hubiera sido muy difícil, por no decir imposible, llevar a buen término este proyecto. Catherine Levassor, magnífica y gran taxónoma, a la que la edad no parece haber pasado factura, que es capaz de pasar toda una jornada tirada en el pasto identificando especies, saltar muros, y siempre mantener el buen humor y hacer de las campañas de campo un tra-

bajo agradable. Nunca podré estarle completamente agradecido. Gracias Catherine por tu tiempo desinteresado, por tu humor, por tus risas y por tus enseñanzas.

A mis dos compañeros y amigos: Pablo Manzano y Paco Martin. A Pablo, por tantas horas de ánimo que me has brindado, por tu cariño, por tus apasionantes ideas, por tu amistad, por tus aclaraciones y ayudas en revisiones, por haberme apoyado desde el principio y haberme convencido de que soy válido para esto. A Paco, por otro tanto de lo mismo, añadiendo la complicidad conmigo de la vida de padre, además de tu discusión calmada y siempre bien estructurada -qué difícil se hace el contradecirte-. Gracias a los dos de corazón. Habéis sido piezas clave en la consecución de mi tesis y en mi vida.

A Marja van Staalduinen, cuyas aportaciones fueron decisivas para el desarrollo de dos de los capítulos de esta tesis y, también, por su conversación estimulante en cuanto a visión científica se refiere.

Por supuesto, a Pedro Lomas, por también su amistad sincera, por haberme acompañado en mi primer viaje fuera de España y ser tan buen compañero, por su afecto, por ser buen confidente, por discutir de forma abierta y preclara sobre política, por ser uno de los principales protectores de Ainhoa, por haberme ofrecido horas y horas de atención y comprensión y, finalmente, por haberme ofrecido su confianza, tan difícil de conseguir.

A Irene Guerrero, Carmen, Paloma y Susana, además de compañeras, amigas, con las que tantos enfados, tristezas, alegrías y celebraciones he compartido. Al resto de becarios, a los que siguen, y a los que ya terminaron: Pedro Zorrilla, Berta, Erik, Sandra, Sergio Velasco, Paula, Pablo Acebes, Lucas, Diego, Cristina Mata, María Crehuet, Eladio y los que se me olviden. Gracias a todos por acompañarme durante la travesía de este valle de lágrimas. A los que aún no han terminado, os lo juro, se termina más tarde o más temprano. No desesperéis.

A Gonzalo Martin, sin cuyos datos ni su afición a la meteorología no podría haber obtenido temperaturas y precipitaciones de Pedrezuela.

A los que han pasado por esta tesis de alguna u otra forma -sobre todo la de recoger datos, que es la forma más provechosa-: Nines, Jessica y Olaya.

A mis padres, sin cuyo apoyo durante toda mi vida no podría haber encontrado el ánimo necesario para llevar a cabo ninguno de mis proyectos. A los dos por haberme acompañado varios fines de semana y algún que otro día ayudándome en

la toma de datos en el invernadero, y a la preparación y recogida de muestras. A los dos por haber estado siempre dispuestos a lo que fuera por ayudarme.

A mi pareja, Fabi, que quizá sea la persona que más ha sufrido conmigo este arduo trabajo, siempre atendiéndome, escuchándome, dándome un abrazo o una caricia cuando las necesitaba, aguantando mi mal humor, no permitiendo que el desaliento se adueñase de mí. Y, en definitiva, por querer seguir compartiendo su vida conmigo, a pesar de todo.

Como siempre, a todos aquellos que de alguna u otra forma me han apoyado durante todos estos años y de los que, quizá, me olvido. Vosotros sabéis quienes sois. A todos, gracias.

Por último agradecer la más terrenal financiación y recursos -pero que también es de agradecer- a las instituciones implicadas en la consecución de esta tesis: al Ministerio de Educación y Ciencia por su beca FPI, a la Universidad Autónoma de Madrid por sus instalaciones y recursos, y a la red REMEDINAL de la Comunidad de Madrid.



# ÍNDICE

<b>Prefacio</b>	11
<b>Capítulo 1.</b> Introducción	15
<b>Capítulo 2.</b> Efectos de las actividades del ganado sobre una comunidad vegetal mediterránea	37
<b>Capítulo 3.</b> La calidad de la luz, y no su intensidad, segrega la germinación de las especies favorecidas por el pastoreo en los pastos mediterráneos	69
<b>Capítulo 4.</b> Los recursos hídricos influyen en el componente de tolerancia de las respuestas a la defoliación: ¿Se refleja esto en la categorización de especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo?	87
<b>Capítulo 5.</b> Interactive effects of clipping and nutrient availability on the compensatory growth of the Mediterranean grassland species <i>Poa bulbosa</i>	105
<b>Capítulo 6.</b> Efectos de la defoliación y la competencia en dos especies mediterráneas de distinto comportamiento frente al pastoreo (favorecida/desfavorecida)	121
<b>Capítulo 7.</b> Resumen y conclusiones generales	141



## **PREFACIO**

### **Elogio a la Ciencia**

He basado gran parte de mi vida en el pensamiento crítico, en el cuestionamiento constante del mundo que nos rodea, en someter hasta el más minucioso análisis cualquier hecho por evidente que fuera. También he tenido que hacer un gran esfuerzo por huir de la superstición, de los prejuicios, de las verdades absolutas, de las creencias y de la costumbre. En todo ello ha tenido gran parte de responsabilidad la Ciencia, como conjunto de conocimientos, como estructura lógica y como método para conocer el mundo. No en vano, la cita elegida, del magnífico divulgador Carl Sagan, para abrir esta tesis recoge todas las connotaciones que he reconocido en la Ciencia, además de una de las más hermosas definiciones de ser humano que haya leído nunca: quizá seamos la única forma que tiene el Cosmos de conocerse a sí mismo.

Supongo que pensamientos como el que acabo de exponer son los que nos llevan a muchos a no desanimarnos en el duro camino que supone desarrollar una tesis doctoral e, incluso después, seguir peleando por encontrar nuestro sitio en la apretada carrera investigadora. Detrás de la difícil financiación de los proyectos, las burocracias interminables, los diseños experimentales fallidos, el sobredimensionamiento no tenido en cuenta,... uno encuentra, de vez en cuando, que está haciendo Ciencia, que está añadiendo algo al conocimiento humano o, simplemente, que ha comprobado la verdad o la falsedad de una hipótesis. Pero uno pecaría de engreído si no tuviese en cuenta en ningún momento a todas las personas que colaboran con él en una investigación. Porque otra de las maravillosas cosas de la Ciencia es que es un trabajo en equipo. Ahí queda reflejado en los, a menudo, interminables agradecimientos de las tesis doctorales, y en su frecuente coletilla final de que seguro que siempre se olvida a alguien. Es un ejemplo de la condición humana y que debería servir para hacer reflexionar a aquellos que aún ven en la Ciencia algo deshumanizador, o a aquellos que no ven más allá de sus narices engreídas y presuntuosas.

La Ciencia es considerada por la sociedad con desconfianza, cuando no con desprecio. Y es que no es para menos. Si la Ciencia que se ha construido durante años ha sido propiedad de unos cuantos privilegiados, su lenguaje se ha mantenido

como un código secreto, solo pudiéndose desvelar a los iniciados, sus resultados han sido utilizados para construir armas nucleares, para justificar genocidios, e, incluso, se ha subvertido la dignidad humana utilizando a personas como sujetos experimentales sin su consentimiento, no es para menos que la mayor parte de la sociedad la considere como una monstruosidad. Pero, la Ciencia también ha desentrañado el funcionamiento de la máquina humana, ha hallado paliativos para su sufrimiento, ha posibilitado al ser humano hacer viajes increíbles, incluso fuera del insignificante planeta donde vive, ha realizado construcciones magníficas y bellas,... No obstante, esta no es la Ciencia que yo descubrí en mi adolescencia. La Ciencia que tuve la suerte de encontrar fue la humanista de Johannes Kepler, Galileo, Leonardo da Vinci; la de casi ciencia ficción de Bohr, Einstein, Stephen Hawking, Carl Sagan; la naturalista de Rodríguez de la Fuente, David Attenborough. Esta suerte de mezcla ecléctica conformó mi imagen de la Ciencia como método y saber humanos, que podría llegar a estar en perfecta armonía con el resto de conocimientos cuyo fin, nunca alcanzable, es el del progreso, y que permitía soñar con mundos imposibles.

La visión social que tengo de la Ciencia comprende dos vertientes. Una de ellas hace referencia a la batalla contra el oscurantismo y la superstición que suponen unas de las cadenas más pesadas que impiden al ser humano vivir una existencia plena, y le someten a otra, angustiosa y esclava. La otra, hace referencia al propio origen humano de la Ciencia y, como tal, se constituye en Patrimonio de la Humanidad. Ambas imponen duros trabajos éticos para el científico, para el profesional de la investigación. Por un lado, sus estudios nunca deben entrar en contradicción con la dignidad humana; pero hallar, a veces, el límite que no se debe traspasar no es fácil. Por otro lado, el científico tiene la obligación moral, en la medida de lo posible, de hacer partícipe a la sociedad de su trabajo, divulgar de forma amable sus resultados y conclusiones. Si seguimos construyendo una Ciencia de código secreto, iniciática y de oscuros intereses, estaremos faltando a nuestro importante compromiso con la Humanidad. La Ciencia es de todos y para todos. Solo así, podremos avanzar en la ansiada conquista de la completa emancipación del ser humano.

### **Algunas aclaraciones**

He de justificar dos cosas de formato de esta tesis. La primera, que, salvo un capítulo, la tesis se ha redactado en español, traduciendo incluso algunos capítulos

del inglés en el que han sido escritos anteriormente con la vocación de ser publicados en revistas científicas. Con ello no hay intención alguna de plantar cara a la supuesta invasión de una lengua extranjera; el que exista un idioma consensuado, aunque sea de forma tácita, para divulgar los resultados de nuestras investigaciones al resto de la Comunidad Científica es una ventaja y es de estricta lógica de eficiencia. Sin embargo, considero que una tesis doctoral responde también a ser heredero de la cultura y la historia del pueblo en el que se ha producido y al que se presenta. No en vano se presenta, y su depósito se hace, en una institución que debiera ser de prestigio en la salvaguarda y la creación de conocimiento como es una Universidad. El único capítulo que aparece en inglés en esta tesis se debe al deseo de la autora principal del artículo.

Por último, los capítulos, como comprobará el lector, no siguen un orden estrictamente cronológico, sino que se han estructurado de acuerdo con un intento de dar un hilo argumental congruente.

Iker Dobarro del Moral  
Madrid, septiembre de 2009



# Introducción

*Man tries to make for himself in the fashion that suits him best a simplified and intelligible picture of the world; he then tries to some extent to substitute this cosmos of his for the world of experience, and thus to overcome it. This is what the painter, the poet, the speculative philosopher, and the natural scientist do, each in his own fashion.*

Albert Einstein. 1918. Principles of research. Physical Society, Berlin, for Max Planck's sixtieth birthday

## 1. El hombre y los pastos. Breve reseña histórica.

Aunque los pastos existen como sistemas naturales, el aprovechamiento humano del territorio para la explotación ganadera es uno de los usos más antiguos y que mayor importancia tiene por su extensión e impacto. La ganadería es la actividad humana que mayor superficie ocupa en el mundo, con más de 33 millones de kilómetros cuadrados de extensión, lo que supone el 25% de la superficie terrestre total (Asner *et al.* 2004).

La aparición de la civilización fue acompañada de la aparición de la ganadería y la agricultura. No sabemos qué fue la causa y qué fue el efecto, o si ambos procesos corrieron paralelos como elementos indisolubles del desarrollo de las sociedades humanas. Lo que sí sabemos es que la práctica ganadera en la cuenca mediterránea -primera región en la que apareció- tiene ya más de 10.000 años de historia, y que ha tenido gran importancia en su historia, siendo causa y razón de guerras, conflictos, acuerdos y tratados con efectos económicos, demográficos, sociales y políticos. Durante todo este tiempo ha sufrido diversas vicisitudes: aumento del número de animales domesticados, cambios en las razas utilizadas, modificaciones tecnológicas, cambios en su gestión. Todo ello ha influido de manera notable en los usos, costumbres y cultura de la región.

En España, la ganadería representaría una de las palancas económicas más importantes durante casi seis siglos. En 1243, Alfonso X fundó con la concurrencia de los pastores castellanos el Honrado Concejo de la Mesta de Pastores, que conservaría su nombre hasta su prohibición en 1836. Esta organización determinaría durante gran parte de su existencia activa casi todas las políticas de gestión de recursos naturales en España, delimitando qué era de uso ganadero y qué no lo era. El impacto económico de la actividad ganadera de la Mesta se reflejó en el crecimiento económico que facilitó la creación del gran Imperio español bajo los reinados de Carlos I y Felipe II.

Durante todo el tiempo de vigencia de la Mesta, la cabaña ganadera española se componía principalmente de ganado menor -ovino y caprino-, mientras que el ganado mayor se destinaba a trabajos de carga, tiro y labor. No fue hasta la época de posguerra, a mediados del siglo XX, que el ganado mayor comenzó a adquirir importancia. A mediados de los 60, la actividad agropecuaria y forestal comienza a sufrir un proceso de intensificación (San Miguel Ayanz 2001).

A partir de los años 80, la Unión Europea fuerza el abandono de las actividades agropecuarias para reducir los excedentes de producción. Más tarde, la Política Agraria Común subvenciona las actividades agropecuarias con la intención de evitar el abandono y la degradación del medio natural, y aumentar la competitividad de los productos en un mercado internacional muy liberalizado. Esto provoca que las zonas alejadas de los núcleos urbanos queden infrautilizadas y que las más próximas sufran una intensidad de uso insostenible y se agraven los procesos de degradación de dehesas y montes. En definitiva, las subvenciones a la ganadería extensiva estaban provocando su intensificación. Por ello, en los 90 aparecen las Medidas Agroambientales y Códigos de Buenas Prácticas.

Según el censo agrario de 1999 del Instituto Nacional de Estadística, la superficie española dedicada a pastos permanentes es de más de 9 millones de hectáreas, el 22% de la superficie nacional. Sin embargo, San Miguel Ayanz (2001) estima que la superficie realmente utilizada para la ganadería, o potencialmente explotable, alcanza los 27 millones de hectáreas, alrededor del 55% del territorio nacional, al incluir gran parte del terreno forestal, barbechos, cultivos forrajeros y rastrojeras, entre otros.

## **2. Estructura y composición de la vegetación de pastos**

El pastoreo es una perturbación compleja sobre las comunidades vegetales que hace emerger un ecosistema de características propias. La descripción de estas comunidades y la identificación de las especies que las componen han sido algunos de los primeros objetivos de su estudio. Se ha intentado describir la composición florística de los pastos en relación con las respuestas de las especies al pastoreo, es decir, identificando aquellas especies favorecidas por el ganado y aquellas perjudicadas mediante las diferencias de frecuencias entre sitios pastoreados y no pastoreados, o en gradientes de intensidad de pastoreo (Hacker 1987; Vesik y Westoby 2001; Peco, Sánchez y Azcárate 2006). Estos trabajos han llevado a una clasificación dual (favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo) que ha arrojado no pocas inconsistencias (Noy-Meir, Gutman y Kaplan 1989; Vesik y Westoby 2001). La composición de las comunidades vegetales de pastos es el resultado, no solo de los efectos ejercidos por el pastoreo, sino también de las características climatológicas, edafológicas y biogeográficas regionales, y de las interacciones entre ellas. Por ello,

ya han sido resaltadas, por ejemplo, las correlaciones existentes entre el régimen de precipitaciones y las inconsistencias en la clasificación en especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo (Vesk y Westoby 2001).

Paralelamente, se han intentado identificar los rasgos funcionales que pudieran estar relacionados con el pastoreo, también mediante comparación de frecuencias entre lugares con distinto uso (McIntyre *et al.* 1999; Weiher *et al.* 1999; Diaz *et al.* 2007). La intención de esta línea de investigación es la de describir los patrones generales de respuesta de las comunidades vegetales al pastoreo identificando grupos funcionales y síndromes de rasgos. Aparte de los problemas de consenso en la definición de rasgo funcional (Cuadro 1.1), los resultados obtenidos por estos estudios están aún lejos de definir conjuntos generales de rasgos funcionales relacionados con el pastoreo y, menos aún, seleccionados por el pastoreo o considerados como adaptaciones a este. No obstante esto, sí parece existir una tendencia en los pastos a estar compuestos de un mayor porcentaje de especies anuales y de talla corta, por encima de las especies perennes y de mayor producción (McIntyre *et al.* 1999; Weiher *et al.* 1999; Diaz *et al.* 2007).

Una vez abierto este camino de descripción de la vegetación de pastos y de detección de relaciones entre los distintos componentes de estos ecosistemas, se impone la necesidad de abundar en la investigación de los procesos que inciden en cada nivel de organización -organismo, población, comunidad, ecosistema- y las respuestas que cada nivel da y qué relación e influencia tienen en el resto.

### **3. La actividad de los herbívoros**

Uno de los primeros puntos poco abordados en la investigación de pastos es la diferenciación de los efectos que el ganado produce sobre la vegetación. Normalmente, en los estudios ecológicos se aborda el sistema de pastoreo como un todo, sin segregar las diferentes actividades que realizan los herbívoros. Como principales actividades de los herbívoros que afectan de forma directa o indirecta a las comunidades vegetales se distinguen la defoliación, el pisoteo, el aporte de heces y orina (Bokdam y Gleichman 2000; Peco 2002; Kohler *et al.* 2004, 2006) y la dispersión de semillas (Malo, Jiménez y Suárez 1995; Malo, Jiménez y Suárez 2000; Traba, Levassor y Peco 2003).

La defoliación ha sido objeto de estudio exhaustivo a nivel de las respuestas fisiológicas del organismo. Como veremos más adelante en este capítulo introductorio, se han descrito en numerosas especies los mecanismos de respuesta a la defoliación, tanto activos como pasivos, pudiendo generar una clasificación bastante estable de los mismos. Cierta grupo de mecanismos, aquellos que no sirven para evitar que el episodio de defoliación ocurra pero que permiten la supervivencia posterior del organismo, los mecanismos de tolerancia, han estado sujetos a una controvertida polémica sobre una posible coevolución de dichos mecanismos y la herbivoría, llegando a presentar especies beneficiadas por el consumo de los herbívoros. Sin embargo, los efectos de la defoliación que directamente inciden sobre la comunidad vegetal, y los que la afectan de forma indirecta, a través de los posibles cambios que provocan en el medio físico o sobre las relaciones competitivas, han recibido mucha menos atención (Bokdam 2001; Kohler *et al.* 2004, 2006). Menor es aún la investigación de las relaciones de los mecanismos de respuesta a la defoliación con las clasificaciones de especies y de rasgos funcionales previas (del-Val y Crawley 2004).

El pisoteo es quizá la actividad del ganado que menos ha sido estudiada en relación con sus efectos sobre la vegetación de pastos. A pesar de que los efectos del pisoteo sobre el medio físico, principalmente sobre las características edáficas, están ampliamente identificados y cuantificados (Mullholland y Fullen 1991; Greenwood y McKenzie 2001), en pocas ocasiones se ha evaluado como elemento de pérdida o daño de tejido vegetal (Kohler *et al.* 2004, 2006) y, menos aún, se ha relacionado con los efectos que pudiera producir en la vegetación por medio de los cambios que provoca en el medio físico. En sistemas de elevada productividad, el pisoteo puede llegar a ser fundamental para crear nichos de regeneración facilitando las tasas de colonización de especies vegetales (Bakker y Olf 2003).

Los aportes de heces y orina suponen el principal mecanismo de retorno de nutrientes al sistema efectuado por el ganado (Haynes y Williams 1993). Evidentemente, las deposiciones del ganado modifican las condiciones edáficas, no solo en contenido de nutrientes (Xiaobing Dai 2000), sino también en contenido hídrico, capacidad de infiltración y capacidad de intercambio catiónico entre otros (Haynes y Williams 1993). Por otro lado, dependiendo del tipo y tamaño de herbívoro, las heces pueden suponer también una alteración física directa sobre la vegetación (Haynes y Williams 1993; Bakker y Olf 2003). Además del trabajo citado de Bakker y Olf

(2003), Kohler y colaboradores (2004, 2006) han intentado evaluar de forma aislada los efectos de la deposición de heces sobre la vegetación de pastos.

La dispersión facilitada por el ganado es posiblemente el efecto sobre la vegetación más profusamente tratado en la ecología de pastos. De hecho, ha conformado toda una línea de investigación durante varios años en el grupo de Ecología de Pastos de la Universidad Autónoma de Madrid (Malo, Jiménez y Suárez 1995; Malo, Jiménez y Suárez 2000; Traba, Levassor y Peco 2003; Manzano y Malo 2006). Los mecanismos dispersivos de los que dispone una comunidad vegetal de pastos es uno de los factores que determinan los procesos de colonización de las especies, que junto con los procesos de extinción, también afectados por los herbívoros, determinan parámetros como la riqueza y diversidad e influyen en la composición florística (Olf y Ritchie 1998). En este trabajo, estos mecanismos no han sido estudiados por el abundante trabajo ya realizado anteriormente en el mencionado grupo de investigación de la Universidad Autónoma de Madrid.

En resumen, respecto a las actividades del ganado que ejercen algún efecto sobre las comunidades vegetales de pastos, se nos presenta un marco con un claro desequilibrio en la atención dedicada a cada actividad y en el conocimiento previo existente. Además existen lagunas de evidencias respecto a los efectos en algunos niveles de organización y respecto a las respuestas de cada uno de ellos que influyen en las características de los demás.

### **3. Del organismo al ecosistema: la ecofisiología vegetal de pastos.**

#### **3.1. Rasgos funcionales**

Como ha sido mencionado anteriormente, paralelamente a la identificación de especies relacionadas con el pastoreo ha corrido una línea de investigación sobre los rasgos funcionales relacionados con el mismo. Los resultados han sido dispares y no han estado exentos de una cierta falta de criterio común a la hora de aplicar métodos y de definir el propio concepto de rasgo funcional (Cuadro 1.1.).

La altura, el ciclo de vida y el porte parecen ser los rasgos funcionales que gozan de mayor consistencia en sus respuestas al ganado: el pastoreo favorece a las especies anuales, a las de pequeña altura y a las de porte rastrero; y perjudica a las perennes, a las de mayor altura y a las de porte erecto (Noy-Meir, Gutman y Kaplan 1989; Lavorel, McIntyre y Grigulis, 1999; Dorrough, Ash y McIntyre 2004; Peco *et al.*

**Cuadro 1.1. El concepto de rasgo funcional**

Lavorel *et al.* (1997) adoptan la convención de considerar rasgo toda aquella característica que pueda adoptar diferentes expresiones o *atributos* y, así lo siguen Campbell, Stafford Smith y Ash (1999).

Weiher *et al.* (1999) proponen un listado común de rasgos funcionales, clasificándolos respecto a los *desafíos* a los que tiene que hacer frente una planta. Dentro de cada subgrupo diferencian rasgos *duros*, aquellos que son de difícil medida *in situ*, y rasgos *sencillos*, de más fácil medida y que, al estar relacionados con los primeros, serían una estimación de los rasgos *duros*. Sin embargo, Violle *et al.* (2007) consideran que "esta terminología es demasiado subjetiva" y "sugieren descartar el uso de esta terminología de rasgo *duro/sencillo*".

Violle *et al.* (2007) apuntan que la utilización de el término *rasgo funcional* en la literatura científica se hace de forma inconsistente, comprendiendo parámetros poblacionales, características del organismo, propiedades del ecosistema,... Sugieren que el rasgo sea "cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica mensurable a nivel de organismo [...] sin referencia al medio o a cualquier otro nivel de organización". Al mismo tiempo, retoman lo propuesto por Lavorel *et al.* (1997), y precisan que cada rasgo puede tomar diferentes valores o *atributos* dentro de una misma especie a lo largo de gradientes ambientales o temporales. Por último, *rasgo funcional* sería todo aquel rasgo "que influya en la aptitud indirectamente a través de sus efectos en el crecimiento, el desarrollo y la supervivencia".

2005; Díaz *et al.* 2007). Sin embargo, el panorama es más complejo cuando se tienen en cuenta los rasgos relacionados con la reproducción. Por un lado, en pastos mediterráneos, se ha encontrado que el pastoreo favorece las especies de semillas de bajo peso (Lavorel, McIntyre y Grigulis 1999; Azcárate *et al.* 2002; Peco *et al.* 2005), mientras que, en pastos centroeuropeos, es el abandono el que las favorece (Kahmen y Poschold 2008).

McIntyre *et al.* (1999) proponen una metodología que implica reconocer las principales formas de crecimiento y ciclos de vida en la vegetación y, posteriormente, realizar los análisis de identificación de rasgos de respuesta a la perturbación dentro de cada una de ellas. Siguiendo esta metodología, Lavorel, McIntyre y Grigulis (1999) encuentran en un montado portugués que el pastoreo favorece especies de altura media, con poca expansión lateral, semillas ligeras y de dormancia de duración media entre las gramíneas y, entre el resto de especies de otras familias, favorece especies de pequeño tamaño, semillas ligeras con dormancias largas y dispersión por gravedad.

Dos de los problemas que nos encontramos con los resultados de todos estos estudios son: la correlación existente entre algunos de los rasgos tenidos en cuenta, originando síndromes de rasgos, en el caso de correlaciones positivas, o limitando los valores de unos los valores de otros, en el caso de las correlaciones negativas; y las funciones de respuesta que tienen frente a otros procesos del sistema, como el estrés o la competencia por algún recurso, aparte de las posibles frente al pastoreo (McIntyre *et al.* 1999).

Estos trabajos, además, no identifican claramente qué función de respuesta tienen a qué actividad relacionada con el pastoreo. Ya Kahmen y Poschold (2008) apuntan que la mayoría de los estudios de las respuestas de los rasgos funcionales a un determinado proceso están basados en análisis indirectos de la distribución de rasgos en la vegetación, y que se necesitan estudios experimentales para encontrar las relaciones directas de los rasgos funcionales con las dinámicas de la vegetación. Además, hasta el momento, pocos intentos (del-Val y Crawley 2004) se han hecho por establecer cuáles de estos rasgos están relacionados con el carácter de especie favorecida o desfavorecida por el pastoreo. En definitiva, queda por esclarecer qué rasgos de las especies dan una respuesta a los distintos efectos que sobre ellas ejercen los herbívoros, y cómo influyen en los niveles superiores de organización: cómo determinan la desaparición, mantenimiento o incremento de las poblaciones; cómo inciden estas dinámicas poblacionales en las del resto de poblaciones de la comunidad; y cómo funciona el resultado final de estructuración de esa comunidad vegetal en todo el ecosistema.

### **3.2. Mecanismos de resistencia individual a la defoliación.**

La primera pregunta que cabe formularse es ¿cómo una planta puede sobrevivir a ser consumida? Independientemente del grado de daño o pérdida de tejido, las plantas cuentan con toda una gama de mecanismos para hacer frente a la defoliación que denominaremos mecanismos de resistencia a la defoliación (Cuadro 1.2.). Estos mecanismos se subdividen en dos grupos: mecanismos de evasión y mecanismos de tolerancia.

**Cuadro 1.2. ¿Resistencia o defensa? Un problema de falta de consenso**

La terminología referente a los mecanismos de respuesta a la defoliación es confusa. Mientras que Briske (1996) los engloba en mecanismos de resistencia y los subdivide en evasión y tolerancia, Stowe *et al.* (2000) los engloban en mecanismos de defensa y los subdivide en tolerancia y resistencia. Herms y Mattson (1992) llaman defensa vegetal al conjunto de adaptaciones morfo-fisiológicas de disuasión frente al consumo por parte de los herbívoros, es decir, a parte del conjunto de mecanismos de evasión en Briske (1996) y de defensa en Stowe *et al.* (2000). Boege y Marquis (2005) hablan de mecanismos de resistencia, subdivididos en mecanismos de evasión, defensa y tolerancia y, posteriormente, en Boege *et al.* (2007) se adopta la terminología de Stowe *et al.* (2000). Aunque sin relacionarlo directamente con la defoliación, sino con la supervivencia ante el pastoreo, McIntyre *et al.* (1999) también utilizan la terminología basada en mecanismos de resistencia, subdivididos en tolerancia y evasión.

En el presente trabajo, teniendo en cuenta los matices del idioma español, consideraremos, como en Boege y Marquis (2005), los mecanismos de resistencia todos aquellos que reducen los impactos de la herbivoría. Dentro de estos mecanismos de resistencia, distinguiremos, al igual que Briske (1996), entre mecanismos de evasión -que comprenderían tanto las adaptaciones morfo-fisiológicas como las fenologías que evitan que se de un episodio de consumo- y de tolerancia. Las razones para adoptar esta terminología se pueden agüir fácilmente acudiendo al Diccionario de la Real Academia Española de la Lengua (2001). En él, una de las acepciones del vocablo *defensa* estipula que es "arma, instrumento u otra cosa con que alguien se defiende en un peligro", lo que da más una idea de solo uno de los mecanismos que reduce el impacto de la herbivoría. El término *resistir*, del que proviene *resistencia*, tiene los significados de "tolerar, aguantar o sufrir" y, al mismo tiempo, dicho de una cosa, el de "durar", lo cual representa mejor el conjunto de todos los mecanismos que hacen que una planta perdure en un medio sometido a pastoreo.

Los mecanismos de evasión son todos aquellos que evitan que se dé un episodio de defoliación. Las plantas pueden evitar ser consumidas haciendo que los herbívoros no las seleccionen para su dieta. Se ha demostrado, en ciertos casos, que el reemplazamiento de unas especies por otras en los pastos está controlado por la selección que hacen algunos herbívoros para su consumo (Anderson y Briske 1995). La presencia en el pasto de diferencias de palatabilidad, unida a las características de selectividad de los herbívoros, puede suponer la evasión de las especies menos palatables (Huntly 1991; Vesik y Westoby 2001). Aparte de que los distintos herbívoros tienen grados de selectividad diferentes, las plantas pueden presentar sustancias desagradables o venenosas, estructuras de difícil procesado como partes leñosas,

espinas o cubiertas coriáceas en las hojas, disuadiendo con ellas a sus posibles consumidores. Estos mecanismos de defensa suponen un consumo de recursos que, de otra forma, podrían ser destinados al desarrollo o a la reproducción, por lo que su producción depende estrechamente de otros factores ambientales, como pudieran ser la disponibilidad de ciertos nutrientes o de agua (Herms y Mattson 1992). Otras especies evitan el consumo solo de ciertas partes importantes de su anatomía, como pudieran ser las yemas de crecimiento o los órganos reproductivos, situándolos en posiciones protegidas bajo estructuras disuasorias (por ejemplo, espinas), en niveles inferiores del individuo que nunca llegan a ser accesibles a los herbívoros, o enterrándolas. Y, por último, se presentan los mecanismos de evasión temporal, mediante los cuales las especies desacoplan sus períodos de mayor producción o reproductivos del período de mayor intensidad de consumo (Herms y Mattson 1992).

Los mecanismos de tolerancia no evitan que se dé el episodio de consumo, sino que capacitan a la planta para sobrevivir y continuar su ciclo. Estos mecanismos suelen ser los mismos que están relacionados con la adaptación a las condiciones de temperatura, insolación, disponibilidad de nutrientes y de agua, puesto que están íntimamente relacionados con el crecimiento y desarrollo. Cuando una planta sufre un episodio de defoliación pierde parte de sus propios recursos y, por lo tanto, debe reajustar su fisiología para revertir esta pérdida. Para ello debe incrementar su productividad, es decir, su producción por unidad de biomasa. El incremento de productividad depende directamente de la capacidad fotosintética del tejido remanente y, esta, a su vez, de su plasticidad, de su eficiencia, de la conductividad estomática, de la superficie foliar, de la capacidad para movilizar recursos hacia las hojas. El grado de compensación del tejido perdido ha sido objeto de numerosos estudios y ha originado no pocas controversias en relación con la existencia o inexistencia de una relación de mutualismo entre planta y herbívoro. La línea que defiende la existencia de dicho mutualismo se basa en la constatación de que algunas especies tienen una mayor producción de biomasa o de semillas cuando son consumidas (McNaughton 1986; Paige y Whitham 1987; Paige 1992; Dyer, Turner y Seastedt 1993; Nilsson, Tuomi y Åström 1996; Paige, Williams y Hickox 2001). La existencia de compensación del tejido perdido parece ser la norma, pero la defoliación sigue suponiendo un efecto negativo sobre el crecimiento y el desarrollo de la planta (Belsky 1986; Ferraro y Oesterheld 2002). La corriente que defiende la inexistencia del mutualismo entre planta y herbívoro se basa en la falta de evidencia clara de que la sobrecompensa-

ción -fenómeno que no se niega- resulte en una coevolución mutualista entre plantas y herbívoros; bien por defectos en la interpretación de resultados, bien porque no haya evidencia de la validez de la sobrecompensación en condiciones de campo, o bien porque la sobrecompensación sea una respuesta a cualquier tipo de factor que suponga una pérdida de tejido y no necesariamente solo a la herbivoría (Belsky 1986, 1987; Crawley 1987; Simons y Johnston 1999; de Mazancourt, Loreau y Dieckmann 2001).

Por último, los mecanismos de resistencia a la defoliación están, además, sujetos a la ontogenia del individuo dependiendo de su estrategia reproductiva, disminuyendo o aumentando los recursos destinados a la defensa y a la tolerancia (Boege y Marquis 2005) o, incluso, cambiando entre unos mecanismos y otros en los distintos estados de desarrollo (Boege *et al.* 2007).

### **3.3. El filtrado de especies de las comunidades vegetales de pastos.**

La estructura de las comunidades de pastos es el resultado de la conjunción de los filtros aplicados a las especies por los herbívoros y por las condiciones ambientales que, a su vez, pueden verse afectadas por aquellos. Las poblaciones que las componen se hallan en un equilibrio entre tasas de extinción y colonización afectadas por la actividad de los herbívoros. Esta actividad, por un lado, afecta a la propia supervivencia de los individuos mediante el daño producido por el consumo, el cambio en las capacidades competitivas interespecíficas y en la disponibilidad de ciertos recursos; y, por otro lado, a las dinámicas poblacionales de las especies mediante la facilitación o entorpecimiento de la colonización, expansión, reproducción y reclutamiento (Olf y Ritchie 1998).

### **3.5. Cambios en la disponibilidad de recursos.**

Paralelamente, los herbívoros provocan cambios en el medio mediante su actividad. La eliminación de tejido vegetal abre claros en el dosel, permitiendo la entrada de mayor intensidad de luz a niveles inferiores a la que acceden especies de portes más pequeños o de menor producción (Bokdam 2001). El pisoteo compacta el suelo, reduciendo la infiltración y el tamaño de poro, lo cual disminuye la disponibilidad hídrica y el crecimiento radicular (Mullholland y Fullen 1991; Greenwood y McKenzie

2001). La deposición de heces y la orina ponen a disposición de las plantas un aporte extra de nutrientes y pueden modificar las propiedades del complejo de intercambio del suelo.

Mediante estos cambios en la disponibilidad de recursos, especies que anteriormente podrían estar sujetas a estrés pueden prosperar con mayor facilidad, aumentando sus poblaciones en el sistema.

### **3.6. Cambios en las relaciones interespecíficas.**

Las extinciones de especies provocadas por la actividad del ganado y la reducción del tejido vegetal de algunas de ellas, pueden provocar cambios en las relaciones de competencia interespecífica. Especies subordinadas en principio, poco competitivas, pueden verse favorecidas e incrementar sus poblaciones gracias a la liberación de recursos provocada por el consumo de las especies dominantes más competitivas (Huntly 1991; Alhamad y Alrababah 2008). Las interrelaciones de las capacidades competitivas con las de resistencia de las distintas especies podrían originar cambios en los rangos de dominancia, pasando una especie dominante a ser subordinada y, otra subordinada, a ser dominante, gracias al control de sus poblaciones por parte del pastoreo.

### **4. Riqueza y diversidad de las comunidades vegetales de pastos.**

Durante años se ha considerado a los pastos como sistemas de elevada diversidad gracias a la heterogeneidad generada por la actividad de los herbívoros (Bakker, Blair y Knapp 2003). Esta variación de la heterogeneidad en la vegetación tiene una dependencia de intensidad de pastoreo y de escala; el efecto del pastoreo sobre la heterogeneidad en la vegetación disminuye a grandes escalas de observación, en las cuales influyen con mayor fuerza las condiciones climáticas, mientras que el efecto positivo sobre la heterogeneidad de niveles moderados de pastoreo aflora en escalas intermedias (Fuhlendorf y Smeins 1999). Según la teoría de la perturbación intermedia, las perturbaciones generadas por una intensidad ganadera moderada, impedirían el fenómeno de la dominancia, reduciendo el poder competitivo de unas pocas especies y dando oportunidades de desarrollo a otras especies menos competitivas (Grime 1973; Bonanomi, Caporaso y Allegranza 2006). Por otro lado, la va-

riación de la diversidad provocada por el pastoreo depende de la disponibilidad de recursos del lugar, del recurso por el que se compite, de la productividad y del tiempo que la actividad ganadera lleva actuando en el mismo (Milchunas, Sala y Lauenroth 1988).

La actividad del ganado influye en la diversidad de las comunidades vegetales mediante la modificación de las tasas de extinción y colonización locales (Olf y Ritchie 1998). El ganado disminuye la disponibilidad de propágulos al consumir las estructuras reproductivas de las plantas pero, también, potencia la capacidad de dispersión de las semillas. De esta forma, algunas especies tienen la posibilidad de establecerse en lugares con unas mejores condiciones para su supervivencia y estabilizar la presencia de sus poblaciones en la comunidad, mientras que otras ven mermados sus efectivos en la comunidad ante la imposibilidad de producir un nuevo número de individuos apropiado (Olf y Ritchie 1998). Mediante la influencia sobre los procesos de extinción, los herbívoros disminuyen la presión competitiva de las especies dominantes, liberando los recursos monopolizados por estas y generando una mayor heterogeneidad, tanto espacial como temporal, de disponibilidad de recursos y de las especies que los explotan. Sin embargo, el aumento de la diversidad por la reducción de la presión competitiva solo es efectiva en hábitats de elevada o media productividad. Los efectos sobre la diversidad en los hábitats secos, de suelos pobres y, por tanto, de baja productividad, pueden ser nulos o, incluso, negativos (Milchunas, Sala y Lauenroth 1988; Olf y Ritchie 1998; Bakker, Blair y Knapp 2003; Frank 2005). Pero los herbívoros no sólo modifican la diversidad mediante su influencia en las relaciones de competencia, también la modifican mediante cambios en la heterogeneidad ambiental a distintas escalas espaciales (McNaughton 1983).

En pastos de productividad elevada o moderada, encontramos que la luz es un recurso sujeto a fuerte competencia y cuya disponibilidad para algunas especies es limitada, convirtiéndose en un factor de estrés. El ganado genera claros en estos pastos, aumentando la heterogeneidad del ambiente lumínico y aumentando la riqueza de especies (Bakker, Blair y Knapp 2003). La apertura de claros provocada por la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces -dependiendo del tipo de herbívoro- supone directamente la liberación de espacio para la colonización (Bakker y Olf 2003). La luz que llega a nivel del suelo o a algunos centímetros por encima se ve enriquecida tanto en intensidad como en calidad. El aumento en intensidad supone una liberación de un recurso básico para las plantas que antes podría estar sien-

do monopolizado por las especies consumidas, más competitivas por este recurso. El cambio en la calidad, que se debe a la absorción diferencial en ciertas bandas del visible por parte de los tejidos vegetales, provoca distintas respuestas fisiológicas en algunas especies que pueden conllevar la puesta en marcha del aparato fotosintético o su potenciación, la modificación del área específica de la hoja o el comienzo de la germinación de las semillas.

### **5. El Cerro de San Pedro: la Dehesa de Moncalvillo y el matorral abandonado de Pedrezuela.**

El segundo capítulo de este trabajo hace referencia a un experimento realizado en el Cerro de San Pedro (Madrid, España), y los capítulos posteriores recogen los resultados obtenidos en varios experimentos con especies típicas de este enclave. El Cerro de San Pedro ha sido objeto de estudio durante largo tiempo por el grupo de investigación de pastos del departamento de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid, y su descripción exhaustiva puede encontrarse en las tres tesis producto de este trabajo (Traba 2000; Sánchez 2001; Azcárate 2003).

El Cerro de San Pedro se encuentra en el sector oriental de la Sierra de Guadarrama (Madrid, España) a aproximadamente 40° 43' de latitud norte y a 3° 42' de longitud oeste, y con 1425 m de altitud sobre el nivel del mar. En las tesis mencionadas, los estudios se llevaron a cabo en la vertiente oriental del cerro, en las zonas denominadas como Dehesa de Moncalvillo y El Berrocal, la primera perteneciente al término municipal de San Agustín de Guadalix y, la segunda, al de Pedrezuela, oscilando ambas entre los 800 y los 1100 m de altitud. En el presente trabajo se han considerado las especies vegetales presentes en estas zonas, y el estudio de campo del segundo capítulo se realizó en la zona de El Berrocal (aproximadamente a 40° 43' N y 3° 39' O) entre las cotas de 900 y 930 m de altitud.

El cerro se asienta sobre gneises preordovícicos, los cuales han dado origen a suelos ácidos, poco profundos, arenosos y con poca materia orgánica. Estos suelos pertenecen a la clase xeroranker sobre gneis, asociados a tierras pardas meridionales y litosuelos (Traba 2000; Sánchez 2001).

El clima de la zona es mediterráneo continental, con una precipitación media anual en torno a los 540 mm, y una temperatura media de 13,2° C (Traba 2000).

Dos son las formaciones vegetales contrastadas en la zona. Por un lado, tenemos el pastizal de dehesa de la Dehesa de Moncalvillo y, por el otro, el matorral de caméfitos de Pedrezuela. Sin embargo, ambas zonas, tienen una vegetación potencial de encinar carpetano *Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae* (Montoya Oliver, Mesón García, y Ruiz del Castillo, 1988).

La Dehesa de Moncalvillo, anteriormente de una mayor extensión, fue dividida en 1591 entre los municipios de San Agustín de Guadalix y Pedrezuela. El primero mantuvo el uso tradicional de pastoreo de dehesa extensivo y, el segundo, parceló el terreno y lo repartió entre varios propietarios (Montoya Oliver *et al.* 1988), no sometiéndose a pastoreo alguno en su mayor parte en los últimos 45 años (Traba 2000). La Dehesa de Moncalvillo, con una superficie de 1348 Ha, se ha destinado, al menos en los últimos 20 años, al pastoreo con ganado vacuno y caballar, con una presión de 0,45 cabezas de vacuno/Ha y 0,07 de caballar/Ha (Traba 2000).

La vegetación de ambas zonas difiere sustancialmente. Mientras que la Dehesa de Moncalvillo se encuentra ocupada por un pastizal de terófitos con islas de arbolado de *Quercus ilex* subsp. *ballota*, la zona de Pedrezuela presenta un matorral de caméfitos, cuya especie dominante es *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, entre cuyos claros aparece también un pastizal de terófitos. En ambas zonas, sin embargo, se pueden encontrar también pies de *Juniperus oxycedrus* y *Cytisus scoparius*, y, en las zonas de vaguada, con mayor acumulación de agua y nutrientes, aparece un pastizal de vallico (*Agrostis castellana*). La dehesa de Moncalvillo tiene una riqueza de  $21,1 \pm 1,7$  especies por cada  $0,04 \text{ m}^2$  y, la de las zonas abandonadas del Cerro de San Pedro, de  $13,9 \pm 1,5$  especies por cada  $0,04 \text{ m}^2$  (Traba 2000).

## 6. Objetivos del trabajo y descripción de los capítulos

El trabajo presentado aquí tiene tres bloques diferenciados. El primero, compuesto únicamente por el segundo capítulo, aborda, mediante un experimento de campo, el estudio de los efectos producidos por las distintas actividades que ejerce el ganado sobre la vegetación. Con ello se intentará identificar las especies cuyos cambios de cobertura estén relacionados con las principales actividades que realiza el ganado sobre la vegetación: la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces. Así mismo, se registrarán los cambios producidos por estos factores en las condiciones lumínicas y del suelo.

El capítulo 3, también constituyente de un único bloque propio, hace referencia al efecto del pastoreo sobre la regeneración de especies herbáceas. Dado que uno de los principales efectos del pastoreo es la modificación en la cantidad y calidad de luz a nivel del suelo, se analizan los efectos de estos dos parámetros lumínicos en la germinación de especies con diferente respuesta al pastoreo.

Los tres capítulos siguientes conformarían un segundo bloque dedicado a estudiar los efectos de la defoliación y sus posibles interacciones con otros factores físicos y bióticos, sobre la supervivencia y potencial reproductivo de especies vegetales de conocidas respuestas al pastoreo de sus poblaciones en la zona de *Moncalvillo-Pedrezuela*. Se intenta en este bloque encontrar si los mecanismos de resistencia a la defoliación son un medio por el cual se da la diferenciación de respuestas frente al pastoreo de estas especies, y si existe alguna influencia de otros factores en estas respuestas. Así, el capítulo 4 aborda la cuestión de si la disponibilidad hídrica influye en la tolerancia a la defoliación, y si ésta es mayor en las especies favorecidas por el pastoreo que en las especies desfavorecidas. Los capítulos 5 y 6 tienen como objetivos comprobar si la disponibilidad de nutrientes y la competencia modifican la capacidad de tolerancia a la defoliación, respectivamente. Estos dos capítulos hacen uso de un análisis de crecimiento iterativo, con el fin de evaluar la capacidad de compensación de la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes. El capítulo 5 tiene por objeto una especie abundante en los majadales de la dehesa de Moncalvillo, *Poa bulbosa*, y el capítulo 6 compara las capacidades de tolerancia a la defoliación y a la competencia de una especie favorecida por el pastoreo, *Spergularia purpurea*, y otra desfavorecida, *Silene scabriflora*.

Es relevante resaltar que el primer capítulo aborda el estudio de los efectos del pastoreo desde una perspectiva de comunidad, mientras que el resto de los capítulos tienen su objeto en los organismos. Estos últimos capítulos mencionados contienen estudios experimentales desde una perspectiva ecofisiológica, es decir, se ha intentado comprobar si ciertas características fisiológicas de las especies son las responsables de sus respuestas al pastoreo a nivel de comunidad.

## 7. Referencias

- Alhamad, M.N. & Alrababah, M.A. 2008. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology* 9: 224-232.
- Anderson, V.J. & Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5: 1014-1024.
- Asner, G. P., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E. & Harris, A. T. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*. 2004; 29:261-299.
- Azcárate, F. M. 2003. Hormigas granívoras en pastizales y matorrales mediterráneos: Interacciones y efectos sobre la vegetación. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Azcárate, F.M., Sanchez, A.M., Arqueros, L. & Peco, B. 2002. Abundance and habitat segregation in mediterranean grassland species: the importance of seed weight. *Journal of Vegetation Science* 13: 159-166.
- Bakker, C., Blair, J.M. & Knapp, A.K. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137: 385-391.
- Bakker, E.S. & Olff, H. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14: 465-474.
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Belsky, A.J. 1987. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *American Naturalist* 129: 777-783.
- Boege, K., Dirzo, R., Siemens, D. & Brown, P. 2007. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters* 10: 177-187.
- Boege, K. & Marquis, J.M. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441-448.
- Bokdam, J. 2001. Effects of browsing and grazing on cyclic succession in nutrient-limited ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 12: 875-886.
- Bokdam, J. & Gleichman, J.M. 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology* 37: 415-431.
- Bonanomi, G., Caporaso, S. & Allegrezza, M. 2006. Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta*

- Oecologica-International Journal of Ecology 30: 419-425.
- Briske, D. D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. En: The ecology and management of grazing systems. Hodgson, J. & Illius, A. W., (eds.). CAB International Wallingford U.K.
- Campbell, B.D., Stafford Smith, D.M. & Ash, A.J. 1999. A rule-based model for the functional analysis of vegetation change in Australasian grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10: 723-730.
- Crawley, M.J. 1987. Benevolent herbivores? *Trends in Ecology and Evolution* 2: 167-168.
- De Mazancourt, C., Loreau, M. & Dieckmann, U. 2001. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *American Naturalist* 158: 109-123.
- Del-Val, E. & Crawley, M.J. 2004. Interspecific competition and tolerance to defoliation in four grassland species. *Canadian Journal of Botany* 82: 871-877.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Dorrrough, J., Ash, J. & McIntyre, S. 2004. Plant responses to livestock grazing frequency in an Australian temperate grassland. *Ecography* 27: 798-810.
- Dyer, M.I., Turner, C.L. & Seastedt, T.R. 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications* 3: 10-16.
- Ferraro, D.O. & Oosterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A Quantitative Review. *Oikos* 98: 125-133.
- Frank, D.A. 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia* 143: 629-634.
- Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. 1999. Scaling effects of grazing in a semi-arid grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 731-738.
- Greenwood, K.L. & McKenzie, B.M. 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 1231-1250.
- Grime, J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151-167.
- Hacker, R.B. 1987. Species responses to grazing and environmental factors in an arid halophytic shrubland community. *Australian Journal of Botany* 35: 133-150.
- Haynes, R.J. & Williams, P.H. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49: 119-199.

- Hermes, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Kahmen, S. & Poschlod, P. 2008. Does germination success differ with respect to seed mass and germination season? Experimental testing of plant functional trait responses to grassland management. *Annals of Botany* 101: 541-548.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2006. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. *Folia Geobotanica* 41: 289-304.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15: 143-150.
- Lavorel, S., McIntyre, S. & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10: 661-672.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
- Malo, J.E., Jimenez, B. & Suarez, F. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Malo, J.E., Jimenez, B. & Suarez, F. 1995. Seed bank buildup in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography* 18: 73-82.
- Manzano, P. & Malo, J. E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:244-248.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation: towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- McNaughton, S.J. 1986. On plants and herbivores. *American Naturalist* 128: 765-770.
- McNaughton, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Montoya Oliver, J.M., Mesón García, M.L. y Ruiz del Castillo, J. 1988. Una dehesa

- testigo. La dehesa de Moncalvillo. ICONA. Madrid.
- Mullholland, B. & Fullen, M.A. 1991. Cattle trampling and soil compaction on loamy sands. *Soil use and management* 7: 189-193.
- Nilsson, P., Tuomi, J. & Åström, M. 1996. Even repeated grazing may select for overcompensation. *Ecology* 77: 1942-1946.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Paige, K.N. 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology* 73: 2076-2085.
- Paige, K.N. & Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416.
- Paige, K.N., Williams, B. & Hickox, T. 2001. Overcompensation through the paternal component of fitness in *Ipomopsis arizonica*. *Oecologia* 128: 72-76.
- Peco, B. 2002. Grassland diversity under dry conditions: the role of management in nature conservation. *In* Grassland Science in Europe. Proceedings of the 19th general meeting of the European Grassland Federation. France. pp. 875-881.
- Peco, B., De Pablos, I., Traba, J. & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Peco, B., Sanchez, A.M. & Azcarate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture Ecosystems & Environment* 113: 284-294.
- Real Academia Española. 2001. Diccionario de la lengua española. 22ª edición. Madrid.
- Sánchez, A.M. 2001. Colonización y regeneración de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* en un paisaje agrario abandonado de la Sierra de Guadarrama. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- San Miguel Ayanz, A. 2001. Pastos naturales españoles. Ed. Fundación Conde del Valle de Salazar y Mundi-Prensa. Madrid.
- Simons, A.M. & Johnston, M.O. 1999. The cost of compensation. *American Naturalist* 153: 683-687.
- Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G. & Simms, E.L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 565-595.

- Traba, J. 2000. Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Traba, J., Levassor, C. & Peco, B. 2003. Restoration of species richness in abandoned Mediterranean grasslands: seeds in cattle dung. *Restoration Ecology* 11: 378-384.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38: 897-909.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Xiaobing Dai 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 11: 715-724.



## Efectos de las actividades del ganado sobre una comunidad vegetal mediterránea

### Resumen

El pastoreo estructura las comunidades vegetales y determina su composición florística mediante efectos directos e indirectos a través de cambios en el medio físico. Estos efectos son de distinta naturaleza según la actividad que los provoque: defoliación, pisoteo, aporte de excrementos y dispersión de semillas. Con el fin de identificar las especies relacionadas con tres de estas actividades y sus efectos sobre el medio físico en una comunidad vegetal mediterránea abandonada, se estableció un experimento de simulación de defoliación, pisoteo y aporte de heces, más varias de sus interacciones, durante cuatro años en un cantuesar del Cerro de San Pedro (Madrid, España). Se realizó un inventario florístico cada año en cada tratamiento y se obtuvieron medidas de luz, compactación y contenido hídrico del suelo en distintos momentos del experimento. Las medidas físicas y la riqueza de especies se sometieron a análisis de la varianza de medidas repetidas con bloques completos aleatorios. Se obtuvieron las Curvas de Respuesta Principal de los inventarios de especies. Los tratamientos con defoliación y pisoteo aumentaron la cantidad de luz que llegaba a nivel del suelo respecto a las parcelas control y el tratamiento simple de heces. Ni la compactación ni el contenido hídrico del suelo fueron afectados por los tratamientos. La riqueza de especies aumentó respecto a las parcelas control solo en los tratamientos simples de defoliación los dos últimos años. Todos los tratamientos que incluyeron pisoteo o defoliación se separaron paulatinamente de las parcelas control, convergiendo en su composición de especies al final del experimento. Esta convergencia vino marcada principalmente por la casi total desaparición del cantueso en estas parcelas. El tratamiento simple de heces se mantuvo estable en su composición florística a lo largo del tiempo y similar a las parcelas control. Se reveló la posibilidad de reversión del cantuesar a un uso ganadero con la simple introducción del pastoreo en él, gracias a la contención que tanto defoliación como pisoteo ejercen sobre el cantueso, manteniendo abiertos claros en los que puede mantenerse el pasto.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades vegetales de pastos son el resultado de una compleja interrelación de efectos directos e indirectos provocados por la actividad del ganado que inciden a nivel de organismos, poblaciones y comunidad. Las respuestas de cada uno de estos niveles a los efectos de la actividad de los herbívoros se materializan en ajustes fisiológicos o morfológicos, cambios en la cobertura vegetal, en las tasas de extinción y colonización, en la riqueza y diversidad de especies y en efectos sobre el medio físico (Olf y Ritchie 1998). Las actividades del ganado de las que se ha documentado que más influyen sobre la estructura y dinámica de la vegetación son: la defoliación, el aporte de excrementos y las pequeñas perturbaciones relacionadas con el pisoteo, hozadas, etc.

La defoliación es quizá el efecto más visible ejercido por el ganado sobre las plantas. Es esta una perturbación directa sobre el individuo (Milchunas, Sala y Lauenroth 1988) consistente en la pérdida de tejido vegetal o daño al mismo. La planta se encuentra entonces con una menor superficie fotosintética y, por tanto, con una menor capacidad de producción (McNaughton 1983; Anten y Ackerly 2001). Si la planta no es capaz de sobreponerse a esta pérdida de tejido y al daño, morirá, verá disminuida su capacidad de resistir a nuevos episodios de daño o no podrá reproducirse. Las respuestas de las especies frente a esta perturbación son variadas y se pueden englobar en los mecanismos de resistencia frente a la defoliación. Estos mecanismos pueden conllevar bien procesos fisiológicos de reajuste para compensar el tejido perdido sin evitar de ninguna manera dicha pérdida (tolerancia), o bien, toda una serie de mecanismos morfológicos, fisiológicos o fenológicos que faciliten al individuo eludir el consumo de los herbívoros (Herms y Mattson 1992; Briske 1996; Stowe *et al.* 2000; Boege y Marquis 2005; Boege *et al.* 2007). La defoliación también tiene efectos indirectos que influyen en la composición florística de la vegetación. Por un lado, modifica el ambiente lumínico en el que germinan y crecen las plantas mediante la retirada de cobertura vegetal y la apertura de claros. Por otro lado, el consumo selectivo de especies, supone cambios en las relaciones competitivas y de dominancia (Huntly 1991; Anderson y Briske 1995; Alhamad y Alrababah 2008).

El aporte de heces, junto con la orina, es el mecanismo más importante de retorno de nutrientes en los pastos, constituyendo un proceso de fertilización que estimula el crecimiento de algunas especies (Haynes y Williams 1993; Xiaobing Dai 2000). Además de este efecto sobre la disponibilidad de nutrientes, las heces aparecen como un importante vehículo de dispersión y, por tanto, de colonización por semillas (Malo y Suarez 1995abc; Malo, Jimenez y Suarez 2000; Manzano, Malo y Peco 2005). La deposición de heces también puede generar efectos indirectos sobre las comunidades vegetales a través de cambios en el medio físico. Por ejemplo, el área cubierta por una boñiga de vacuno permanece durante un tiempo variable sin luz, muriendo las plantas debajo de ella. La recolonización de estas áreas puede bien darse mediante la expansión de la vegetación circundante o bien mediante la germinación de semillas presentes en el suelo o en la propia boñiga (Haynes y Williams 1993). De esta manera, dependiendo del tipo y tamaño de herbívoro, las heces pueden generar espacios libres de competidores que ofrezcan una oportunidad para la colonización por especies subordinadas o menos competitivas. Sin embargo, Bakker y Olf (2003) no encontraron, en su estudio de un pastizal en una llanura de inundación holandesa, una relación significativa entre la presencia de heces y la riqueza de especies, ni una influencia positiva de estas sobre cuatro especies subordinadas.

El pisoteo ejercido por el ganado daña los tejidos vegetales y los ensucia disminuyendo la acumulación de biomasa vegetal (Greenwood y McKenzie 2001). Si la intensidad del pisoteo es elevada, la perturbación puede no sólo afectar a las partes aéreas de las plantas, sino también a rizomas, bulbos y otros órganos subterráneos, generando discontinuidades de material vegetativo en el suelo. La recolonización de estos claros o huecos resulta en una composición florística que depende de las especies que se encuentran en sus bordes y de sus capacidades de reproducción vegetativa y mediante semillas, así como de las características del banco de semillas (Bullock *et al.* 1995). El pisoteo también genera cambios en las propiedades físicas del suelo que, de forma indirecta, pueden afectar a la composición florística del pasto. El pisoteo aumenta la compactación del suelo, aumentando su densidad y disminuyendo el tamaño de poro (Mulholland y Fullen 1991). El aumento de la densidad del suelo dificulta la infiltración de fluidos y el crecimiento radicular (Soane *et al.* 1981), aumentando las pérdidas de agua y suelo por escorrentía. En climas secos,

los efectos negativos del pisoteo sobre el suelo descritos añaden nuevas limitaciones al rebrote de las plantas (Greenwood y McKenzie 2001).

Pocos estudios han intentado aislar los efectos de estas tres actividades del ganado sobre la composición florística en condiciones de campo. (Kohler *et al.* 2004, 2006). Estos autores realizan diseños experimentales en zonas clausuradas de los herbívoros en pastos húmedos de los montes del Jura, encontrando cambios muy débiles en las especies, pero sin que aparezcan patrones claros de selección, es decir, especies que sean indicadoras de uno u otro tratamiento. Además, el estudio de Kohler *et al.* (2006) muestra que pequeños claros generados artificialmente tienen mayor importancia que los tratamientos de defoliación, pisoteo y heces para el filtrado de especies. Sin embargo, ambos estudios, detectan la defoliación como el principal mecanismo determinante de la composición florística de los pastos de montaña, y la fertilización, como efecto simulado de la deposición de heces, como el menos importante, aproximándose en su composición a la situación de los tratamientos simplemente excluidos del pastoreo (abandono). Las comunidades iniciales de estos dos estudios son precisamente pastos, es decir, comunidades ya adaptadas a los efectos provocados por el ganado con una colección de especies ya filtrada por aquellos. Posiblemente los efectos sean distintos en comunidades vegetales que no son pastadas, o que lo son con intensidades menores a las impuestas por los tratamientos.

El grupo de Ecología Terrestre del Departamento de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid viene estudiando durante largo tiempo el efecto del pastoreo extensivo sobre la riqueza y composición florística de pastizales, tanto con experimentos de clausura (Montalvo *et al.* 1993; Ortega, Levassor y Peco 1997; Peco, Ortega y Levassor 1998), como comparando fincas colindantes con diferente uso ganadero en la Sierra de Guadarrama y su pedimento (Peco *et al.* 2005; Peco, Sánchez y Azcárate 2006). Recientemente, se ha conseguido establecer el efecto global del pastoreo a largo plazo a nivel de comunidad identificando las especies que se ven favorecidas y las que son perjudicadas por la presencia de ganado, así como los caracteres funcionales de las especies asociados a este tipo de perturbación (Peco *et al.* 2005; Peco, Sánchez y Azcárate 2006). Sin embargo, estos estudios que establecen cambios en las frecuencias relativas de las especies no permiten descubrir cuáles son las actividades concretas que actúan como filtros de selección, ni identificar las especies indicadoras de cada una de ellas. Uno de los procesos afectado por

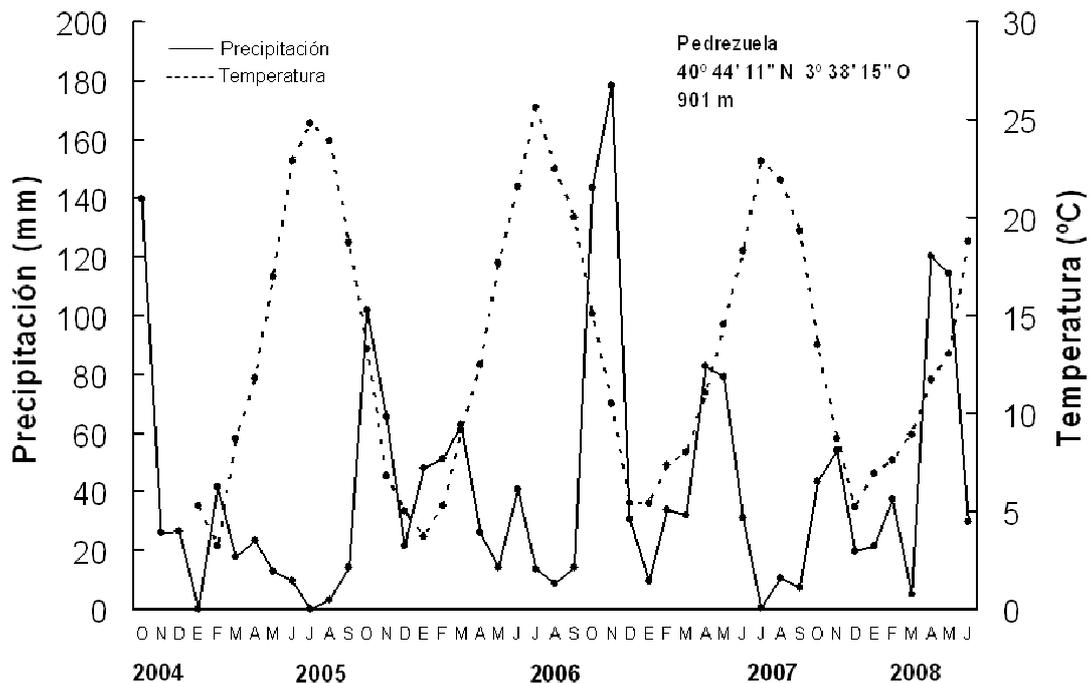
la actividad del ganado que ha sido estudiado en profundidad por el equipo de pastos del Departamento en condiciones de campo y de laboratorio es la dispersión endozoócora de semillas (Malo y Suarez 1995abc; Malo, Jimenez y Suarez 2000; Traba, Levassor y Peco 2003; Manzano, Malo y Peco 2005; Peco, López-Merino y Albir 2006). En los últimos años también se ha abordado el estudio de la epizoocoria (Manzano y Malo 2006; De Pablos y Peco 2007). Recientemente se ha intentado dilucidar el efecto, en condiciones controladas, del corte en diferentes condiciones de humedad para especies favorecidas y desfavorecidas por la acción del ganado (capítulo 3 de esta tesis), o el efecto de la proporción Rojo:Rojo Lejano (Red:Far Red, R:FR) en la germinación de estos dos tipos de especies (capítulo 6 de esta tesis).

Con el fin de separar los efectos sobre la composición florística de los pastos y sobre el ambiente lumínico y propiedades físicas del suelo de las distintas actividades del ganado (defoliación, pisoteo y aporte de heces), se realizó un experimento en campo durante cinco años (2004-2008), en una zona sin actividad ganadera del Cerro de San Pedro, en el que se simularon dichas actividades. Con ello se esperaba encontrar las especies indicadoras de la presencia de cada actividad y las posibles influencias de los efectos indirectos sobre la comunidad vegetal a través de las modificaciones en el medio físico. Así, se estableció como hipótesis general que cada actividad mostraría una composición florística y riqueza en especies distintas, asociadas a diferentes condiciones lumínicas y de compactación y humedad del suelo.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El área de estudio se encuentra en el Cerro de San Pedro (Madrid, España), situado a los aproximadamente 40° 43' de latitud norte y a 3° 42' de longitud oeste. Sin embargo, las parcelas experimentales se situaron en la zona conocida como El Berrocal (aproximadamente a 40° 43' N y 3° 39' O) entre las cotas de 900 y 930 m de altitud. El clima es mediterráneo continental, con una dura sequía estival, 550 mm de precipitación media anual y 13° C de temperatura media anual. En la figura 2.1 se puede apreciar que, durante los años de estudio, la variación estacional de tempe-



**Figura 2.1.** Valores de temperatura media mensual y precipitación acumulada mensual de Pedrezuela en los años de estudio. Cortesía de Gonzalo Martin (<http://eltiempoenedrezuela.50webs.com/pedreweb.htm>).

raturas y precipitaciones corresponde a un tipo de clima mediterráneo, concentrando la mayor parte de las precipitaciones en otoño y con la característica sequía estival unida a las mayores temperaturas. Aunque el patrón de temperaturas fue bastante regular, no lo fue así el de las precipitaciones. En 2005 y 2006 las lluvias primaverales fueron escasas y menores que las de 2007 y 2008. Las precipitaciones otoñales, época de germinación de las semillas, tuvieron sus máximos en 2004 y 2006, de valor intermedio en 2005, y pobres en 2007. Los valores anuales de precipitación fueron mayores que la media de la zona (550 mm) en 2004 (640 mm) y 2006 (632 mm); y fueron menores en 2005 (311 mm), 2007 (404 mm) y 2008 (526 mm; datos por cortesía de Gonzalo Martin, ver fig. 2.1).

Los suelos son arenosos, poco profundos y pobres, originados a partir de un sustrato de gneiss. Aunque la vegetación potencial de la zona es un encinar carpetano *Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*, El Berrocal está dominado por un matorral de caméfitos de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, entre cuyos claros aparece un pastizal terofítico acidófilo del orden *Helianthemetalia guttati*.

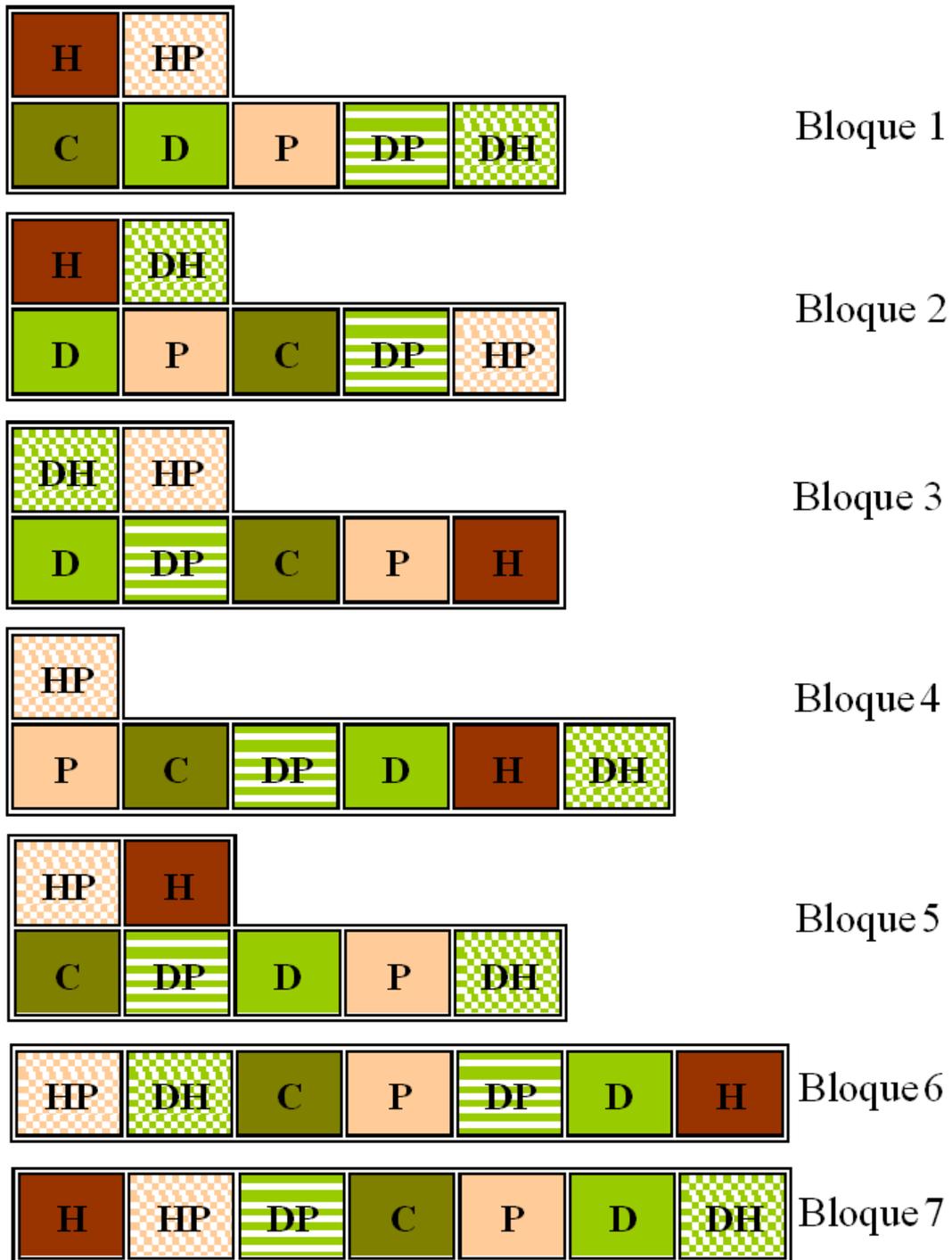
Se estima que El Berrocal no ha sido sometido a actividad ganadera en al menos los últimos 45 años (Traba 2000). Aunque, durante los años de estudio, se ha

observado el paso de ganado vacuno hacia los vallicares de las vaguadas adyacentes y hacia las parcelas privadas, no se han observado signos visibles de actividad ganadera.

### **Establecimiento de las parcelas y aplicación de los tratamientos**

Se realizó un diseño de bloques aleatorizados con 7 bloques y 7 tratamientos que simulaban las distintas actividades del ganado. En otoño de 2004 se establecieron 7 bloques de 15,25 m<sup>2</sup> (Fig. 2.2) en zonas planas secas con una distancia entre ellos que oscilaba entre 30 m y 787 m. En cada bloque se establecieron 7 parcelas de 1,75x1 m, separadas entre sí 0,5 m, para evitar el contacto directo entre ellas. Cada parcela sufriría periódicamente uno de los tratamientos que tienen que ver con la pérdida de tejido vegetal y con cambios en el ambiente lumínico y edáfico. Los tratamientos fueron los siguientes:

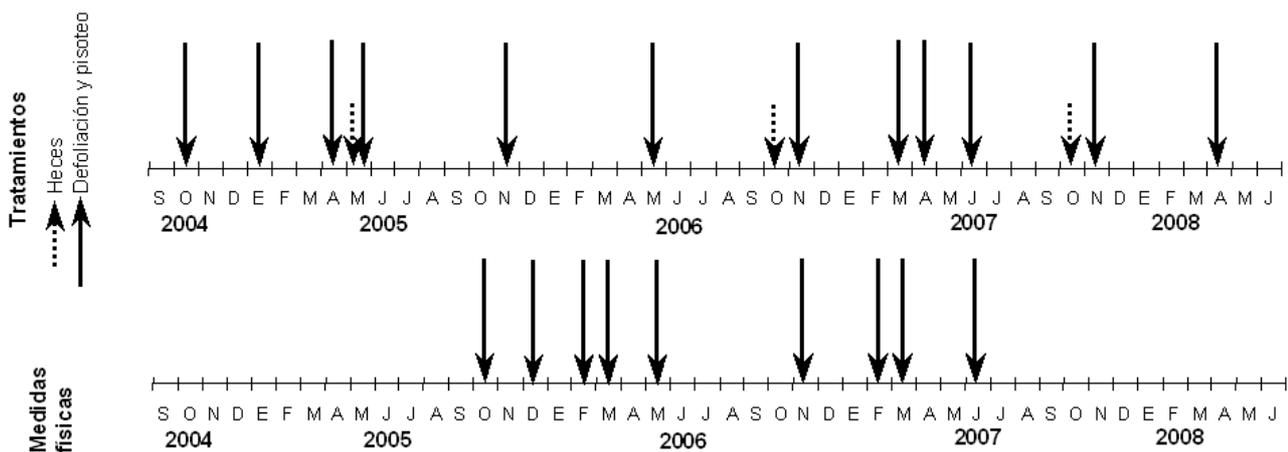
- Defoliación (D): se cortó toda la vegetación de la parcela hasta una altura aproximada de 5 cm, que es la que parecía tener la vegetación en la dehesa de Moncalvillo, adyacente a esta zona.
- Pisoteo (P): se pisoteó con unas tablas de 40x30 cm con correas atadas a los pies. En cada aplicación del tratamiento se dieron 1000 pasos (571 pasos/m<sup>2</sup>) con una presión de 0,54 Kg/cm<sup>2</sup> (52,97 kPa). Se eligieron las tablas en vez de las botas de montaña del protocolo seguido por (Kohler *et al.* 2004) para que el tratamiento fuera más uniforme y para evitar las irregularidades del puente de la bota.
- Heces (H): Se recogieron las heces en cada invierno en la dehesa de Moncalvillo y se pulverizaban con ayuda de un molinillo de café y un mortero de porcelana, pasándolas finalmente por un tamiz de 500 µm. Se esparcían 250 g del pulverizado obtenido una vez al año lo más uniformemente posible en cada parcela. Esta cantidad es la aproximada que depositaría el ganado en un año, en la superficie de la parcela, para una carga ganadera de 0,4 cabezas/ha- cálculo aproximado de la carga en la dehesa de Moncalvillo- según estimaciones de Malo (1995).
- Interacción entre la defoliación y el pisoteo (DP).



**Figura 2.2.** Esquema de configuración de las parcelas de tratamientos relacionados con el pastoreo de cada uno de los bloques experimentales establecidos en el Cerro de San Pedro. C=Control; D=Defoliación; P=Pisoteo; H=Heces.

- Interacción entre la defoliación y las heces (DH).
- Interacción entre el pisoteo y las heces (HP).
- Control (C).

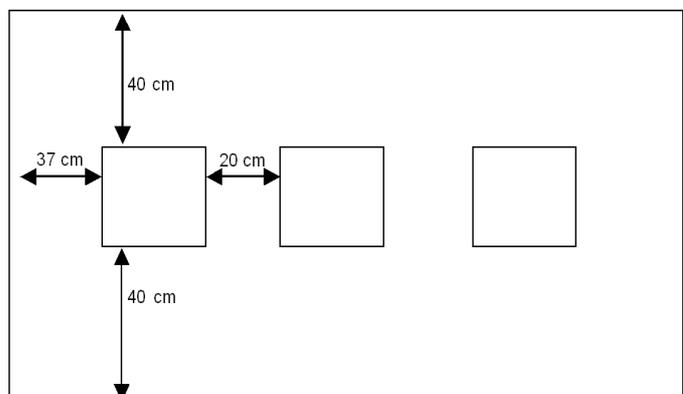
Los tratamientos de defoliación, pisoteo y heces, tanto en las parcelas del tratamiento individual como en las de las interacciones, se aplicaron en las fechas reflejadas en la figura 2.3. Los tratamientos de defoliación y pisoteo no se llevaron a cabo con regularidad, sino cuando la altura de la vegetación (más de 5 cm) permitía aplicar el tratamiento de defoliación y dejando al menos un mes de recuperación entre cada aplicación. Es por ello que en 2006, solo se realizaron dos aplicaciones, puesto que fue este un año de pocas precipitaciones y poca producción.



**Figura 2.3.** Esquema cronológico de las aplicaciones de tratamientos de defoliación, pisoteo y heces, y de la toma de medidas físicas de las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro.

### Obtención de datos florísticos

En cada parcela se realizaron inventarios florísticos en 3 cuadrados de 20x20 cm<sup>2</sup> situados según el esquema reflejado en la figura 2.4



**Figura 2.4.** Esquema de los cuadrados utilizados en cada parcela experimental para elaborar los inventarios florísticos y para obtener las medidas del ambiente lumínico.

en la época de mayor floración (mayo-junio) de los años 2005 a 2008.

A cada especie inventariada se le asignó una categoría de cobertura:

- 0: Ausencia
- 0,5: presencia de un solo ejemplar (sólo para herbáceas de poca cobertura)
- 1: 1-25% de cobertura.
- 2: 25%-50%
- 3: más de 50 %.

### **Obtención de medidas físicas**

En diferentes momentos del experimento (Fig. 2.3) se recogieron diferentes medidas de condiciones físicas en las parcelas. Dichas medidas fueron de dos tipos: dos referentes al ambiente lumínico -radiación fotosintéticamente activa (Photosynthetic Active Radiation, PAR) y proporción de rojo:rojo lejano (Red:Far Red, R:FR)- y dos referentes a las condiciones edáficas -contenido hídrico y compactación-. El PAR se obtuvo mediante un equipo de fotoradiómetro Quantum HD 9021 conectado a una sonda HD 9021 RAD/PAR de 5 cm de altura (Delta OHM, Caselle di Selvazano, Italia); el R:FR, con un equipo de sonda de fibra óptica de 1 cm de altura y lector SKR 100/116 (Skye Instruments Ltd., Powys, UK); el contenido hídrico, con un sensor ThetaProbe ML2 y lector Theta Meter HH1 (Delta OHM, Caselle di Selvazano, Italia); y la compactación, con un penetrómetro IB (Eijkelkamp Agrisearch Equipment BV, Giesbeek, Holanda).

En cada momento de muestreo, para los valores lumínicos se recogieron tres medidas por cuadrado de muestreo florístico, más nueve a cielo descubierto, por encima de la vegetación. Para los valores edáficos se recogieron diez medidas fuera de los cuadrados de muestreo, puesto que las sondas respectivas podían influir demasiado en el suelo contenido en aquellos debido a la perforación que había que efectuar. Debido a la extrema dureza del suelo, probablemente provocada por las pobres precipitaciones, en los meses de marzo y mayo de 2006 no pudieron tomarse medidas de humedad por el riesgo de rotura de las varillas de la sonda.

## Análisis estadístico

La riqueza media por parcela y todos los parámetros físicos, se analizaron mediante ANOVAs de medidas repetidas y bloques aleatorizados, especificándose la media de la suma de cuadrados de la interacción entre bloques y tratamientos como término de error para calcular el estadístico F .

En caso de detectarse un efecto de interacción del tiempo con los tratamientos, se realizaron ANOVAs de bloques completos aleatorios para cada año. En las fechas de medida en las que los tratamientos resultaron en efectos significativos, se obtuvieron los grupos homogéneos con un test de Tukey con un grado de significación de  $p=0,05$ , en el cual se empleó la suma media de cuadrados del término de error del ANOVA de bloques completos aleatorios, es decir, de la interacción entre bloque y tratamiento.

Todos los análisis para la riqueza y los parámetros físicos fueron realizados mediante el paquete estadístico STATISTICA versión 6.

Para los datos de composición florística se consideró la mediana de cada clase de cobertura, exceptuando el 0 y 0,5, es decir, que cada especie podía tomar uno de cinco posibles valores en cada cuadrado de muestreo: 0%, 0,5%, 12,5% (clase 0%-25%), 36,5% (clase 25%-50%) o 75% (clase de más de 50%). Dichos valores se promediaron para cada parcela y año.

El análisis de la composición florística de los cuatro años se realizó mediante el procedimiento de Curvas de Respuesta Principal (Principal Response Curves, PRC) de la aplicación CANOCO (versión 4.5; Ter Braak y Šmilauer 2002). El PRC se realizó sobre la matriz de 196 observaciones x 117 especies. Las curvas de respuesta principal resultan de un análisis de redundancia (Redundancy Analysis, RDA) en el que se consideran las interacciones entre tratamientos y años como variables ambientales y los años como covariables (en términos de la aplicación). Al ser el resultado de las curvas de respuesta principal un modelo predictivo de las diferencias de tratamientos y el control, el cual se considera como la línea base de valor 0 en el eje, las interacciones del tratamiento control con los años no se especifican en el análisis. La significación del primer eje del RDA se comprobó mediante un test de permutaciones de Monte Carlo, de 499 permutaciones solo en las parcelas ( $n=49$ ) y no en los cuatro años (opción *split-plot* de la aplicación). Los valores de las especies fueron transformados previamente a sus logaritmos neperianos. Los resultados permi-

ten, mediante transformación exponencial de las puntuaciones de los tratamientos y las especies en el eje de curvas de respuesta principal, obtener el valor relativo de cobertura de cada especie en unos determinados tratamiento y año respecto al control (Lepš y Šmilauer 2003).

Se comprobó la significación del segundo eje de curvas de respuesta principal mediante la inclusión de las puntuaciones de las parcelas como covariables (en terminología de CANOCO) en un segundo análisis de redundancia con los mismos parámetros que los usados para el análisis del primer eje (Lepš y Šmilauer 2003).

Por último se realizaron RDAs para cada año, con un diseño de bloques completos aleatorios según proceso también de Lepš y Šmilauer (2003).

## RESULTADOS

### Parámetros físicos

Para todos los parámetros físicos hubo un efecto significativo del bloque, y, como era de esperar, también hubo un efecto significativo del tiempo (Tabla 2.1).

El PAR se vio afectado de forma neta por los tratamientos sin variar este efecto entre años (Tabla 2.1). El test *post hoc* mostró que las parcelas control y el tratamiento de heces tuvieron siempre un PAR inferior al del de resto tratamientos (Fig.

Fuente de error	Compactación	Humedad	PAR	R:FR
<b>Bloque</b>	(6) ***16,7805	(6) ***12,4264	(6) ***7,3934	(6) ***6,8425
<b>Tratamiento</b>	(6) 0,4927	(6) 1,4058	(6) ***11,9069	(6) ***9,1268
<b>Residuo Suma de cuadrados (Bloque x Tratamiento)</b>	(36) 274,1700	(36) 0,0082	(36) 438566	(36) 0,2189
<b>Fecha</b>	(7) ***363,5003	(6) ***372,7093	(8) ***43,7271	(7) ***89,4941
<b>Fecha x Bloque</b>	(42) ***15,9196	(36) ***12,8715	(48) ***15,4657	(42) ***5,9003
<b>Fecha x Tratamiento</b>	(42) 0,6760	(36) 0,7738	(48) 1,2985	(42) *1,5824
<b>Residuo Suma de cuadrados (Fecha x Bloque x Tratamiento)</b>	(252) 104,5000	(216) 0,0039	(288) 130559	(252) 0,1538

**Tabla 2.1.** Resultados de los ANOVAs de medidas repetidas con bloques completos aleatorios para los parámetros físicos obtenidos en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro. Para cada fuente de error se consigna el valor del estadístico F y, entre paréntesis, los grados de libertad. Se ofrecen también los valores de las sumas de cuadrados de los residuos, utilizadas en cada comparación para obtener el estadístico F. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Fecha	Fuente de error			
	Bloque (6 g.l.)		Tratamiento (6 g.l.)	
	F	p	F	p
Octubre 2005	5,97	<0,001	1,75	0,137
Diciembre 2005	7,89	<0,001	4,33	0,002
Febrero 2006	9,05	<0,001	5,20	<0,001
Marzo 2006	6,63	<0,001	5,24	<0,001
Mayo 2006	3,27	0,011	1,36	0,257
Febrero 2007	28,97	<0,001	4,50	0,002
Marzo 2007	2,81	0,024	4,90	0,001
Junio 2007	3,03	0,017	1,20	0,327

**Tabla 2.2.** Resultados de los ANOVAs de bloques completos aleatorios para cada fecha de medida de la proporción de R:FR en parcelas con tratamientos de defoliación, pisoteo y heces en el Cerro de San Pedro.

de 2005, las medidas de proporción de R:FR de las parcelas experimentales se mantienen siempre por debajo de los valores a cielo abierto. Igualmente, excepto en el caso de mayo de 2006, los valores de proporción de R:FR a cielo abierto son bastante uniformes. Sin embargo, los valores a ras de suelo en las parcelas experimentales variaron de forma notable entre fechas. En el período de invierno a primavera entre 2005 y 2006 los valores en las parcelas disminuyeron con respecto a los de octubre de 2005, separándose en marzo de 2006 el tratamiento de defoliación y pisoteo. Sin embargo en el mismo período entre 2006 y 2007, dicha disminución en los valores de R:FR no pareció producirse.

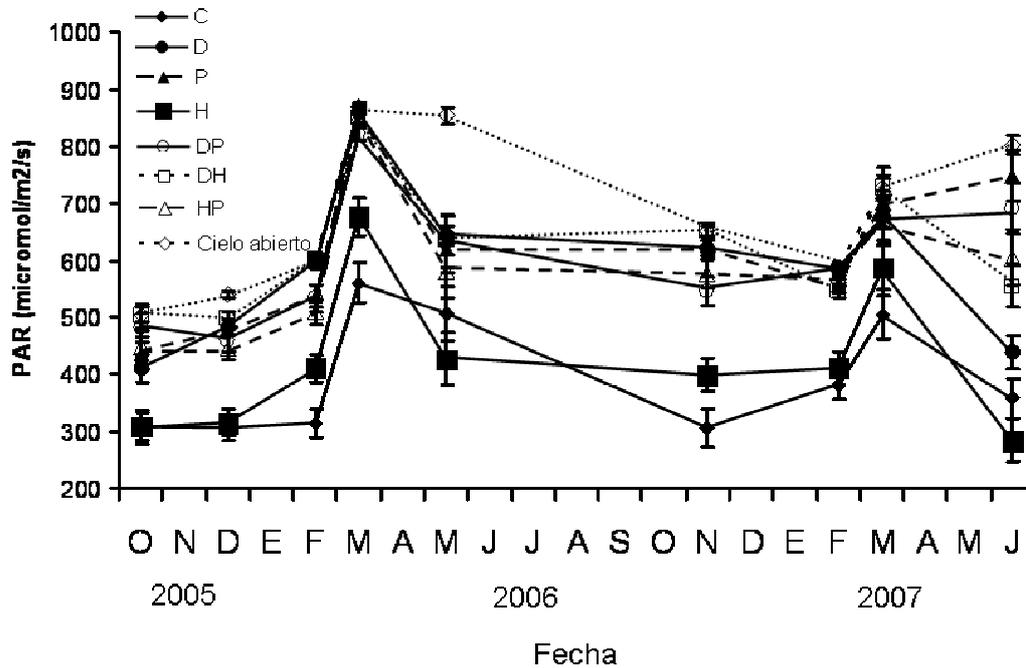
En los meses en que hubo diferencias significativas entre tratamientos, las parcelas control y el tratamiento de heces presentaron los valores más bajos de proporción R:FR, y significativamente inferiores, en general, a los de las parcelas con tratamiento combinado de pisoteo y defoliación (Fig. 2.7). El tratamiento de pisoteo presentó valores de proporción de R:FR significativamente mayores que los del tratamiento de heces en febrero de 2006 y marzo de 2007 y, salvo en diciembre de 2005 y marzo de 2006, también mayores que los de las parcelas control (Fig. 2.7). Sin embargo, el tratamiento de defoliación aislado solo se diferenció en una ocasión del control (febrero de 2007).

Los distintos tratamientos en los que la defoliación estaba presente no llegaron a diferenciarse entre ellos en su proporción de R:FR, excepto en marzo de 2006, en donde el tratamiento combinado de defoliación y pisoteo tuvo significativamente va-

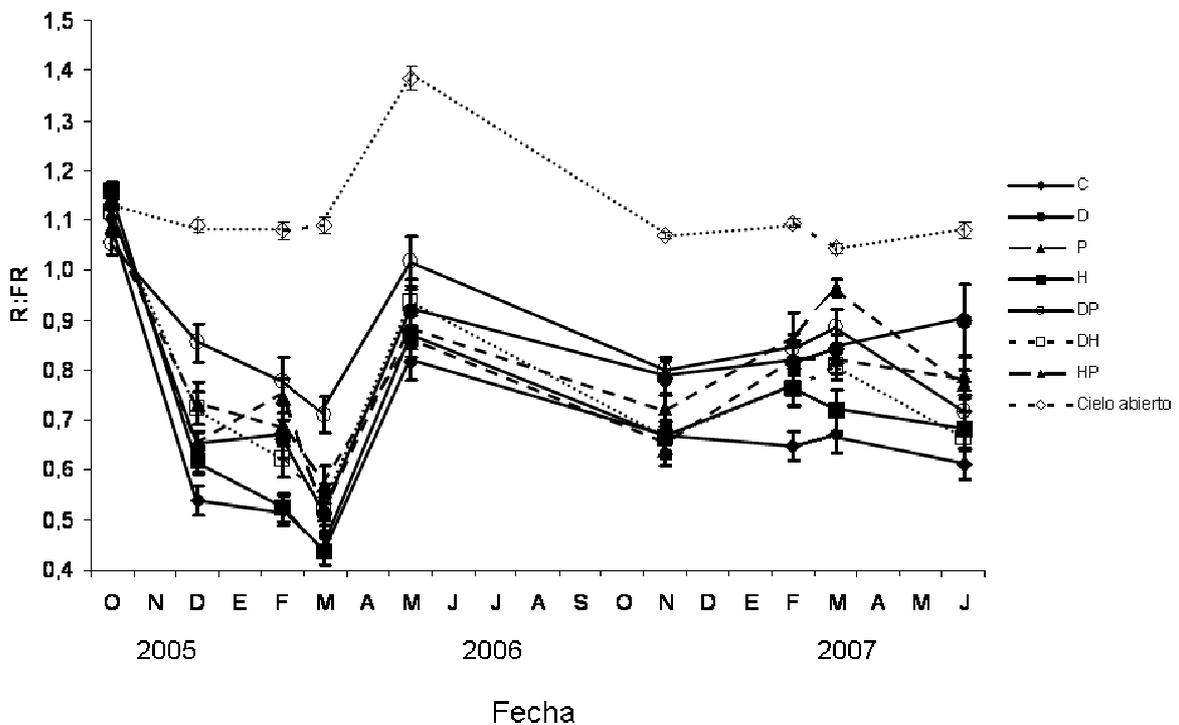
2.5).

La proporción de R:FR se vio modificada por los distintos tratamientos, pero de forma diferente en cada fecha de medida (Tabla 2.1). Solo en octubre de 2005, mayo de 2006 y junio de 2007, los tratamientos no afectaron significativamente a la proporción R:FR (Tabla 2.2).

En la figura 2.6, se aprecia que, excepto en octubre



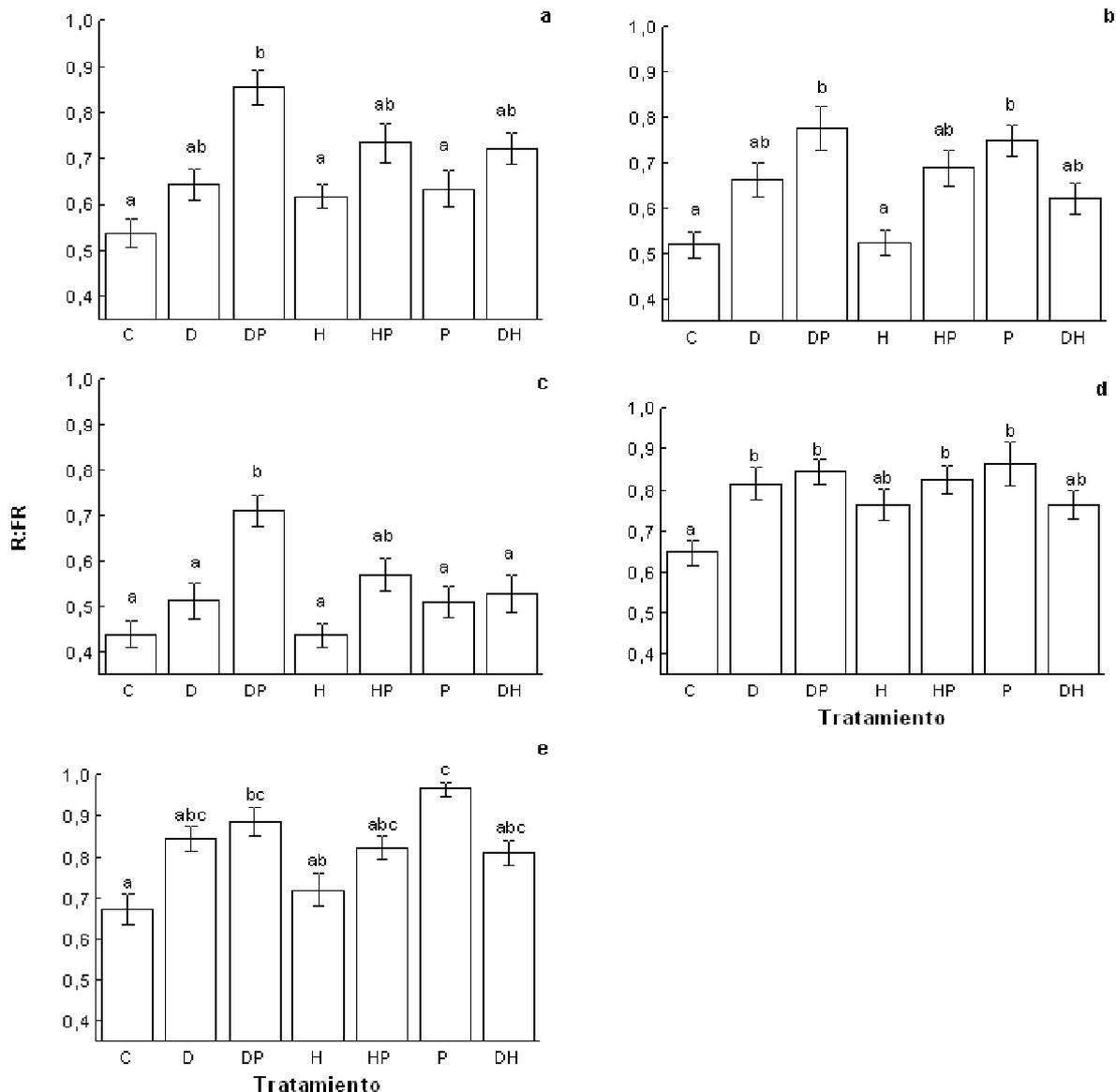
**Figura 2.5.** Valores de PAR (medias  $\pm$  EE) para cada fecha de medida y tratamiento en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro sometidas a defoliación, pisoteo y aporte de heces. C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo.



**Figura 2.6.** Valores de la proporción R:FR (medias  $\pm$  EE) para cada fecha de medida y tratamiento en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro sometidas a defoliación, pisoteo y aporte de heces. C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo.

lores superiores a los otros dos tratamientos en los que estaba presente la defoliación. Sin embargo, salvo en el caso de su combinación con el pisoteo, la defoliación no produjo una variación apreciable de la proporción de R:FR en relación con el resto de tratamientos (Fig. 2.7).

Por último, ni la compactación del suelo ni su contenido hídrico se vieron afectados por los tratamientos (Tabla 2.1). El grado de compactación del suelo sufre una disminución homogénea en todas las parcelas entre el invierno de 2005 y principios



**Figura 2.7.** Valores de proporción de R:FR (medias  $\pm$  EE) para cada fecha (a: diciembre de 2005; b: febrero de 2006; c: marzo de 2006; d: febrero de 2007; e: marzo de 2007) con efecto significativo de los tratamientos (C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo). Las letras indican los grupos homogéneos obtenidos con el análisis *post hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ).

de primavera de 2006. Los valores más altos de compactación se aprecian en mayo de 2006, siendo los más bajos entre otoño de 2006 y primavera de 2007 (Fig. 2.8). Así mismo, el contenido de humedad aumenta desde octubre de 2005 hasta enero de 2006 y, desde noviembre de 2006 hasta junio de 2007 sufre una disminución paulatina (Fig. 2.9).

Fuente de error	Riqueza
<b>Bloque</b>	<b>(6) *3,09</b>
<b>Tratamiento</b>	<b>(6) **4,31</b>
<b>Residuo</b> <b>Suma de cuadrados</b> <b>(Bloque x Tratamiento)</b>	(36) 19,94
<b>Año</b>	<b>(3) ***100,53</b>
<b>Año x Bloque</b>	<b>(18) **2,15</b>
<b>Año x Tratamiento</b>	<b>(18) *1,66</b>
<b>Residuo</b> <b>Suma de cuadrados</b> <b>(Año x Bloque x Tratamiento)</b>	(108) 11,66

**Tabla 2.3.** Resultados de los ANOVAs de medidas repetidas con bloques completos aleatorios para la riqueza de las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro. Para cada fuente de error se consigna el valor del estadístico F y, entre paréntesis, los grados de libertad. Se ofrecen también los valores de las sumas de cuadrados de los residuos, utilizadas en cada comparación para obtener el estadístico F. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

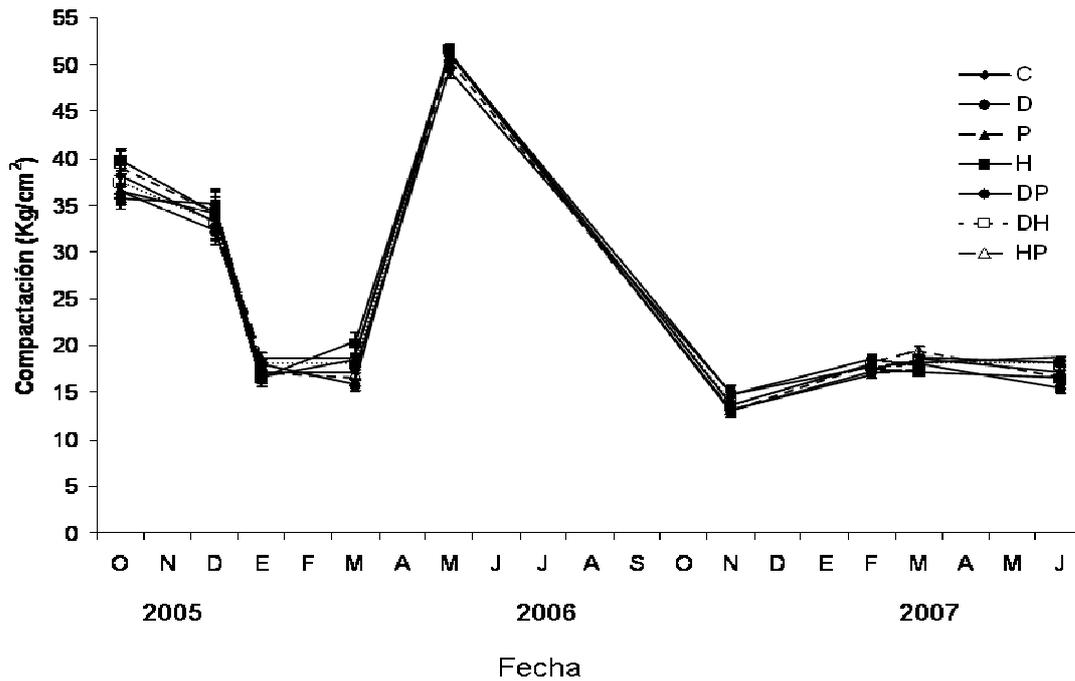
Fuente de error	g.l.	2005	2006	2007	2008
<b>Bloque (6 g.l.)</b>	6	<b>*2,51</b>	<b>*2,88</b>	1,37	<b>**3,4</b>
<b>Tratamiento (6 g.l.)</b>	6	1,81	1,00	<b>**4,08</b>	<b>**4,36</b>
<b>Residuo</b> <b>Suma de cuadrados</b> <b>(Bloque x Tratamiento)</b>	36	9,74	19,76	15,26	10,16

**Tabla 2.4.** Resultados de los ANOVAs de bloques completos aleatorios para la riqueza de las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro para cada año de muestreo. Para cada fuente de error se consigna el valor del estadístico F. Se ofrecen también los valores de las sumas de cuadrados de los residuos, utilizadas en cada comparación para obtener el estadístico F. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

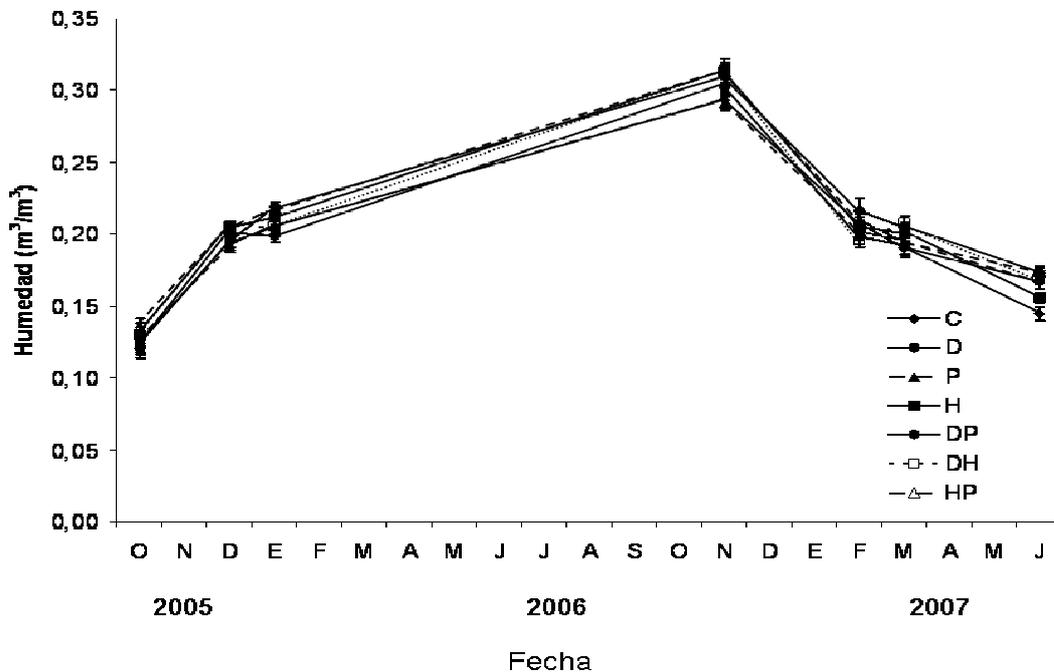
## Riqueza

En el caso de la riqueza de especies también hubo un efecto significativo del bloque y del tratamiento, aunque estos efectos variaron entre años (Tabla 2.3). Los ANOVAs de bloques completos aleatorios para cada año mostraron cómo el efecto de bloque se mantuvo a lo largo de todo el tiempo, excepto para el tercer año, 2007, y el efecto de los tratamientos sobre la riqueza no apareció hasta ese tercer año 2007, manteniéndose en 2008 (Tabla 2.4).

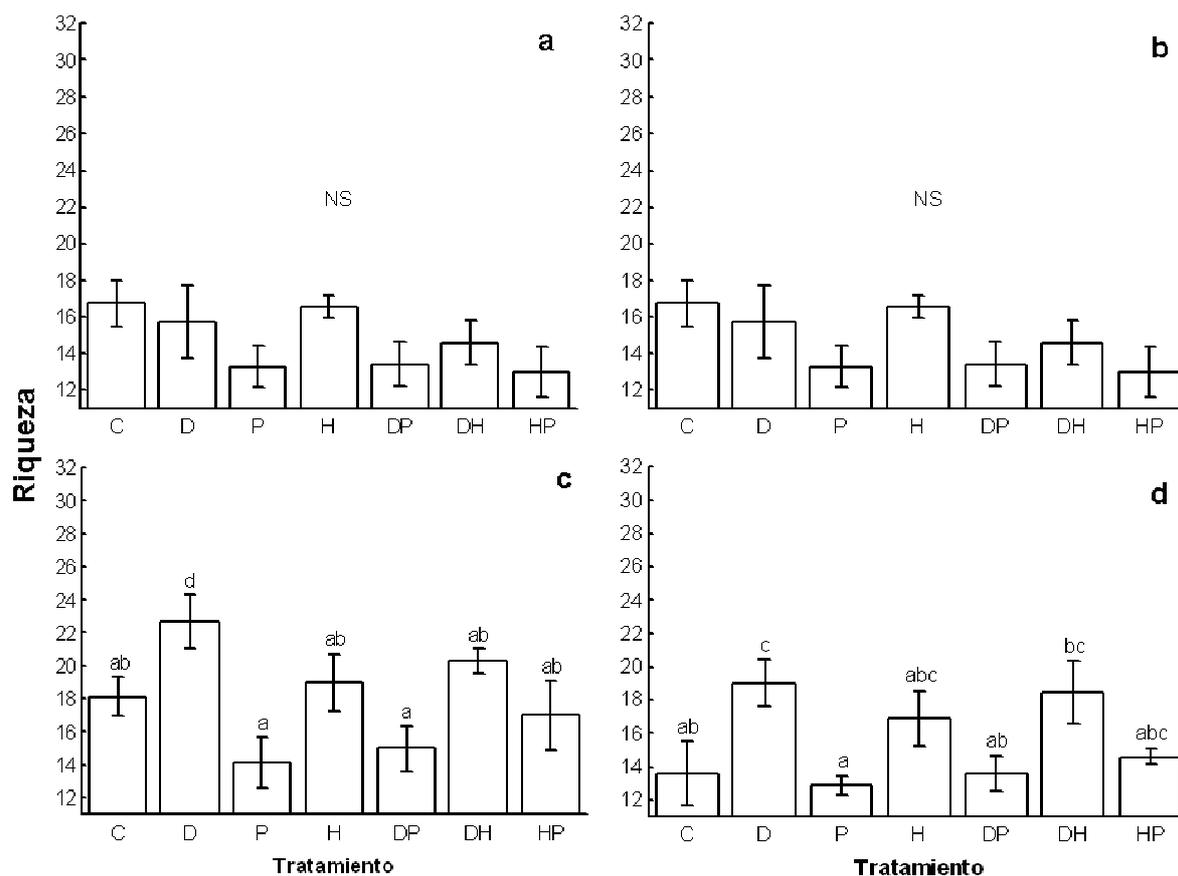
Los dos últimos años, el tratamiento de defoliación resultó en un aumento significativo de la riqueza respecto a los controles, el pisoteo y el tratamiento combinado de defoliación y pisoteo (Fig. 2.10 c y d). Sin embargo, las diferencias sig-



**Figura 2.8.** Valores de compactación del suelo (medias  $\pm$  EE) para cada fecha de medida y tratamiento en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro sometidas a defoliación, pisoteo y aporte de heces. C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo.



**Figura 2.9.** Valores de humedad del suelo (medias  $\pm$  EE) para cada fecha de medida y tratamiento en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro sometidas a defoliación, pisoteo y aporte de heces. C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo.



**Figura 2.10.** Valores de riqueza (medias  $\pm$  EE) para cada fecha de medida (a: 2005; b: 2006; c: 2007; d: 2008) y tratamiento (C=Control, D=Defoliación, P=Pisoteo, H=Heces, DP=DefoliaciónxPisoteo, DH=DefoliaciónxHeces y HP=HecesxPisoteo) en las parcelas experimentales del Cerro de San Pedro. Las letras indican los grupos homogéneos obtenidos con el análisis *post hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). NS=No Significativo.

nificativas del tratamiento de defoliación con los tratamientos de heces que aparecen el año 2007, ya no se aprecian en el siguiente año, 2008 (Fig. 2.10 c y d).

También se produjo un aumento notable de riqueza en nuestras parcelas el año 2006 (Fig. 2.10 b), en concreto de un 58% respecto a la media del resto de los años.

### Composición florística

El test de Monte Carlo para el primer eje del análisis de Curvas de Respuesta Principal (PRC) resultó significativo ( $F=11,92$ ;  $p=0,002$ ), explicando un 5,6% de la variabilidad de los datos. El segundo eje no resultó significativo ( $F=2,83$ ;  $p=0,844$ ).

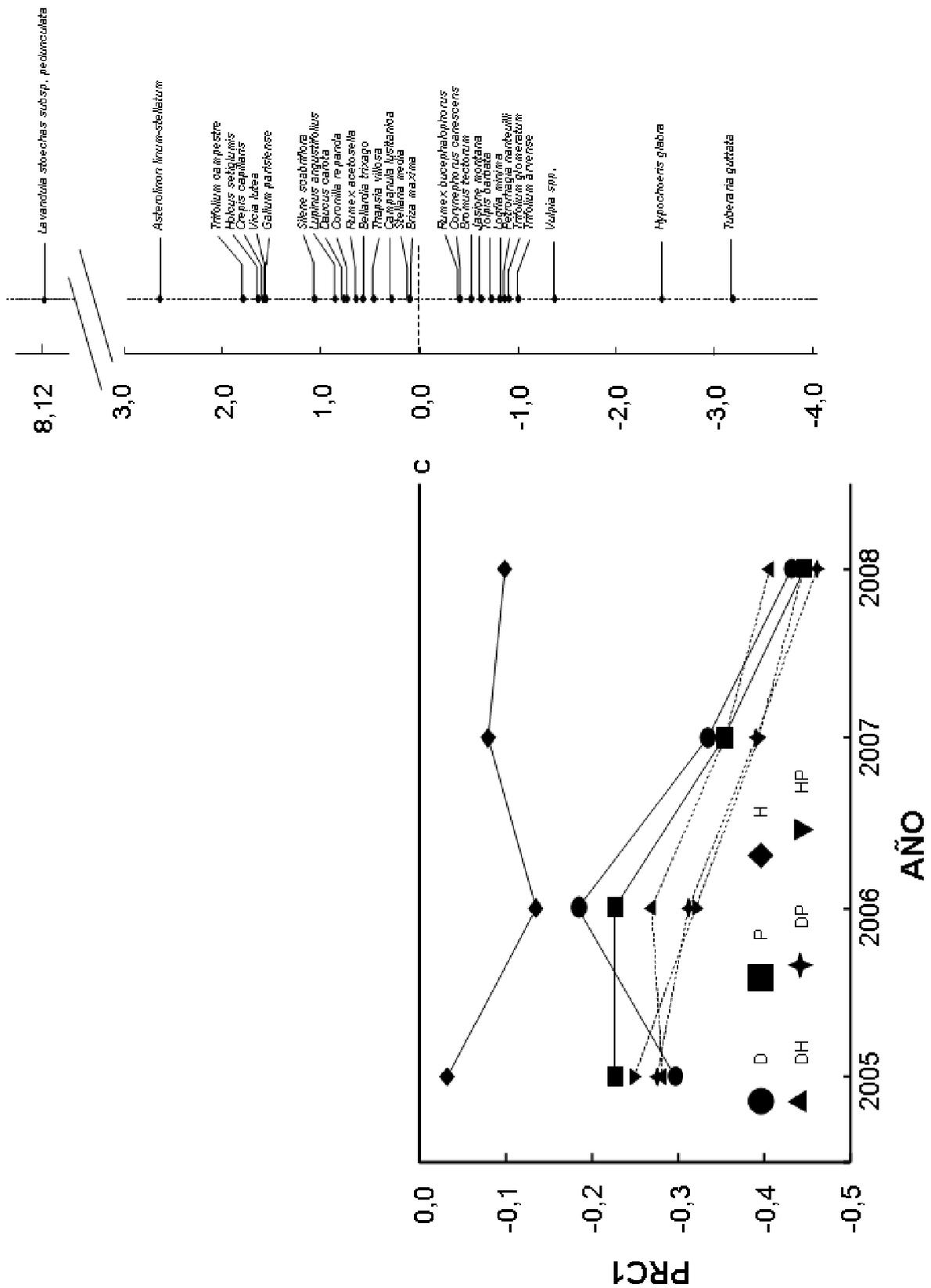
La composición florística de todos los tratamientos, excepto el tratamiento de heces, respecto a los controles, fue diferenciándose a lo largo de los cuatro años de muestreo. Sin embargo, no pareció darse una separación clara al final del estudio

entre estos tratamientos, sino que parecieron converger en una estructura similar y, además, disminuyendo todos el porcentaje de cobertura de las mismas especies y aumentando también el de las mismas (Fig. 2.11). El tratamiento de heces, aunque se diferenció del control, permaneció con una composición similar a lo largo de los cuatro años y más cercana a este que el resto de tratamientos.

De forma evidente, fue el cantueso el que más determinó esta diferenciación, obteniendo el mayor valor de peso en el primer eje. Así, en el último año, 2008, las disminuciones ajustadas de porcentaje de cobertura de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* respecto del control fueron en promedio de un 97% para todos los tratamientos excepto el de heces. El tratamiento de heces conservó el 45% de cantueso respecto a los controles en 2008 (siendo la puntuación del cantueso de 8,118 y la del tratamiento de heces en 2008 de -0,0309, tenemos  $e^{(-0,0309 \cdot 8,118)} = 0,4498$ ).

Muy por debajo del cantueso, la siguiente especie cuya pérdida de cobertura en los tratamientos más determinó la diferenciación de los controles fue *Asterolinon linum-stellatum*. Esta disminución resultó en 2008 en un promedio de 69 % para todos los tratamientos, excepto el de heces.

Podemos distinguir dos grupos diferenciados de especies entre las que reducen en menor porcentaje su cobertura en los tratamientos respecto a los controles. El primero de ellos, con mayor pérdida de cobertura en los tratamientos, abarcó un rango de pesos entre 1,5655 y 1,7970 en las coordenadas de las Curvas de Respuesta Principal, lo que, en promedio, corresponde a un rango de pérdida de cobertura de entre el 50% y el 55% en los tratamientos, excepto el de heces, respecto a los controles en 2008. El segundo, con un rango de pesos de entre 0,0959 y 1,0656, presentó en 2008 una disminución del porcentaje de cobertura de entre el 4% y el 37% en los tratamientos, excepto el de heces, respecto a los controles. Entre las especies que aumentaron su porcentaje de cobertura en los tratamientos respecto a los controles, *Tuberaria guttata*, *Hypochoeris glabra* y las distintas especies del género *Vulpia* fueron las que mayores pesos reflejaron en el primer eje de Curvas de Respuesta Principal, con 4,04, 2,94 y 1,82 veces de promedio, respectivamente, mayor cobertura en los tratamientos, excepto en el de heces, respecto al control en 2008. Aparte de estas especies, aparecen otras entre el rango de pesos -0,9966 y -0,4009 que aumentan en menor medida su porcentaje de cobertura respecto a los controles; en 2008, como promedio, estas especies aparecían entre 1,13 y 1,35 ve-



**Figura 2.11.** Primer eje de Curvas de Respuesta Principal (PRC) para el cambio en porcentaje de coberturas de especies vegetales en las parcelas sometidas a defoliación (D), pisoteo (P), heces (H) y combinaciones de los anteriores tratamientos ( DH, DP y HP) entre los años 2005 y 2008 respecto a las parcelas control (C, línea base 0).

ces con mayor porcentaje de cobertura en los tratamientos, excepto en el de heces, que en el control.

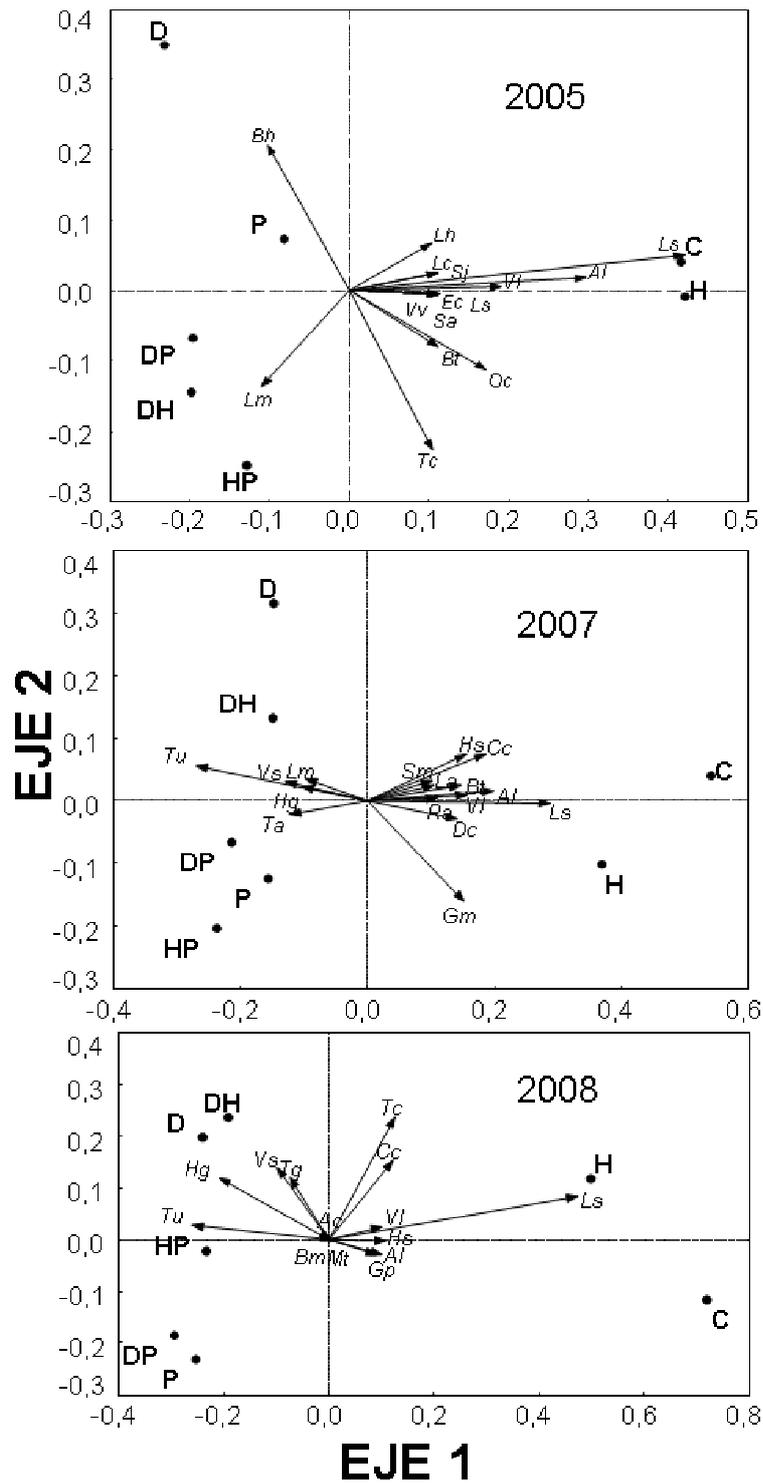
En los análisis de redundancia (RDA) para cada año, el primer eje resultó significativo en los test de Monte Carlo para todos los años excepto para 2006 y, el segundo eje fue sólo significativo para 2005 y marginalmente significativo para 2008. (Tabla 2.5). El mayor porcentaje de varianza recogida por el primer eje es el correspondiente a 2008.

Año	1 <sup>er</sup> eje			2 <sup>o</sup> eje		
	F	p	Porcentaje varianza recogida	F	p	Porcentaje varianza recogida
2005	4,12	0,002	7,2	1,85	0,030	3,1
2006	1,75	0,186	3,2	--	--	--
2007	4,88	0,002	8,5	1,62	0,184	2,7
2008	9,19	0,002	15,2	1,92	0,066	3,0

**Tabla 2.5.** Resultados de los test de Monte Carlo para los análisis de redundancia (RDA) del efecto de los tratamientos en la composición florística por cada año de muestreo.

Como se observa en la figura 2.12, el primer eje define la separación de aquellas parcelas con abundante cobertura de cantueso, controles y con tratamiento de heces, de aquellas que han sufrido algún tratamiento de defoliación o pisoteo. En 2005, se observan numerosas especies que pierden cobertura notablemente en las parcelas con tratamientos de defoliación y pisoteo, las cuales van perdiendo importancia en el primer eje sucesivamente en 2007 y 2008, comenzando a aparecer otras que ganan cobertura en dichos tratamientos. Son *T. guttata* y *H. glabra* las que parecen ganar mayor importancia en la zona negativa del primer eje.

En 2005, único año con significación del segundo eje (Tabla 2.5), los tratamientos simples de defoliación y pisoteo se separan de los combinados por una mayor cobertura de *Bromus hordeaceus* y una menor de *Logfia minima*, *Ornithopus compressus*, *Bellardia trixago* y *Coronilla repanda*. En 2008, si consideramos la significación marginal del segundo eje (Tabla 2.5), los tratamientos de pisoteo, incluido el combinado con defoliación, se habrían separado en su composición de los de defoliación, los cuales tendrían una mayor presencia de *H. glabra*, *Trifolium glomeratum*, las especies del género *Vulpia*, *Trifolium campestre* y *Crepis capillaris* (Fig. 2.12).



**Figura 2.12.** Diagramas binarios de tratamientos y especies de los dos primeros ejes de los análisis de redundancias (RDA) para cada año de muestreo en el que el primer eje resultó significativo. Especies: Ac= *Aira cariophylla*, Al= *Astelionon linum-stellatum*, Bh= *Bromus hordeaceus*, Bm= *Briza minima*, Bt= *Bellardia trixago*, Cc= *Crepis capillaris*, Cr= *Coronilla repanda*, Dc= *Daucus carota*, Ec= *Evax carpetana*, Gm= *Geranium molle*, Gp= *Galium parisiense*, Hg= *Hypochoeris glabra*, Hs= *Holcus setiglumis*, La= *Lupinus angustifolius*, Lc= *Lophocloa cristata*, Lh= *Lupinus hispanicus*, Lm= *Logfia minima*, Ls= *Lavandula stoechas*, Ls= *Linaria sparteae*, Mt= *Micropyrum tenellum*, Oc= *Ornithopus compressus*, Ra= *Rumex acetosella*, Sa= *Sagina apetala*, Sj= *Senecio jacobea*, Sm= *Stellaria media*, Ta= *Trifolium arvense*, Tc= *Trifolium campestre*, Tg= *Trifolium glomeratum*, Tu= *Tuberaria guttata*, Vl= *Vicia lutea*, Vs= *Vulpia spp.*, Vv= *Veronica verna*.

## DISCUSIÓN

### Parámetros físicos

Los parámetros físicos medidos en nuestro estudio se han visto afectados de una manera desigual, no pudiendo hallar un patrón general de sus efectos en cada tratamiento. Por un lado, las características físicas del suelo (compactación y contenido en humedad) no presentan cambios significativos derivados de los tratamientos. Aunque se ha constatado que el pisoteo produce una compactación del suelo y una disminución de la infiltración (Mullholland y Fullen 1991; Greenwood y McKenzie 2001), el nivel aplicado en nuestro estudio debe haber estado por debajo de la intensidad necesaria o puede que los efectos aparezcan a más largo plazo. También es posible que la alta variabilidad en el espacio (efecto significativo del bloque) y en el tiempo (variabilidad estacional e interanual), obscurezcan los posibles menores efectos de los tratamientos en estos parámetros. Por otro lado, como era de esperar, los tratamientos que eliminan biomasa vegetal, la defoliación y el pisoteo, incrementaron la cantidad de luz incidente a nivel del suelo (PAR). El tratamiento de heces y los controles siempre presentaron valores de este parámetro menores que el resto de tratamientos. Este efecto se mantuvo a lo largo de todos los años de estudio, es decir, no se vio modificado por la estacionalidad. Sin embargo, no hubo un efecto sistemático de los tratamientos respecto a la calidad de luz medida a través del parámetro R:FR, sino que este efecto varió entre estaciones congruentes con la dinámica del dosel en clima mediterráneo. La proporción de R:FR presentó diferencias entre tratamientos solo en las épocas de invierno y primavera temprana que coinciden con las épocas de acumulación de tejido fotosintético en el dosel vegetal y, por tanto, disminución en la proporción de R:FR por debajo de él. La falta de diferencias significativas en octubre de 2005, mayo de 2006 y junio de 2007 reflejan el estado seco de la vegetación a principios de otoño y a finales de primavera.

### Riqueza

El simple consumo de la vegetación se ha revelado como un mecanismo de aumento de riqueza con respecto a las zonas no pastoreadas. La liberación de re-

cursos, como la luz, al disminuir la presión competitiva sobre especies subordinadas parece ser el proceso más probable que rige este fenómeno. Estos resultados han sido encontrados también por otros autores (Olf *et al.* 1999; Alhamad y Alrababah 2008) En nuestro estudio, el tratamiento de defoliación aumentó significativamente la disponibilidad de luz a nivel del suelo; esto podría explicar, en parte, el incremento de riqueza en el tratamiento de defoliación. La casi completa desaparición del cantueso -única leñosa en nuestras parcelas- en el tratamiento de defoliación también podría ser, un factor explicativo del aumento de riqueza. Bonanomi, Caporaso y Allegrezza (2006) encontraron un aumento de diversidad en pastos mediterráneos ligado a la defoliación y posiblemente relacionado con la disminución de la dominancia de gramíneas perennes y de la presencia de leñosas. La riqueza, sin embargo, no aumenta significativamente con otros tratamientos, como el pisoteo, que también aumentan la cantidad de luz que llega al suelo o controlan las perennes dominantes. Esto se debe sin duda al efecto perturbador de este tratamiento que tiende a disminuir la riqueza de especies respecto al control, o inhibe el potencial aumento de la riqueza cuando este tratamiento se combina con la defoliación.

Por último, la aplicación de heces no parece tener un efecto sobre la riqueza tras cuatro años de aplicación en estos pastizales abandonados. Estudios previos del grupo de Ecología Terrestre de la Universidad Autónoma de Madrid demostraron que la aplicación de heces en parcelas experimentales de esta misma área de estudio producían un aumento sistemático de la riqueza de especies (Traba, Levassor y Peco 2003). La aparente contradicción entre ambos trabajos radica en la época en que fueron recogidas las heces en cada experimento. Mientras que en el experimento de Traba *et al.* (2003), las heces se recogieron en primavera y verano, época en la que contenían un mayor número de semillas viables dispersadas endozoócoramente, en el experimento que nos ocupa, pretendíamos analizar el efecto de fertilización derivado de la adición de heces independientemente del efecto de dispersión de semillas, por lo que las heces se recogieron en invierno, cuando no hay ninguna especie con semillas en el área de estudio. Los resultados combinados de estos dos trabajos sugieren que el efecto sobre la riqueza del aporte de excrementos está más relacionado con la dispersión endozoócora que con la fertilización.

## Composición florística

El primer eje de Curvas de Respuesta Principal resultó significativo, aunque la varianza recogida por este eje fue muy pequeña. La diferenciación de los tratamientos de defoliación, pisoteo y sus combinaciones con los controles fue haciéndose notable de forma progresiva a lo largo de los cuatro años de estudio. Mientras que el tratamiento simple de heces permaneció durante todo el tiempo con una composición similar a la de los controles, la composición florística del resto de los tratamientos fue convergiendo con el tiempo. La simulación de los efectos del ganado sobre la vegetación debieron entonces suponer un pastoreo intenso, puesto que, a escalas pequeñas, este provoca una disminución de la heterogeneidad florística interparcela (Fuhlendorf y Smeins 1999).

La separación de la línea control vino marcada principalmente por la reducción de la cobertura de cantueso. Por tanto, ejercer sobre zonas localizadas el corte y el pisoteo de la vegetación durante cuatro años ha provocado la casi completa desaparición del cantueso. Esta especie tiene especiales problemas de reclutamiento, siendo sus plántulas muy sensibles a la competencia por la luz y los nutrientes y al estrés hídrico, presentando elevadas tasas de mortalidad (Sánchez y Peco 2004; Sánchez y Peco 2007). Por otro lado, las semillas de cantueso son las que sufren la depredación de las hormigas más elevada (Azcárate *et al.* 2005), por lo que sus bancos superficiales pueden ver mermados seriamente sus efectivos (Traba, Azcárate y Peco 2006). Se ha demostrado que una roturación ocasional, que elimine toda la parte aérea del cantueso, e incluso alguna fracción de la subterránea, puede provocar un rejuvenecimiento del cantuesar gracias a los rebrotes de raíz y a la eliminación de la competencia para las nuevas plántulas (Herrera 1997). El arado del terreno para su reversión a uso ganadero parece entonces innecesario y contraproducente, pudiendo utilizarse el propio pastoreo directamente para lograr un aclarado en pocos años.

La respuesta de algunas especies ha dado soporte experimental a las clasificaciones obtenidas en estudios observacionales que comparaban zonas pastadas y abandonadas hace más de 40 años (Peco *et al.* 2005; Peco, Sánchez y Azcárate 2006). Así, además de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, las especies *Asterolinon linum-stellatum*, *Holcus setiglumis*, *Silene scabriflora*, *Coronilla repanda* y *Campanula lusitanica*, redujeron su cobertura en los tratamientos con defoliación o

pisoteo, dando testimonio de su carácter de desfavorecidas por el pastoreo. Por otro lado, los mencionados tratamientos consiguieron que apareciesen también especies indicadoras de la presencia de pastoreo, es decir, favorecidas por él: *Hypochoeris glabra* y algunas especies del género *Vulpia* sp. Sin embargo, también aparecieron inconsistencias en el comportamiento de varias especies, detectado anteriormente por estos autores. Así, *Rumex acetosella*, redujo su cobertura en los tratamientos, mientras que estaba clasificada como favorecida por el pastoreo. *Corynephorus canescens* y *Jasione montana* aumentaron en los tratamientos habiendo sido clasificadas previamente como desfavorecidas. Estos hechos simplemente pueden estar reflejando un estado de transición y reorganización de la comunidad vegetal en estados tempranos, en los cuales aún el sistema no se encuentra del todo definido, con una estructura y con unos procesos determinantes de la composición florística. Hay que tener en cuenta también que en este experimento se intentan desentrañar los efectos parciales de la actividad ganadera o las interacciones de menor orden, pero no ha sido contemplada la interacción múltiple de todos ellos. Tampoco se ha incluido en el diseño el aporte de semillas mediado por el ganado (Peco *et al.* 2003; Manzano y Malo 2006), que presumiblemente va a tener mayores efectos sobre la composición florística, como ya se ha comentado. Teniendo en cuenta que el estudio se ha realizado en ausencia de los mecanismos de dispersión zoócora, hemos hallado en estas especies una posible determinación previa de la composición florística del pasto que proviene directamente de las potencialidades específicas de la vegetación del Cerro de San Pedro. De hecho todas las especies que aparecen en los tratamientos se encontraban previamente en los cantuesares abandonados (Traba 2000). También podemos considerar a estas especies como las primeras colonizadoras de los espacios abiertos por el ganado que, previamente, podían verse frenadas por mecanismos de competencia.

Cabe mencionar, por último, el aumento importante de la abundancia de *Trisetaria guttata* en los tratamientos de defoliación, pisoteo y sus combinaciones. Esta especie aparece como indiferente a la presencia de ganado (Peco, Sánchez y Azcárate 2006) y ligada a las zonas más secas (Azcárate *et al.* 2002), presentando, además, bancos de semillas persistentes de más de un año de viabilidad (Peco *et al.* 2003). Muy probablemente la presencia del cantueso previene el aumento de las poblaciones de esta especie, la cual permanece en el sistema principalmente gracias a su capacidad de formar bancos de semillas persistentes, apareciendo como

primera colonizadora en los claros que pudieran abrirse en el cantuesar. Posteriormente, sus capacidades de resistencia al pastoreo y de dispersión podrían ver mermadas sus poblaciones de forma que no llega a aumentar su presencia de forma suficiente como para aparecer como favorecida por el pastoreo. Sería, por tanto, una colonizadora de claros sin estar ligada necesariamente a la presencia de ganado.

Nuestros resultados son semejantes a los de otros estudios experimentales (Kohler *et al.* 2004, 2006), en los que se han tratado de aislar los efectos de las diferentes acciones del ganado (corte, pisoteo, heces), a pesar de que este estudio difiere por su naturaleza de los de Kohler y colaboradores. Estos autores, parten de un sistema de pasto de montaña sometido a pastoreo. Obviando las diferencias de flora y clima con nuestro trabajo, la diferencia esencial subyace en la comunidad vegetal de partida. Mientras que Kohler y colaboradores parten de una comunidad sobre la que ya se ha ejercido el filtro del pastoreo, nuestra comunidad de partida se compone de una flora que, en principio, no contiene especies seleccionadas por la actividad del ganado. Así, el filtro aplicado por la simulación de las actividades del ganado debiera haber arrojado resultados de mayor intensidad. Sin embargo, aparecen patrones similares: en Kohler *et al.* (2004), los tratamientos de fertilización, aquellos que no suponen una perturbación física, se asemejan en su composición a la de las parcelas abandonadas y, en nuestro trabajo, el tratamiento simple de heces tiene una composición cercana a la de los controles. Salvando las diferencias con el estudio de Kohler *et al.* (2006), en el que se estudia la colonización de distintas zonas de claros en los que se retiran hasta los primeros 3 cm de suelo, aparece el mismo patrón de poca diferenciación de los tratamientos de fertilización. Por lo tanto, parece que la importancia de la deposición de heces como principal mecanismo de retorno de nutrientes al sistema (Haynes y Williams 1993) y que estimula el crecimiento de algunas especies (Xiaobing Dai 2000) tendría un efecto a más largo plazo que la escala temporal utilizada en nuestro estudio (cuatro años) y en los de Kohler y colaboradores (un año en el trabajo de 2004 y dos años, en el de 2006). Además, mientras que en Kohler *et al.* (2004) el pisoteo no parece tener un efecto notable sobre la composición de especies, siendo la defoliación la actividad que genera una mayor diferenciación, el estudio de colonización de claros de Kohler *et al.* (2006) encuentra un mayor efecto del pisoteo que de la defoliación, aproximándose la composición de esta última a la de los controles -sin olvidar que en estos estudios, los controles se

componen de vegetación sometida a pastoreo-. En nuestro estudio, ambos tratamientos, y sus distintas combinaciones, tienen un efecto similar entre ellos y notable.

Los resultados de este capítulo sugieren que las actividades del ganado que implican una pérdida de tejido vegetal inciden en mayor medida en la composición de los pastos mediterráneos que el aporte de nutrientes por heces. No parecen existir especies especializadas en resistir la defoliación y especializadas en resistir el pisoteo, ya que ambos tratamientos convergen con el tiempo hacia composiciones florísticas similares. No obstante, difieren en la riqueza de especies, siendo mayor en el caso de la defoliación, posiblemente por un aumento en la cantidad de luz y una disminución de la competencia, cuyos efectos beneficiosos sobre la riqueza se ven contrarrestados por el efecto de la perturbación asociada al pisoteo. La incidencia sobre la comunidad vegetal de los efectos indirectos de estas actividades mediante los cambios que pudieran provocar en las condiciones del suelo (compactación y contenido en agua), no ha podido ser evaluada debido a la variabilidad espacial y temporal de estos parámetros. Por otro lado, se ha revelado que el abandono puede ser revertido, al menos parcialmente, mediante su puesta en uso ganadero, al menos en el caso de una matorralización conducente a cantuesar, consiguiendo un ligero enriquecimiento en especies y un cambio en la composición florística.

## REFERENCIAS

- Alhamad, M.N. & Alrababah, M.A. 2008. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology* 9: 224-232.
- Anderson, V.J. & Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5: 1014-1024.
- Anten, N.P.R. & Ackerly, D.D. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15: 804-811.
- Azcárate, F.M., Arqueros, L., Sánchez, A.M. & Peco, B. 2005. Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology* 19: 273-283.
- Azcárate, F.M., Sánchez, A.M., Arqueros, L. & Peco, B. 2002. Abundance and habitat segregation in mediterranean grassland species: the importance of seed weight. *Journal of Vegetation Science* 13: 159-166.
- Bakker, E.S. & Olff, H. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14: 465-474.
- Boege, K. & Marquis, J.M. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441-448.
- Boege, K., Dirzo, R., Siemens, D. & Brown, P. 2007. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters* 10: 177-187.
- Bonanomi, G., Caporaso, S. & Allegranza, M. 2006. Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 30: 419-425.
- Briske, D. D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. En: *The ecology and management of grazing systems*. Hodgson, J. & Illius, A. W. (eds.). CAB International Wallingford U.K.
- Bullock, J.M., Hill, B.C., Silvertown, J. & Sutton, M. 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos* 72: 273-282.
- De Pablos, I. & Peco, B. 2007. Diaspore morphology and the potential for attachment to animal coats in mediterranean species: an experiment with sheep and cattle coats. *Seed Science Research* 17: 109-114.
- Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. 1999. Scaling effects of grazing in a semi-arid grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 731-738.
- Greenwood, K.L. & McKenzie, B.M. 2001. Grazing effects on soil physical properties

- and the consequences for pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 1231-1250.
- Haynes, R.J. & Williams, P.H. 1993. Nutrient Cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49: 119-199.
- Hermes, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Herrera, J. 1997. Effects of disturbance on the reproductive potential of *Lavandula stoechas*, a Mediterranean sclerophyllous shrub. *Ecography* 20: 88-95.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15: 143-150.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2006. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. *Folia Geobotanica* 41: 289-304.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press. NY.
- Malo, J.E. & Suarez, F. 1995a. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 139-148.
- Malo, J.E. & Suarez, F. 1995b. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *Journal of Vegetation Science* 6: 169-174.
- Malo, J.E. & Suarez, F. 1995c. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Malo, J.E. 1995. La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa del centro de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Malo, J.E., Jimenez, B. & Suarez, F. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Manzano, P. & Malo, J.E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244-248.
- Manzano, P., Malo, J.E. & Peco B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Science Research* 15:21-28
- Mcnaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the ef-

- fects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Montalvo, J., Casado, M.A., Levassor, C. & Pineda, F.P. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4: 213-222.
- Mullholland, B. & Fullen, M.A. 1991. Cattle trampling and soil compaction on loamy sands. *Soil Use and Management* 7: 189-193.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., De Maeyer, K. & Smit, R. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1: 127-137.
- Ortega, M., Levassor, C. & Peco, B. 1997. Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography* 24: 177-195.
- Peco, B., De Pablos, I., Traba, J. & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Peco, B., López-Merino L. & Albir M. 2006. Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecologica* 30: 269-275
- Peco, B., Ortega, M. & Levassor, C. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science* 9: 815-828.
- Peco, B., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture Ecosystems & Environment* 113: 284-294.
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M. 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* 13: 87-95.
- Sánchez, A.M. & Peco, B. 2004. Interference between perennial grassland and *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* seedlings: a case of spatial segregation cause by competition. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 26: 39-44.
- Sánchez, A.M. & Peco, B. 2007. Lack of recruitment in *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*: a case of safe-site limitation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 31: 32-39.
- Soane BD, Blackwell PS, Dickson JW & Painter DJ. 1981. Compaction by agricultural vehicles: a review. I. Soil and wheel characteristics. *Soil and Tillage Research* 1: 207-237.

- Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G. & Simms, E.L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 565-595.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power.
- Traba, J. 2000. *Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Traba, J., Azcárate, F.M. & Peco, B. 2006. The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. *Journal of Vegetation Science* 17: 5-10.
- Traba, J., Levassor, C. & Peco, B. 2003 Restoration of species richness in Mediterranean grasslands: seeds in cattle dung. *Restoration Ecology* 11: 378-384.
- Xiaobing Dai. 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 11: 715-724.

## La calidad de la luz, y no su intensidad, segrega la germinación de las especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo en los pastos mediterráneos

Iker Dobarro, Fernando Valladares y Begoña Peco

### RESUMEN

Las especies vegetales de pastos se han clasificado tradicionalmente en dos grupos, favorecidas y desfavorecidas, basados en cambios en sus abundancias relativas ante la presencia o ausencia de pastoreo. Sin embargo, los mecanismos ecofisiológicos subyacentes a estas dos estrategias contrapuestas continúan sin aclarar. Se hicieron germinar semillas de diez especies mediterráneas de comportamiento frente al pastoreo conocido en diferentes ambientes lumínicos para comprobar la hipótesis de que el pastoreo selecciona germinación dependiente de la luz entre las especies favorecidas por el mismo.

Se establecieron dos niveles de intensidad lumínica (Radiación fotosintéticamente activa, PAR), y cinco niveles de calidad lumínica (proporción de rojo:rojo lejano, R:FR) para cuantificar los porcentajes de germinación de semillas viables y el número de días transcurridos hasta conseguir el 50% de germinaciones (T50), empleando cinco réplicas por cada combinación de tratamiento de luz y especie.

No hubo diferencias en la respuesta a la cantidad de luz entre las dos categorías de respuesta al pastoreo; la germinación fue inhibida en intensidades altas de radiación. Sin embargo, las especies favorecidas por el pastoreo presentaron menores porcentajes de germinación en proporciones R:FR bajas, mientras que las desfavorecidas no se vieron afectadas por la calidad de la luz. La velocidad de germinación (T50) se vio afectada por la calidad de la luz de forma diferente para cada categoría. Apareció un incremento en la velocidad de germinación en la proporción más baja de R:FR solo para las semillas de las especies favorecidas por el pastoreo, mientras que la velocidad de germinación de las especies desfavorecidas no se vio afectada por el tratamiento. El PAR afectó al T50 independientemente de la categoría de respuesta al pastoreo; la germinación fue más rápida bajo condiciones de intensidad lumínica menor. Las semillas de las especies favorecidas germinaron más rápido que las de las desfavorecidas.

Estos resultados revelan que el control diferencial de la germinación por la calidad de la luz es un factor clave que determina la composición en especies de las comunidades vegetales de pastos. Sin embargo, la generalidad de esta conclusión ha de ser comprobada para otros sistemas con otras combinaciones de ciclos de vida y familias entre estos dos grupos de especies ecológicamente distintos.

## INTRODUCCIÓN

El pastoreo es una perturbación compleja que comprende tanto efectos directos como indirectos sobre las comunidades vegetales (Crawley 1997; Danell y Bergström 2002; Hodson y Illius 1996). El pisoteo y el daño causado por la defoliación son dos de los principales efectos directos (Bokdam 2001; Kohler *et al.* 2004), y la supervivencia de las plantas depende de varios mecanismos fisiológicos y fenológicos que confieren bien una capacidad para evadir el consumo, o bien para tolerarlo (Briske 1986; Herms y Mattson 1992; McIntyre *et al.* 1999). Los mecanismos de evasión incluyen la acumulación de metabolitos secundarios, y ajustes morfológicos y fisiológicos, que permiten a las plantas escapar de los herbívoros. Los mecanismos de tolerancia comprenden crecimiento compensatorio y potenciación de la fecundidad. Sin embargo, el pastoreo puede inducir también efectos indirectos, los cuales han sido menos estudiados. El daño producido por los herbívoros a la vegetación causa cambios en las relaciones de competencia (Grime 1979; Huntly 1991), puesto que reduce la presión competitiva de las especies dominantes y, de esta manera, facilita el establecimiento y supervivencia de otras especies. Los herbívoros pueden afectar también a la disponibilidad de semillas mediante el consumo de flores y frutos, y a la dispersión mediante la endozoocoria y la exozoocoria (Malo y Suarez 1995; Pakeman *et al.* 1998; Tackenberg *et al.* 2006). Las tasas de colonización y extinción locales en los pastos se ven afectadas por la actividad de los herbívoros, lo cual explica en gran medida la composición y diversidad de las comunidades vegetales de pastos (Olf y Ritchie 1998).

La extinción local de especies conlleva cambios en el ambiente circundante de las plantas, y afecta a la disponibilidad de recursos y a sus tasas de adquisición (Bokdam 2001). La pérdida de tejido vegetal y otras perturbaciones inducidas por el pastoreo, como el pisoteo, producen cambios en la cobertura de la vegetación, creando claros y nuevas posibilidades de colonización gracias a los cambios en el ambiente lumínico experimentado por las semillas, entre otras causas (Fenner y Thompson 2005).

Las dinámicas de germinación desempeñan un importante papel en la colonización de estos claros, especialmente en los pastos de anuales (Peco 1989). La germinación está determinada por múltiples factores físicos como la luz, el régimen de temperaturas, la disponibilidad hídrica y la presencia de ciertos compuestos y

elementos orgánicos e inorgánicos (Baskin y Baskin 1998; Pearson *et al.* 2002). La cantidad y la calidad de luz son dos importantes factores que pueden regular la germinación de las semillas en numerosas especies (Casal y Sanchez 1998). La influencia de la luz en el desarrollo de las plantas ha sido estudiada tradicionalmente en relación con la ecología de plántulas y adultos, en especial su tolerancia a la sombra (Valladares y Niinemets 2008). Sin embargo, los estudios revelan una falta de correlación entre los requerimientos lumínicos para la germinación y los requerimientos lumínicos de los juveniles y adultos (ver Figueroa y Lusk, 2001, y sus referencias citadas).

La cantidad de radiación determina la respuesta de alta irradiancia (HIR), la cual previene la germinación a irradiación alta en numerosas especies (Pons 2000). Este mecanismo es importante en ecosistemas áridos o semiáridos, donde puede prevenir la germinación de las semillas superficiales, las cuales están más expuestas a las condiciones de sequía estival (Fenner y Thompson 2005). La calidad de la luz es detectada por los fitocromos, los cuales son especialmente sensibles a las regiones del espectro del rojo (660 nm), y del rojo lejano (730 nm). En numerosas semillas, la proporción de rojo:rojo lejano (R:FR) determina tanto la inhibición como la inducción de la germinación (Casal y Sanchez 1998). Del mismo modo que la cantidad de luz, los doseles vegetales modifican la calidad, puesto que los tejidos vegetales absorben de manera diferencial más fotones en la región del rojo que en la del rojo lejano. Las semillas de ciertas especies evitan la germinación en valores bajos de R:FR, minimizando así los riesgos de germinar bajo condiciones de excesiva competencia (Fenner y Thompson 2005). Se ha mostrado que algunas semillas son capaces de detectar y responder a variaciones muy pequeñas de la proporción R:FR (Batlla *et al.* 2000).

La influencia del pastoreo en las comunidades vegetales ha sido ampliamente estudiada en el marco de cambios en las frecuencias de las especies (Peco *et al.* 2006). Estos cambios debidos a las respuestas de las especies al pastoreo se han reflejado en dos categorías: favorecidas (especies que aumentan sus abundancias relativas con el pastoreo) y desfavorecidas (especies que reducen sus abundancias relativas con el pastoreo). Esta clasificación tiene numerosas inconsistencias debido a las diferentes respuestas de las especies en distintas condiciones ambientales (Vesk y Westoby 2001). Ha habido también algunos intentos de identificar los grupos de rasgos asociados a las respuestas de las especies al pastoreo (Bullock *et al.*

2001; McIntyre *et al.* 1999; Peco *et al.* 2005; Vesk y Westoby 2001). No obstante, las respuestas específicas de los rasgos al pastoreo en cada categoría, y los procesos subyacentes en las comunidades en los que están involucrados permanecen sin esclarecer. Se han realizado experimentos de laboratorio e invernadero para evaluar la tolerancia a la defoliación de las especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo (del-Val y Crawley 2004, 2005), pero las respuestas de la germinación a la calidad y a la cantidad de luz de estos dos grupos de respuesta al pastoreo no han sido analizadas con anterioridad.

Se puso en marcha un experimento con semillas de diez especies mediterráneas de categoría de respuesta al pastoreo conocida para evaluar las siguientes hipótesis: 1, las semillas de las especies favorecidas por el pastoreo inhibirían su germinación en condiciones de baja proporción R:FR, debido a que esta proporción se ve aumentada por el pastoreo; 2, las semillas de las especies desfavorecidas no se verían afectadas en su germinación por variaciones en la proporción R:FR; y, 3, altas intensidades lumínicas deberían disminuir la germinación de las semillas de las especies de ambas categorías, debido a la prevalencia de la HIR en los ecosistemas mediterráneos.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Se recolectaron semillas de diez especies de pastos en la zona del Cerro de San Pedro (40° 43' N 3° 43' O, Madrid, España) durante el final de la primavera de 2004, y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente hasta el comienzo del experimento en mayo de 2007. Se conocía la categoría de respuesta al pastoreo (favorecida o desfavorecida) de todas las especies seleccionadas (*sensu* Peco *et al.* 2006) y son abundantes en el área de recolección. Cinco de ellas son consideradas como desfavorecidas por el pastoreo: *Holcus setiglumis* Boiss. & Reut. (*Poaceae*), *Agrostis castellana* Boiss. & Reut. (*Poaceae*), *Silene scabriflora* Brot. (*Caryophyllaceae*), *Dactylis glomerata* L. (*Poaceae*) y *Festuca ampla* Hack (*Poaceae*). Las otras cinco son favorecidas por el pastoreo: *Crassula tillaea* Lest.-Garl. (*Crassulaceae*), *Spergularia purpurea* (Pers.) D. Don (*Caryophyllaceae*), *Plantago coronopus* L. (*Plantaginaceae*), *Anthemis arvensis* L. (*Compositae*) y *Hypochoeris glabra* L. (*Compositae*). Debido a que el peso de la semilla influye en los requerimientos lumínicos para la germinación (Jensen y Gutenkust 2003; Milberg *et al.*

2000), se seleccionaron especies que cubriesen aproximadamente el mismo rango de pesos de semilla en ambas categorías. Los pesos de las semillas del grupo de especies desfavorecidas por el pastoreo abarcaban el rango de los 0,064 mg a los 0,910 mg; las semillas de las especies desfavorecidas abarcaban de los 0,011 mg a los 0,778 mg de peso seco (Peco *et al.* 2009, y comunicación personal).

Para evaluar los resultados del experimento en un contexto de condiciones de campo, se tomaron medidas de PAR y R:FR a nivel del suelo en los microhábitats principales en el área de recolección durante dos años consecutivos. Estas medidas de campo se obtuvieron en el Cerro de San Pedro en octubre de 2005 y noviembre de 2006 (otoño), diciembre de 2005 y febrero de 2006 (invierno), y en marzo de 2006 y junio de 2007 (primavera), entre las 11:30 y las 15:30 horas. Se tomaron diez medidas aleatorias para cada microhábitat en cada fecha de medida: claros (suelo desnudo de más de 600 cm<sup>2</sup> de superficie), pasto anual consumido, pasto perenne abandonado y pasto bajo cobertura arbustiva (diez bajo *Cytisus scoparius* (L.) Link, y diez bajo *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* (Miller) Rozeira). Todas las medidas de proporción R:FR se obtuvieron mediante un equipo SKR 100/116 con sonda de fibra óptica (Skye Instruments Ltd., Powys, UK) a 1 cm por encima del nivel del suelo. Las medidas de PAR se obtuvieron con un fotorradiómetro Quantum HD 9021 conectado a una sonda RAD/PAR HD 9021 (Delta OHM, Caselle di Selvazzano, Italia), a 5 cm por encima del nivel del suelo, debido a las limitaciones de dimensiones de la sonda disponible.

Con el fin de evaluar la influencia de la proporción R:FR en los porcentajes de germinación, se diseñó un experimento con cinco niveles de R:FR (1,00; 0,86; 0,74; 0,59; 0,24) de irradiancias R+FR similares, y, de esta forma, similares regímenes de temperatura en superficie. Cada nivel se consiguió establecer con filtros de poliéster y policarbonato (Series Rosco Supergel y E-Color, Rosco Laboratories Inc., Stanford, EEUU). Se eligieron estos niveles de R:FR de acuerdo con los valores observados en los principales ambientes con presencia de las especies seleccionadas (Fig. 3.1).

El experimento se desarrolló en cámaras Ibercex V-450-D (ASL, S.A., Madrid, España) con lámparas fluorescentes (OSRAM L 18W/20) e incandescentes (genéricas de 15W) como fuentes de iluminación. Los valores de PAR en las cámaras eran de  $125,85 \pm 15,92$  EE  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ . Los cinco niveles de R:FR mencionados más arriba tenían un 30% del PAR disponible en las cámaras. Para evaluar el efecto de las va-

riaciones en el PAR sobre la germinación, se estableció un tratamiento adicional con el 100% de PAR y una proporción alta (1,1) de R:FR, comparable con el primer nivel de R:FR al 30% de PAR.

Se colocaron cinco réplicas por cada nivel de tratamiento y especie de 25 semillas en placas Petri de 5 cm de diámetro, sobre 1,11 g de vermiculita y papel de filtro. Cada placa se humedeció con 7,5 ml de una solución de fungicida polivalente Caddy (Bayer AG, Leverkusen, Alemania) fuertemente diluido (66,7 mg/l), y se cubrió con film para mantener la humedad. Se colocaron diez placas Petri, cada una conteniendo una de las diez especies, en bandejas de aluminio bajo los filtros. Las semillas se mantuvieron en un régimen de 12 h (25° C) - 12 h (10° C) de tiempo de iluminación/oscuridad y temperatura. No hubo diferencias de temperatura entre los tratamientos de luz.

El experimento duró 40 días, durante los cuales se contaron las germinaciones dos veces por semana con luz verde de seguridad (Niedzwiedzsiegen y Lewak 1989) de 2,1  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  y 0,14 de proporción R:FR. Se controló la humedad mediante inspección visual de cada placa en cada sesión de cuenta y se repusieron las pérdidas de humedad con agua destilada hasta conseguir la saturación del papel de filtro. Con el fin de aumentar la precisión de la estimación de las semillas viables, al término del experimento, se retiraron los filtros y se aplicaron 800 ppm de ácido giberélico a las semillas remanentes, las cuales se dejaron en las cámaras durante dos semanas más. Se comprobó finalmente la viabilidad de las semillas que no llegaron a germinar de ninguna forma mediante presión.

Las cuentas de germinación se utilizaron para el cálculo de dos parámetros: el porcentaje de germinación (calculado sobre las semillas viables) y el T50 (número de días transcurridos hasta alcanzar el 50% de germinaciones).

Se realizaron ANOVAs de dos vías para evaluar los efectos de la calidad y cantidad de luz en el porcentaje de germinación y el T50, como variables de respuesta. En el caso de la calidad de luz, la proporción R:FR se usó como un factor fijo con 5 niveles. En el caso de la cantidad de luz, el PAR se utilizó como un factor fijo con 2 niveles. En todos los casos, la categoría de respuesta al pastoreo se usó como un factor fijo con 2 niveles (favorecidas, desfavorecidas) y las especies se anidaron en cada nivel, debido a que las especies no podían adquirir las dos categorías al mismo tiempo (Zar 1999). Se excluyó de estos análisis a *Spergularia purpurea* debido al

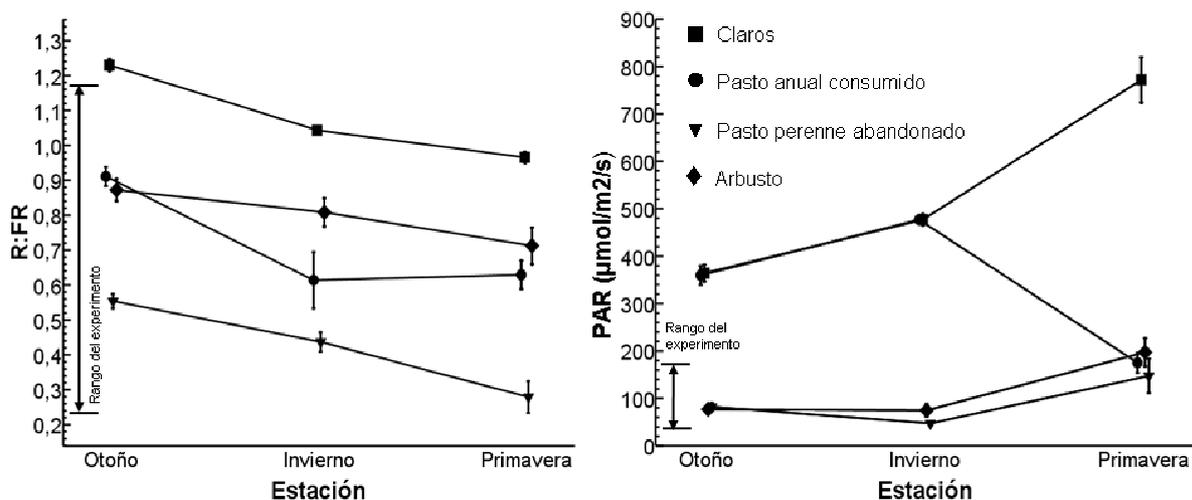
bajo porcentaje de germinación de sus semillas (menos del 10% en todos los tratamientos, ver Fig. 3.3).

Se transformó el porcentaje de germinación a su arco seno y el T50, a su raíz cuadrada para cumplir las asunciones de normalidad y homocedasticidad. Todos los análisis se realizaron con el paquete SPSS v14.0 (SPSS Inc., Illinois, EEUU).

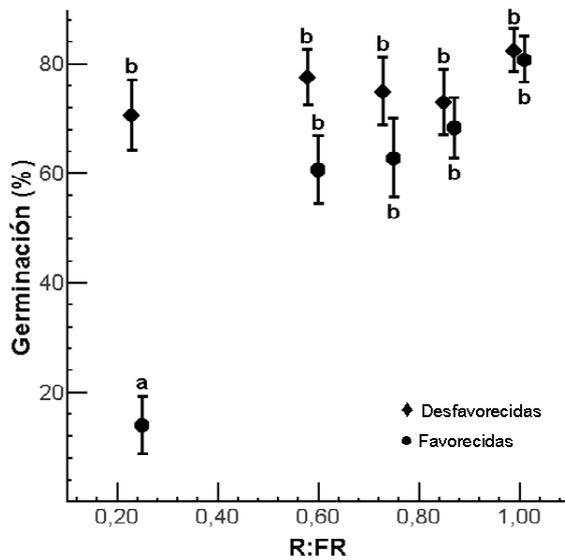
## RESULTADOS

### Cantidad y calidad de la luz en condiciones de campo

Se encontraron patrones espaciales y temporales de las condiciones lumínicas a nivel del suelo en el área de estudio (Fig. 3.1). La proporción R:FR fue mayor en los claros y menor en los pastos de perennes. Los pastos de anuales y los microhábitats bajo los arbustos dominantes mostraron valores intermedios para este parámetro. En todos los microhábitats, se observó una disminución en la proporción R:FR a lo largo del tiempo, apareciendo los valores más bajos en primavera. En contraste con esto, los valores de PAR aumentaron desde el otoño hasta la primavera en todos los microhábitats, excepto en los pastos de anuales. Los valores máximos se obtuvieron en los claros y en los pastos de anuales. Los pastos de perennes y los microhábitats bajo arbusto presentaron valores de PAR muy bajos. El valor de este parámetro en los pastos de anuales convergió con los del resto en primavera.



**Figura 3.1.** Cambios estacionales en la proporción rojo:rojo lejano (R:FR) y en la radiación fotosintéticamente activa (PAR;  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) a nivel del suelo en los principales microhábitats en los que potencialmente se encuentran las semillas y plántulas en el área de estudio. Los datos reflejan las medias  $\pm$  EE para el periodo 2005-2007.



**Figura 3.2.** Porcentajes de germinación (media  $\pm$  EE) para diez especies de pastos mediterráneos de respuesta al pastoreo conocida (favorecidas, desfavorecidas) en un gradiente de proporción rojo:rojo lejano (R:FR). Las letras sobre cada barra muestran las diferencias significativas entre grupos ( $p < 0,05$ ).

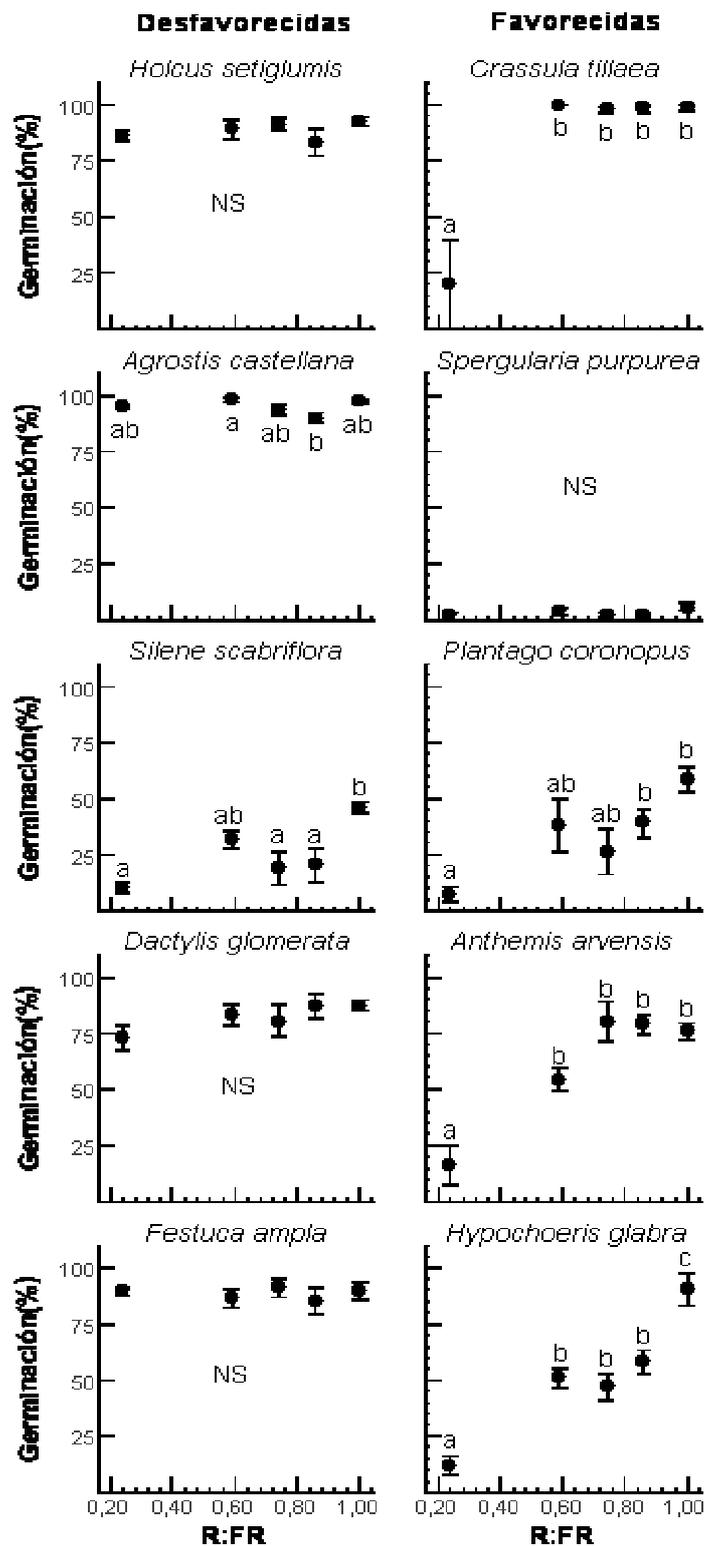
bajas proporciones R:FR (Fig. 3.2).

Apareció también una interacción significativa entre las especies y el tratamiento de calidad de luz (28 g.l.;  $F=2,67$ ;  $p < 0,001$ ). Todas las cuatro especies favorecidas analizadas presentaron semillas que redujeron su germinación en bajas proporciones R:FR (Fig. 3.3). *Hypochoeris glabra* tuvo aproximadamente un 50% menos de germinaciones entre los niveles de proporción R:FR 0,86 y 0,59 que en el nivel 1,00, e incluso menos en el de 0,24 (Fig. 3.3).

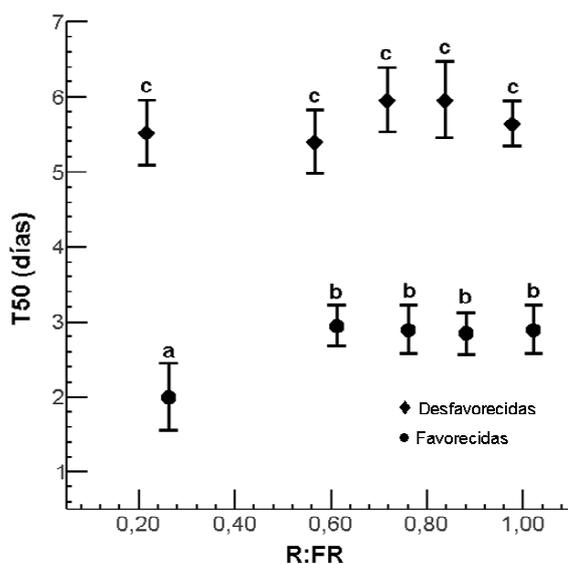
Entre las desfavorecidas, *A. castellana* y *S. scabriflora* mostraron un efecto significativo de la calidad de la luz en sus porcentajes de germinación (Fig. 3.3). la germinación de *Agrostis castellana* nunca fue menor del 90%, pero el ANOVA y los análisis *post hoc* de Tukey detectaron diferencias significativas entre los niveles de proporción R:FR 0,89 y 0,59. *Silene scabriflora* presentó en todo momento porcentajes de germinación por debajo del 50%, y una diferencia significativa entre la proporción R:FR de 1,00 y el resto de niveles, excepto con el de 0,59 (Fig. 3.3).

### Efectos de la calidad de la luz en la germinación

Hubo una interacción significativa entre la categoría de respuesta al pastoreo y la calidad de la luz en el ANOVA de dos vías para los porcentajes de germinación (4 g.l.;  $F=25,70$ ;  $p < 0,001$ ). Las especies desfavorecidas no se vieron afectadas por la proporción R:FR en sus porcentajes de germinación, mientras que las favorecidas sufrieron una disminución significativa en sus porcentajes de germinación, particularmente en



**Figura 3.3.** Porcentajes de germinación (media  $\pm$  EE) para cada una de las diez especies de pastos mediterráneos de respuesta al pastoreo conocida en un gradiente de proporción rojo:rojo lejano (R:FR). Las letras sobre las barras reflejan las diferencias significativas entre los tratamientos de R:FR ( $p < 0,05$ ; NS=Efecto no significativo).



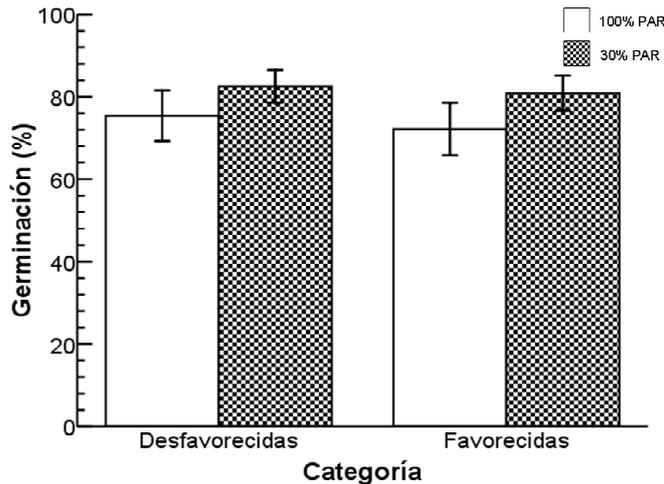
**Figura 3.4.** Tiempo empleado en alcanzar el 50% de las germinaciones (T50, media  $\pm$  EE) para diez especies de pastos mediterráneos de respuesta al pastoreo conocida (favorecidas, desfavorecidas) en un gradiente de proporción rojo:rojo lejano (R:FR). Las letras sobre las barras reflejan las diferencias significativas entre grupos ( $p < 0,05$ ).

El T50 se vio afectado por la categoría (1 g.l.;  $F=195,56$ ;  $p < 0,001$ ). Las especies favorecidas por el pastoreo germinaron más rápido que las desfavorecidas ( $2,72 \pm 0,15$  EE vs.  $5,70 \pm 0,19$  EE; Fig. 3.4). Apareció también una interacción significativa entre la categoría y el tratamiento de R:FR para el T50 (4 g.l.;  $F=3,27$ ;  $p=0,013$ ). Las especies favorecidas por el pastoreo mostraron un aumento de la velocidad de germinación en el nivel de proporción R:FR de 0,24, mientras que las desfavorecidas no cambiaron su velocidad en ninguno de los niveles (Fig. 3.4). La interacción de las especies con el tratamiento R:FR no fue significativa (28 g.l.;  $F=1,24$ ;  $p=0,204$ ).

### Efectos de la intensidad lumínica en la germinación

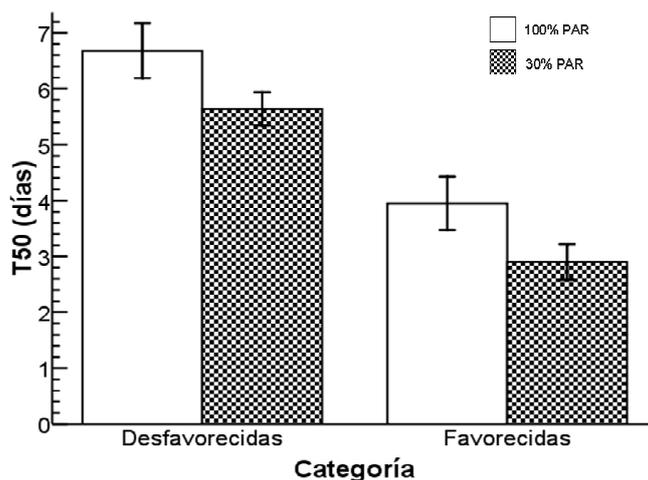
La radiación fotosintéticamente activa (PAR) tuvo un efecto neto en los porcentajes de germinación (1 g.l.;  $F=5,27$ ;  $p=0,025$ ). Las semillas bajo condiciones de 100% de PAR tuvieron menor germinación que aquellas bajo condiciones de 30% de PAR ( $73,95 \pm 4,42$  EE vs.  $81,77 \pm 2,86$  EE; Fig. 3.5). No hubo diferencias significativas entre las categorías de respuesta al pastoreo (1 g.l.;  $F=0,18$ ;  $p=0,676$ ). No hubo interacciones significativas ni con la categoría (1 g.l.;  $F=0,32$ ;  $p=0,576$ ) ni con las especies (7 g.l.;  $F=1,18$ ;  $P=0,328$ ) para el porcentaje de germinación.

El T50 se vio afectado por el PAR (1 g.l.;  $F=11,06$ ;  $p=0,001$ ). Las semillas al 30% de PAR germinaron más deprisa que aquellas en el tratamiento de 100% de PAR ( $4,42 \pm 0,30$  EE vs.  $5,47 \pm 0,40$  EE). La categoría de respuesta al pastoreo también mostró efectos significativos (1 d.f.;  $F=91,36$ ;  $p < 0,001$ ). Las especies favorecidas germinaron más deprisa que las desfavorecidas ( $3,43 \pm 0,30$  EE vs.  $6,16 \pm 0,29$



**Figura 3.5.** Porcentajes de germinación (media  $\pm$  EE) para diez especies de pastos mediterráneos de respuesta al pastoreo conocida en dos tratamientos de PAR (100% PAR, 30% PAR).

especies favorecidas por el pastoreo se vio afectada significativamente por la calidad de la luz, mientras que la germinación de las desfavorecidas no se vio afectada. Las especies favorecidas inhibieron su germinación en proporciones bajas de R:FR, mostrando su capacidad potencial para evitar germinar en condiciones de alta competencia. Esto concuerda con la evidencia de la inducción de la germinación mediante la detección por el fitocromo observada en *Lolium multiflorum*, obtenida de un estudio de campo (Deregibus *et al.*



**Figura 3.6.** T50 (media  $\pm$  EE) para diez especies de pastos mediterráneos en dos tratamientos de PAR (100% PAR, 30% PAR).

EE; Fig. 3.6). No hubo interacciones significativas entre el PAR y la categoría de respuesta al pastoreo (1 g.l.;  $F=0,42$ ;  $p=0,522$ ), ni entre el PAR y las especies (7 g.l.;  $F=1,43$ ;  $p=0,207$ ) para el T50.

## DISCUSIÓN

Los análisis dan soporte a la hipótesis principal de este estudio: la germinación de las especies favorecidas por el pastoreo fue más rápida que la de las desfavorecidas, particularmente a bajas proporciones de R:FR (Fig. 3.4). Este resultado podría ser también una respuesta de las semillas de especies de pastos para reducir el peligro de competencia cuando se detecta sombra verde. De esta forma, nuestros resultados sugieren que las especies con germinación mediada por la detección de R:FR mediante el fitocromo han sido selec-

nación mediada por la detección de R:FR mediante el fitocromo han sido selec-

cionadas positivamente por el pastoreo.

La intensidad de la respuesta inhibitoria de la germinación en las especies favorecidas por el pastoreo en bajas proporciones de R:FR depende del tipo de especie. En al menos una de las especies favorecidas, *H. glabra*, la germinación es inhibida en niveles altos de R:FR (0,86) (Fig. 3.3), aunque en general, la disminución de la germinación fue moderada, aunque significativa, a 0,24 de proporción R:FR. Esta inhibición es menor que la encontrada por Batlla y colaboradores (2000), quienes hallaron que dos especies de malas hierbas eran capaces de detectar pequeños cambios en la proporción R:FR, inhibiendo su germinación, incluso, a 0,95 de R:FR.

No obstante, las condiciones de campo pueden modificar estas respuestas a la luz. El estrés hídrico puede potenciar la inhibición de la germinación a proporciones altas de R:FR (Niedzwiedzsiegien y Lewak 1989), y la temperatura puede cambiar la sensibilidad de las semillas al R:FR (Yirdaw y Leinonen 2002). Además, la irradiancia elevada puede también producir efectos inhibitorios de los componentes de la luz roja lejana (Górsky y Górska 1979). A pesar de esto, la sensibilidad encontrada en nuestro experimento en las especies favorecidas por el pastoreo parece ser suficiente para responder a las proporciones R:FR que se dan en los pastos abandonados en condiciones naturales durante el otoño, el principal periodo de germinación, y puede ser empleada para explicar por qué estas especies disminuyen o, incluso, desaparecen de los pastos mediterráneos cuando cesa el uso ganadero.

Las semillas de todas las especies seleccionadas mostraron una menor germinación en el tratamiento de 100% PAR que en el de 30% ( $125 \pm 15,92$  EE y  $37,5 \pm 4,77$  EE  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , respectivamente). Este resultado da soporte a nuestra hipótesis concerniente a la predominancia de la respuesta de alta irradiancia (HIR) en todas las especies mediterráneas, independientemente de su categoría de respuesta al pastoreo. Varios autores han descrito este mecanismo como responsable de la prevención de la germinación en lugares o momentos desfavorables para el establecimiento de las plántulas (Górski y Górska 1979; Pons 2000). Esta respuesta da soporte a la idea de que, en los ecosistemas mediterráneos, la inhibición de la germinación mediante densidades de flujo fotónico altas desempeña un importante papel a la hora de evitar tasas de mortalidad altas bajo las condiciones de altas temperaturas y sequía propias del verano, inmediatamente después de la liberación de las semillas (Thanos *et al.* 1991). En el presente estudio, el T50 se vio afectado por el tratamiento de PAR (Fig. 3.6). Todas las especies seleccionadas germinaron más

deprisa al 30% de PAR, y las especies favorecidas por el pastoreo, más deprisa que las desfavorecidas. Hemos de reconocer que nuestro experimento tiene un valor limitado a la hora de analizar la respuesta a la irradiancia de especies de las dos categorías por los pocos niveles de PAR empleados debido a la limitación de espacio en las cámaras de germinación. El rango de valores de PAR en nuestro experimento también parece ser menor que los encontrados en los claros y en el pasto anual consumido en el campo (Fig. 3.1). No obstante, los valores de PAR se obtuvieron a 5 cm por encima del nivel del suelo en el campo (ver las limitaciones del fotoradiómetro en Métodos), y los valores sufridos por las semillas a nivel del suelo son probablemente menores, dado que muchas de estas semillas son parcialmente cubiertas por materia vegetal seca durante este periodo del año. A pesar de todo, los resultados siguen mostrando que estos dos niveles de PAR son suficientes para causar efectos diferentes de la intensidad lumínica en la germinación, lo cual concuerda con las predicciones de la hipótesis sobre la HIR. En cualquier caso, el estudio en niveles mayores de irradiancia ofrecería diferencias más contrastadas, y serían necesarios para evaluar definitivamente la hipótesis sobre la HIR.

Otra posible limitación de nuestro experimento es el sesgo filogenético de las especies empleadas. La elección ideal habría sido aquella en la que los dos grupos de respuesta al pastoreo fueran filogenéticamente equitativos. Sin embargo, en nuestro estudio, hubo más gramíneas entre las especies desfavorecidas que entre las favorecidas. Si se estudia la figura 3.3, además de la respuesta al pastoreo, la filogenia parece también predecir la respuesta de las semillas al R:FR, de tal forma que las gramíneas no presentarían ninguna respuesta, mientras que el resto sí. Con el fin de contrastar si la respuesta detectada pudiera atribuirse a la filogenia, se exploró la bibliografía para encontrar estudios que usaran múltiples especies para documentar la respuesta de la germinación de especies herbáceas al R:FR, y se encontró únicamente un caso (Jankowska-Blaszczuk y Daws 2007).. Estos autores analizaron el impacto de varias proporciones de R:FR en la germinación de 27 herbáceas forestales en relación con la tolerancia a la sombra, el peso de semilla y la persistencia en el suelo. Se compiló una tabla de 36 especies, incluyendo las de nuestro estudio (12 gramíneas y 24 no gramíneas), y no se encontró asociación alguna entre el tipo de respuesta al R:FR y la filogenia (Chi cuadrado: 0,57;  $p=0,45$ ). Dado que también había más perennes entre las especies desfavorecidas en nuestro grupo de respuesta al pastoreo, se analizó la relación entre el ciclo de vida (anua-

les vs. perennes) y la respuesta al R:FR, y, una vez más, no se encontró asociación significativa (Chi cuadrado: 1,89;  $p=0,17$ ). Los estudios previos muestran que el ciclo anual está asociado al pastoreo (De Bello *et al.* 2005; McIntyre *et al.* 1995; Vesik *et al.* 2004), aunque no hemos podido encontrar relación significativa alguna en este estudio y en la compilación de estudios previos. Sin embargo, este tema requiere de mayor investigación.

Los resultados de este estudio confirman que el pastoreo es una fuerza de selección de especies con germinación mediada por fitocromo. Dada su relación con la colonización de claros, la perturbación causada por herbívoros parece seleccionar dichas especies. La composición de las comunidades vegetales de pastos está, por tanto, controlada por los herbívoros, no solo mediante el impacto directo en los individuos, sino también mediante los efectos indirectos originados por cambios en el ambiente lumínico de las semillas. El control de la germinación mediante la calidad de la luz parece ser una de las razones de la baja abundancia de las especies favorecidas por el pastoreo en lugares abandonados. Otras razones, como la resistencia a la defoliación, podrían explicar la menor abundancia o desaparición de las especies desfavorecidas en los pastos (Del-Val y Crawley 2005). Sin embargo, se necesitan más estudios que incluyan combinaciones de factores adicionales que influyan en la germinación y en la viabilidad de las semillas, tales como la temperatura, la ingestión por los herbívoros o la disponibilidad hídrica, para evaluar la importancia relativa de la germinación mediada por fitocromo en la composición de las comunidades vegetales de pastos. Además, debería analizarse la influencia potencial del ciclo de vida y la filogenia en los resultados, en otros sistemas con diferentes combinaciones de grupos filogenéticos y ciclos de vida entre los grupos de especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo.

### **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos la ayuda de Olaya Hernandez en la recolección de semillas y en la de datos. La financiación corrió a cargo del Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2007-63382 y beca FPI BES-2004-4396 de Iker Dobarro) y del Programa de Actividades I+D de la Comunidad de Madrid (Consejería de Educación) REMEDINAL-CM (S-0505/AMB/000335).

**REFERENCIAS**

- Baskin, C.C., Baskin, J.M.B., 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Batlla, D., Kruk, B.C., Benech-Arnold, R.L., 2000. Very early detection of canopy presence by seeds through perception of subtle modifications in red : far red signals. *Funct. Ecol.* 14, 195-202.
- Bokdam, J., 2001. Effects of browsing and grazing on cyclic succession in nutrient-limited ecosystems. *J. Veg. Sci.* 12, 875-886.
- Briske, D.D., 1986. Plant responses to defoliation: morphological considerations and allocation priorities, in: Joss, P.J., Lynch, P.W., Williams, O.B. (Eds.), *Rangelands: A Resource under Siege*. Australian Academy of Science, Canberra, pp. 425-427.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Tofts, R., 2001. A Plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *J. Appl. Ecol.* 38, 253-267.
- Casal, J.J., Sanchez, R.A., 1998. Phytochromes and seed germination. *Seed Sci. Res.* 8, 317-329.
- Crawley, M.J., 1997. Plant-herbivore dynamics, in: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 401-474.
- Danell, J., Bergström, R., 2002. Mammalian herbivores in terrestrial environments, in: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, pp. 107-131.
- de Bello, F., Lepš, J., Sebastià, M.T., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *J. Appl. Ecol.* 42, 824-833.
- Del-Val, E., Crawley, M.J., 2004. Importance of tolerance to herbivory for plant survival in a British grassland. *J. Veg. Sci.* 15, 357-364.
- Del-Val, E., Crawley, M.J., 2005. Are grazing increaser species better tolerators than

- decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *J. Ecol.* 5, 1005-1016.
- Fenner, M., Thompson, K., 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, UK.
- Figuroa, J. A., Lusk, C.H., 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytol.* 152, 483-489.
- Górsky, T., Górska, K., 1979. Inhibitory effects of full daylight on the germination of *Lactuca sativa* L. *Planta.* 144, 121-124.
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester-New York-Brisbane-Toronto.
- Herms, D.A., Mattson, W.J., 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Q. Rev. Biol.* 67, 283-335.
- Hodson, J.G., Illius, A.W., 1996. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 477-503.
- Jankowska-Blaszczuk, M., Daws, M.I., 2007. Impact of red:far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Funct. Ecol.* 21, 1055-1062.
- Jensen, K., Gutekunst, K., 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic Appl. Ecol.* 4, 579-587.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., Buttler, A., 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *J. Veg. Sci.* 15,143-150.
- Malo, J.E., Suarez, F., 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104, 246-255.

- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10, 621-630.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Trémont, R.M., 1995. Plant life history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation *J. Ecol.* 83, 31-44.
- Milberg, P., Andersson, L., Thompson K., 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10, 99-104.
- Niedzwiedzsiegen, I., Lewak, S., 1989. Photoinhibition of white clover seed germination at low water potential. *Physiol. Plant.* 76, 53-56.
- Deregibus, V.A., Casal, J.J., Jacobo E.J., Gibson, D., Kauffman, M., Rodriguez, A.M., 1994. Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios. *Funct. Ecol.* 8, 536-542.
- Olf, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 261-265.
- Pakeman, R.J., Attwood, J.P., Engelen, J., 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in acidic grassland. *J. Ecol.* 86, 1032-1041.
- Pearson, T.R.H., Burslem, D., Mullins, C.E., Dalling, J.W., 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecol.* 83, 2798-2807.
- Peco, B., 1989. Modelling Mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio.* 83, 269-276.
- Peco, B., de Pablos, I., Traba, J., Levassor, C., 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic Appl. Ecol.* 6, 175-183.
- Peco, B., Rico, L., Azcarate, F.M., 2009. Seed size and response to rainfall patterns in annual grasslands: 16 years of permanent plot data *J. Veg. Sci.* 1, 8-16.
- Peco, B., Sanchez, A.M., Azcarate, F.M., 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 284- 294.

- Pons, T.L. 2000. Seed responses to light, in: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 273-260.
- Tackenberg, O., Römerman, C., Thompson, K., Poschlod, P. , 2006. What does diaspore morphology tell us about external animal dispersal? Evidence from standardized experiments measuring seed retention on animal-coats. *Basic App. Ecol.* 7, 45-58.
- Thanos, C.A., Georghiou, K., Douma, D.J., Marangaki, C.J., 1991. Photoinhibition of seed germination in Mediterranean maritime Plants. *Ann. Bot.* 68, 468-475.
- Valladares, F., Niinemets, U., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 237-257.
- Vesk, P.A., Leishman, M.R., Westoby, M., 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *J. Appl. Ecol.* 41, 22-31.
- Vesk, P.A., Westoby, M., 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *J. Appl. Ecol.* 38, 897-909.
- Yirdaw, E., Leinonen, K., 2002. Seed germination responses of four afro-montane tree species to red/far-red ratio and temperature. *For. Ecol. Manag.* 168, 53-61.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, fourth ed. Prentice Hall, Michigan.

Los recursos hídricos influyen en el componente de tolerancia de las respuestas a la defoliación: ¿Se refleja esto en la categorización de especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo?

### RESUMEN

1. Los pastos mediterráneos son sistemas de una importante diversidad, en los cuales el déficit hídrico es una potente fuente de estrés para las plantas. Este hecho implica limitaciones específicas al crecimiento de las plantas, y, así, influirá en la compensación de la pérdida de tejido vegetal después de la defoliación. La defoliación es la principal perturbación para las plantas en los pastos, la cual modifica las tasas de colonización y extinción de especies. La tolerancia a la defoliación ha sido descrita ampliamente, pero las numerosas incongruencias sobre sus mecanismos han impedido llegar a un consenso sobre los patrones generales de las respuestas.

2. Las comunidades vegetales de pastos han sido estudiadas mediante la identificación de las especies que aumentan su presencia en los lugares pastoreados (favorecidas por el pastoreo) y de aquellas que la reducen (desfavorecidas por el pastoreo). Se supone que las primeras tendrán más mecanismos de tolerancia que las últimas.

3. Se llevó a cabo un experimento factorial en invernadero con once especies mediterráneas de conocida categorización respecto al pastoreo (favorecidas o desfavorecidas) con dos factores: defoliación y riego. Se estimó el desarrollo de las plantas mediante la biomasa total, la distribución de recursos hacia las estructuras foliar y reproductiva, y hacia las raíces, y el SLA.

4. No hubo una respuesta diferencial a la defoliación de cada categoría para ningún parámetro. Por lo tanto, la tolerancia a la herbivoría no parece el principal mecanismo que defina la categoría de respuesta al pastoreo de estas especies.

5. Se observó un efecto neto de la interacción entre defoliación y riego. Únicamente las plantas en mejores condiciones de riego fueron afectadas negativamente por la defoliación. Este resultado sugiere que los cambios en la competencia interespecífica causados por la herbivoría tienen un efecto más fuerte en la composición de las comunidades vegetales de pastos que la capacidad de tolerancia.

## INTRODUCCIÓN

Se considera que los pastos mediterráneos son sistemas de importante diversidad, la cual se piensa que se mantiene gracias a la presión de los herbívoros. Este paradigma se basa en la teoría de la perturbación intermedia, basada, a su vez, en un equilibrio entre las tasas de extinción y colonización de especies, en las cuales influye la actividad de los herbívoros (Milchunas, Sala y Lauenroth 1988; Olf y Ritchie 1998). Esta influencia crearía un medio heterogéneo que aportaría una variedad de recursos distintos que podrían ser usados por numerosas especies vegetales.

Podemos dividir la actividad de los herbívoros en tres elementos: pisoteo, aporte de heces y defoliación (Kohler *et al.* 2004). La defoliación es la principal causa de daño y pérdida de tejido; el pisoteo puede considerarse como un efecto perturbador, puesto que produce daño en los tejidos y, también, compactación del suelo (Mullholland y Fullen 1991); el aporte de heces tiene dos efectos principales: cambios en las propiedades edáficas y dispersión de semillas (Haynes y Williams 1993; Malo, Jimenez y Suarez 2000). Por tanto, las especies vegetales de pastos deberían haber desarrollado mecanismos de resistencia o tolerancia para hacer frente a estas perturbaciones, especialmente a la defoliación.

Existen numerosos estudios que han intentado diferenciar las especies que son favorecidas y las que son desfavorecidas por el pastoreo, clasificándolas en uno u otro grupo según incrementen o disminuyan sus frecuencias en sitios sometidos a pastoreo. Estas clasificaciones presentan muchas inconsistencias, probablemente debido a que solo muestran diferencias en frecuencias de las especies vegetales entre lugares con presencia y ausencia de herbívoros, pero que no están reflejando directamente los cambios causados por la actividad de dichos herbívoros en las dinámicas de las comunidades vegetales (Huntly 1991; Vesik y Westoby 2001). Las plantas no solo tienen que hacer frente al pastoreo, sino también a las condiciones hídricas, de nutrientes y climáticas. Además, las plantas han de competir entre ellas por los recursos disponibles (Fuhlendorf y Smeins 1999; Vesik y Westoby 2001). Por tanto, aunque es importante la obtención de estas clasificaciones *a priori*, para lograr una mejor comprensión de la estructura y funcionamiento del sistema, es necesario el estudio de los mecanismos mediante los cuales las plantas sobreviven a la activi-

dad de los herbívoros.

Los mecanismos mediante los cuales las plantas son capaces de resistir el daño a sus tejidos o su pérdida pueden dividirse en dos clases: evasión y tolerancia (McIntyre *et al.* 1999). El primer conjunto de mecanismos puede ser subdividido a su vez en mecanismos de escape y mecanismos de defensa. Los mecanismos de escape incluyen estrategias morfológicas y fenológicas que evitan el consumo por parte de los herbívoros; la defensa comprende una variedad de estrategias basadas en la producción y acumulación de compuestos que reducen la palatabilidad y digestibilidad. Las estrategias de evasión requieren el empleo de recursos que, de otra forma, podrían destinarse al crecimiento (Herms y Mattson 1992; Leimu y Koricheva 2006). La tolerancia al pastoreo implica la capacidad de resistir y compensar el daño o pérdida de tejido. El grado de compensación ha generado resultados polémicos debido a que se ha supuesto que la denominada sobrecompensación es el resultado de una coevolución entre plantas y animales, mientras que algunos estudios han demostrado el efecto negativo de la defoliación en especies seleccionadas por el pastoreo (Belsky 1986, 1987; McNaughton 1986; Paige y Whitham 1987; Ferraro y Oosterheld 2002). Estas discrepancias pueden ser de tipo metodológico, ya que el concepto de sobrecompensación y los métodos para estimarla aún no están del todo claros (Belsky 1986; Anten y Ackerly 2001). También pueden deberse al hecho, generalmente observado, de que la capacidad de crecimiento compensatorio depende de la disponibilidad de recursos (Hilbert *et al.* 1981, Belsky 1993, Anten, Martinez-Ramos y Ackerly 2003, van Staalduinen y Anten 2005).

Con el fin de explorar si la respuesta a la defoliación estaba relacionada con la abundancia de las especies, y cómo esta respuesta dependía del nivel de recursos hídricos, se realizó un experimento con once especies mediterráneas de comportamiento conocido frente al pastoreo. Se incluyeron especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo, es decir, especies cuya abundancia fue significativamente mayor en las zonas pastoreadas o en zonas abandonadas, respectivamente (Peco *et al.* 2006).

Se establecieron dos hipótesis generales:

1. Las especies favorecidas por el pastoreo tolerarían mejor la defoliación que las desfavorecidas en términos de producción.
2. La respuesta a la defoliación se vería afectada por las condiciones hídricas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se recogieron semillas de once especies mediterráneas de respuesta al pastoreo conocida (Tabla 4.1) en el Cerro de San Pedro, situado a 35 km al norte de Madrid, España (40° 43' N, 3° 42' O) en junio de 2004. Las semillas se limpiaron y se almacenaron en botes de plástico en condiciones frescas y secas.

### Favorecidas

<b>Especies</b>	<b>Familia</b>	<b>Ciclo de vida</b>
<i>Agrostis castellana</i> Boiss. & Reut.	Gramineae	P
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Gramineae	P
<i>Festuca ampla</i> Hack.	Gramineae	P
<i>Jasione montana</i> L.	Campanulaceae	A
<i>Silene scabriflora</i> Brot.	Caryophyllaceae	A

### Desfavorecidas

<b>Especies</b>	<b>Familia</b>	<b>Ciclo de vida</b>
<i>Anthemis arvensis</i> L.	Compositae	A
<i>Filago lutescens</i> Jord.	Compositae	A
<i>Plantago coronopus</i> L.	Plantaginaceae	P
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	P
<i>Spergularia purpurea</i> (Pers.) D. Don	Caryophyllaceae	A
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	Leguminosae	A

**Tabla 4.1.** Categoría de respuesta al pastoreo (Peco *et al.* 2005 y comunicación personal), familia y ciclo de vida (P=Perenne; A=Anual) de once especies vegetales mediterráneas. Nomenclatura seguida del recurso electrónico Anthos (2008).

Con el fin de evaluar la influencia de la defoliación en diferentes condiciones hídricas, se preparó un diseño factorial con dos factores fijos: corte y riego. El tratamiento de corte se estableció con dos niveles: con y sin corte en el estado adulto. El corte se aplicó a toda la biomasa por encima de los 5 cm desde el nivel del suelo a los 6-7 meses desde la germinación, cuando se alcanzó el pico de floración. El tratamiento de riego se compuso de dos niveles: riego una (riego bajo) y dos (riego alto) veces a la semana.

Las semillas se sembraron en alveolos de 0,2 l sobre un sustrato estándar de turba con dolomita cálcica Kekkilä (NPK: 15/10/20) en noviembre de 2005. Los alveolos se colocaron en bandejas de plástico, posibilitando así el riego por inundación. Se sembraron 25 semillas por alveolo al principio del experimento para asegurar la germinación en todos ellos. Se replicó cada combinación de niveles de riego y

corte 10 veces por especie.

Las bandejas con los alveolos se introdujeron en un invernadero y se rotaron de posición una vez por semana para evitar problemas de pseudorreplicación. Desde el principio del experimento hasta enero de 2006, todas las bandejas se mantuvieron con agua para asegurar las condiciones óptimas para la germinación. Desde dicha fecha se comenzaron los tratamientos de riego. La retirada del exceso de ejemplares hasta dejar solo uno en cada alveolo también se terminó en enero.

La biomasa recogida en el corte se separó en las siguientes fracciones: hojas, flores o inflorescencias y tallos. Se seleccionó una parte de la fracción de hojas para escanearla y obtener las medidas de áreas. Toda la biomasa recogida se secó en bolsas de papel durante al menos 48 horas en una estufa a 80° C.

En junio de 2006, se recogieron 5 réplicas por especie y combinación de niveles de tratamientos. La biomasa aérea se separó en fracciones y se secó mediante el mismo proceso que para la biomasa del corte. Las raíces se limpiaron con agua abundante y también se secaron. Finalmente, las fracciones de biomasa se pesaron y se obtuvieron las áreas foliares mediante el procesamiento con SigmaScanPro v5 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA) de las muestras escaneadas.

### **Análisis estadístico**

A partir de los pesos obtenidos, se calcularon la biomasa total, para evaluar el grado de tolerancia a la defoliación, y las proporciones de hojas, flores y la proporción biomasa subterránea/biomasa aérea (de aquí en adelante, raíces:biomasa aérea), y el SLA, para estudiar los posibles ajustes realizados por las plantas para hacer frente a la pérdida de tejido.

Se realizaron ANOVAs anidados para analizar los efectos del riego y el corte. La categoría de respuesta al pastoreo de las especies se especificó como un factor con dos niveles (favorecidas, desfavorecidas) y las especies fueron anidadas en él. Cuando se detectaron interacciones significativas, se realizaron comparaciones múltiples planificadas mediante ANOVAs cuyo nivel de significación se estableció mediante corrección de Bonferroni.

Para controlar los posibles efectos del ciclo de vida de las especies en los efectos de los tratamientos, se realizaron también ANOVAs anidados, con el ciclo de vida como factor y las especies anidadas en él. Solo se mencionan en el texto las in-

teracciones significativas del ciclo de vida y los tratamientos de corte y riego.

La biomasa total fue transformada a su logaritmo, la proporción de hojas, al arco seno de su raíz cuadrada, y la proporción raíces:biomasa aérea, a su raíz cuadrada, con el fin de cumplir las condiciones de normalidad y homocedasticidad de los análisis.

Todos los análisis se llevaron a cabo con el paquete estadístico SPSS v14.0 (SPSS Inc., Illinois, USA).

## RESULTADOS

### Biomasa total

El ANOVA anidado mostró efectos significativos para todos los factores (Tabla

Fuente de error	g.l.	Biomasa total	Proporción de hojas	Proporción raíces:biomasa aérea	SLA
Especie (Categoría)	9	***50,00	***22,04	***56,11	***34,45
Categoría	1	***269,00	***67,20	***346,74	***24,13
Corte	1	***24,99	3,19	***52,59	***15,74
Riego	1	**7,29	***13,36	***42,20	1,26
EspeciexCorte (Categoría)	9	*2,03	*2,40	***4,35	*2,50
EspeciexRiego (Categoría)	9	***6,16	***3,37	***3,55	0,97
CategoríaxCorte	1	0,25	3,02	3,67	0,15
CategoríaxRiego	1	0,24	3,46	3,79	0,27
CortexRiego	1	***16,48	2,20	2,42	0,09
EspeciexCortexRiego (Categoría)	9	1,55	0,80	0,67	1,13
CategoríaxCortexRiego	1	0,05	0,04	0,93	2,21

**Tabla 4.2.** Resultados de los ANOVAs anidados para la biomasa total (transformada a su logaritmo), la proporción de hojas (transformada al arcoseno de su raíz cuadrada), la proporción raíces:biomasa aérea (transformada a su raíz cuadrada) y el SLA. Se ofrecen los grados de libertad para cada fuente de error (g.l.), el valor del estadístico F y su significación: \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ .

Parámetros	Categoría	
	Favorecidas	Desfavorecidas
Biomasa total (g)	3.07 ± 0.12	6.28 ± 0.37
Proporción de hojas (g/g)	0.21 ± 0.01	0.15 ± 0.01
Proporción raíces:biomasa aérea (g/g)	1.05 ± 0.07	3.14 ± 0.23
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	228.90 ± 9.21	191.53 ± 8.18

**Tabla 4.3.** Medias ± EE de los parámetros obtenidos dentro de cada categoría de respuesta al pastoreo.

4.2). Las especies desfavorecidas por el pastoreo tuvieron una mayor producción que las favorecidas (Tabla 4.3), pero la categoría no influyó en las respuestas al resto de los

tratamientos (Tabla 4.2).

Los dos tratamientos mostraron interacciones con las especies (Tabla 4.2). Sin embargo, los ANOVAs de 1 vía no detectaron diferencias significativas entre los niveles de riego para ninguna de las especies, y un efecto significativo del riego únicamente para *Agrostis castellana* (1 g.l.; F=34,23; p<0,001), la cual produjo más biomasa en el nivel alto de riego (3,86 g ± 0,21 EE vs. 4,26 g ± 0,29 EE). Por lo tanto, estas dos interacciones significativas estaban reflejando diferencias de biomasa entre las especies, mientras que los efectos del riego y del corte se expresan en la interacción neta entre ellos (Tabla 4.2). Se produjo un efecto negativo del corte en la biomasa solo en las condiciones de riego alto. Las plantas no sometidas a corte tuvieron la misma producción que las cortadas en las peores condiciones hídricas, mientras que aquellas no sometidas a tratamiento de corte produjeron más biomasa que las cortadas en el tratamiento de riego alto (Fig. 4.1).

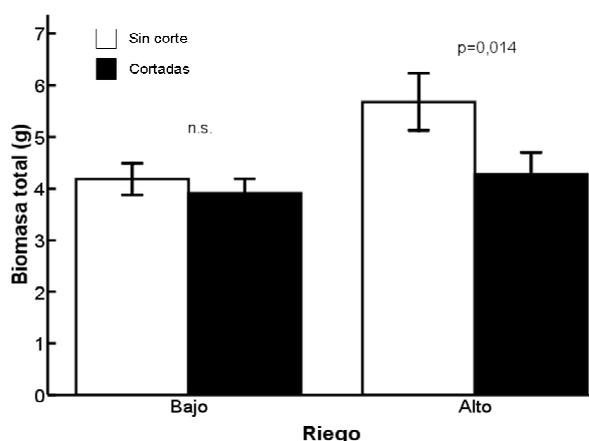
El ciclo de vida de las especies presentó solo una interacción con el tratamiento de riego (1 g.l.; F=16,02; p<0,001). Las plantas perennes mostraron un incremento significativo de su producción (1 g.l.; F=5,32; p=0,023) cuando eran regadas dos veces por semana, mientras que las anuales produjeron la misma biomasa total en ambos niveles de riego (1 g.l.; F=0,43; p=0,516; Fig. 4.2).

### Proporción de hojas

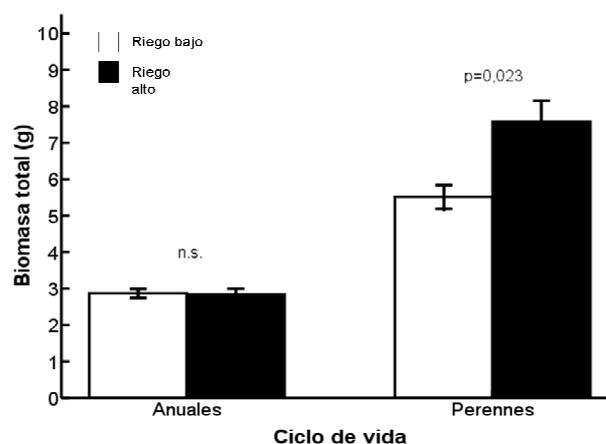
El ANOVA anidado detectó un efecto significativo neto de la categoría (Tabla 4.2). Las especies favorecidas por el pastoreo destinaron una mayor cantidad de recursos a la lámina foliar que las desfavorecidas (Tabla 4.3). Las interacciones entre la categoría y cada tratamiento no fueron significativas (Tabla 4.2).

Las interacciones de las especies con los dos tratamientos afectaron a la pro-

porción de hojas (Tabla 4.2), pero los ANOVAs de 1 vía no presentaron diferen-



**Figura 4.1.** Efecto de la interacción entre el tratamiento de corte y el de riego en la biomasa total. Los valores representan las medias  $\pm$  sus errores estándar. Encima de las barras se ofrecen los resultados del ANOVA de 1 vía para diferencias entre niveles de corte; n.s.=no significativo.



**Figura 4.2.** Efecto de la interacción entre el ciclo de vida y el tratamiento de riego en la biomasa total. Los valores representan las medias  $\pm$  sus errores estándar. Encima de las barras se ofrecen los resultados del ANOVA de 1 vía para diferencias entre niveles de riego; n.s.=no significativo.

cias entre los niveles de los tratamientos para ninguna especie. Este resultado, como en el caso de la biomasa total, reflejaba únicamente las diferencias entre especies. Hubo un efecto significativo del tratamiento de riego en la proporción de hojas (Tabla 4.2), teniendo las plantas en el nivel bajo de riego menores valores que las plantas en el nivel alto ( $0,165 \pm 0,008$  EE vs.  $0,191 \pm 0,009$ ). No hubo ni un efecto neto significativo del tratamiento de corte en la proporción de hojas ni una interacción significativa con el tratamiento de riego (Tabla 4.2).

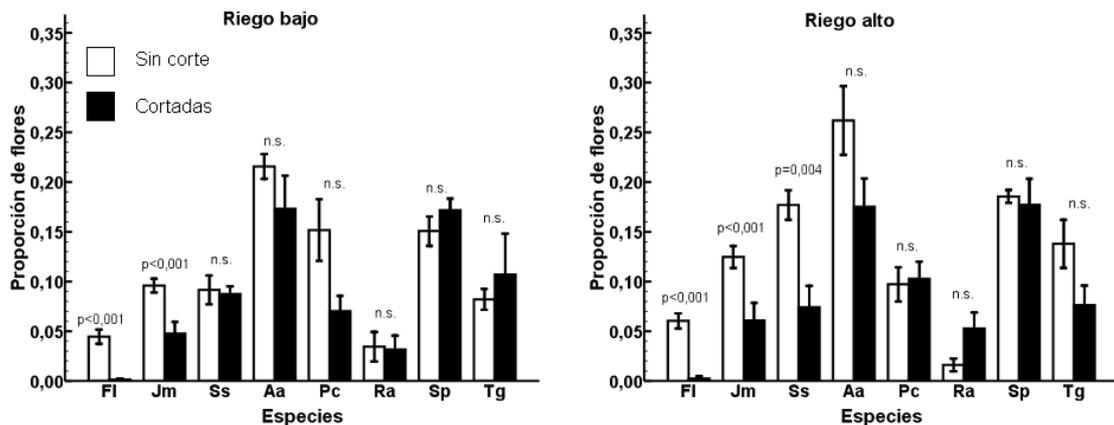
No hubo ninguna interacción del ciclo de vida con ninguno de los tratamientos para la proporción de hojas.

### Proporción de flores

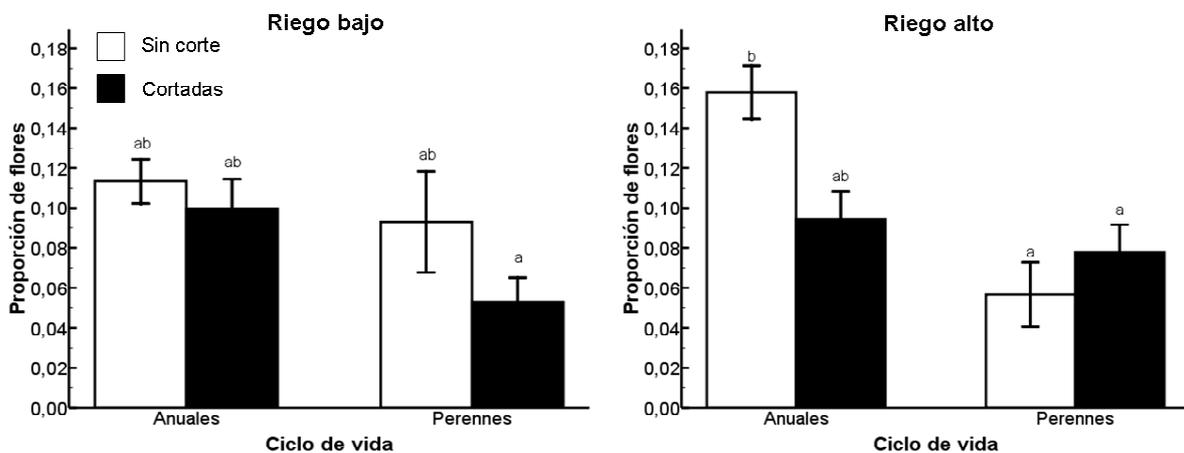
Tres de las especies no produjeron flores o no en suficientes individuos: *Agrostis castellana*, *Dactylis glomerata* y *Festuca ampla*. Por ello, estas especies no se introdujeron en el análisis para este parámetro y los efectos del factor categoría no pudieron ser evaluados. Se encontró una interacción entre las especies, el corte y el riego en el ANOVA de 3 vías (7 g.l.;  $F=2,65$ ;  $p=0,014$ ). Se realizaron entonces ANOVAs de 2 vías con los factores riego y corte para cada especie. El riego no afectó de forma neta a ninguna especie. El corte afectó a dos especies de forma neta: *F. lu-*

*tescens* y *J. montana*. Ambas disminuyeron su inversión en las estructuras reproductivas al ser sometidas a corte (Fig. 4.3). Se detectó una interacción del corte con la defoliación para *S. scabriflora*, solo disminuyendo su proporción de flores al ser cortada en condiciones de mayor riego (Fig. 4.3).

En el ANOVA con las especies anidadas en el ciclo de vida apareció una interacción triple entre el corte, el riego y el ciclo de vida (1 g.l.;  $F=12,88$ ;  $p<0,001$ ). El tratamiento de corte redujo la inversión en estructuras reproductivas de las especies anuales solo en el nivel alto de riego, mientras que las perennes no se vieron afectadas por ningún tratamiento (Fig. 4.4).



**Figura 4.3.** Efectos del tratamiento de corte en la proporción de flores para cada especie (Aa: *Anthemis arvensis*, FI: *Filago lutescens*, Jm: *Jasione montana*, Pc: *Plantago coronopus*, Ra: *Rumex acetosella*, Ss: *Silene scabriflora*, Sp: *Spergularia purpurea*, Tg: *Trifolium glomeratum*) en cada nivel de riego. Los valores muestran las medias del parámetro  $\pm$  su error estándar. El texto sobre las barras refleja los efectos significativos del tratamiento de corte; n.s.=no significativo.



**Figura 4.4.** Efecto del riego y el corte en la proporción de flores para cada clase de ciclo de vida. Los valores representan las medias de la proporción de flores  $\pm$  su error estándar. Las letras sobre las barras indican las diferencias significativas ( $p<0,05$ ) del test *post hoc* de Tukey.

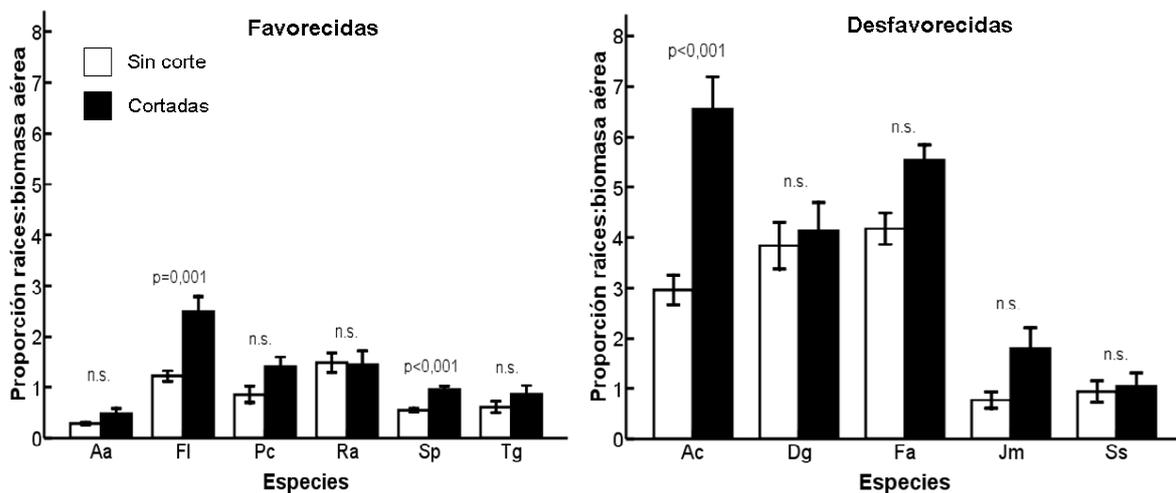
### Proporción raíces:biomasa aérea

Aparecieron diferencias significativas entre especies en sus respuestas al tratamiento de corte para este parámetro (Tabla 4.2). *Agrostis castellana*, *Filago lutescens* y *Spergularia purpurea* mostraron una mayor proporción de raíces:biomasa aérea en el tratamiento de corte, mientras que el resto de especies no presentaron diferencias significativas entre niveles del tratamiento de corte (Fig. 4.5).

Hubo también una interacción significativa entre las especies y el riego (Tabla 4.2). Solo dos especies se vieron afectadas por el tratamiento de riego: *Dactylis glomerata* y *Silene scabriflora* tuvieron menores valores de proporción de raíces:biomasa aérea en las mejores condiciones hídricas (Fig. 4.6).

Como en los otros parámetros relacionados con la distribución de recursos, no aparecieron respuestas diferenciales al corte ni al riego entre especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo, pero hubo un efecto neto significativo del factor categoría (Tabla 4.2). Las especies desfavorecidas por el pastoreo presentaron mayores proporciones de raíces:biomasa aérea que las favorecidas (Tabla 4.3).

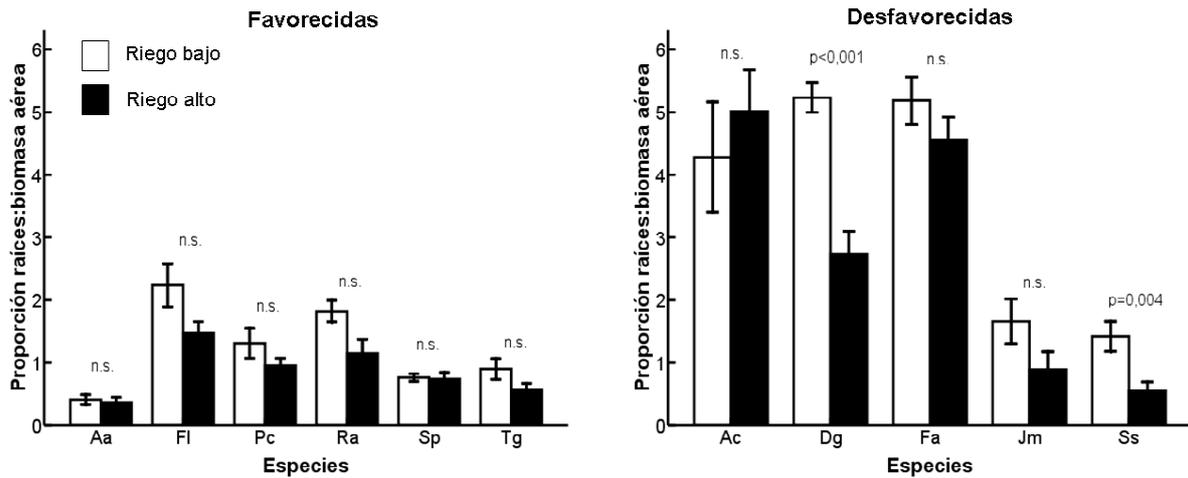
El ciclo de vida no presentó ninguna interacción con los tratamientos.



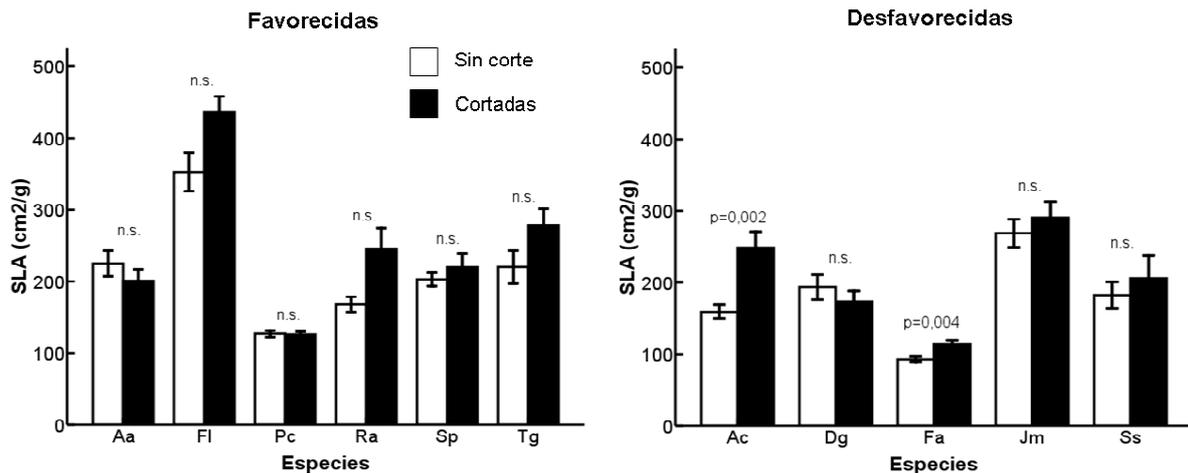
**Figura 4.5.** Efectos del tratamiento de corte en la proporción raíces:biomasa aérea para cada especie (Aa: *Anthemis arvensis*, Ac: *Agrostis castellana*, Dg: *Dactylis glomerata*, Fa: *Festuca ampla*, Fl: *Filago lutescens*, Jm: *Jasione montana*, Pc: *Plantago coronopus*, Ra: *Rumex acetosella*, Ss: *Silene scabriflora*, Sp: *Spergularia purpurea*, Tg: *Trifolium glomeratum*). Los valores muestran las medias del parámetro  $\pm$  su error estándar. El texto sobre las barras refleja los resultados del ANOVA de una vía para el tratamiento de corte; n.s.=no significativo.

SLA

El SLA mostró una interacción de las especies con el corte (Tabla 4.2). Dos especies incrementaron este parámetro en respuesta al corte: *Agrostis castellana* y *Festuca ampla* (Fig. 4.7). Sorprendentemente, el tratamiento de riego no tuvo ningún efecto sobre este parámetro (Tabla 4.2).



**Figura 4.6.** Efectos del tratamiento de riego en la proporción raíces:biomasa aérea para cada especie (Aa: *Anthemis arvensis*, Ac: *Agrostis catellana*, Dg: *Dactylis glomerata*, Fa: *Festuca ampla*, Fl: *Filago lutescens*, Jm: *Jasione montana*, Pc: *Plantago coronopus*, Ra: *Rumex acetosella*, Ss: *Silene scabriflora*, Sp: *Spergularia purpurea*, Tg: *Trifolium glomeratum*). Los valores muestran las medias del parámetro ± su error estándar. El texto sobre las barras refleja los resultados del ANOVA de una vía para el tratamiento de riego; n.s.=no significativo.



**Figura 4.7.** Efectos del tratamiento de corte en el SLA para cada especie (Aa: *Anthemis arvensis*, Ac: *Agrostis catellana*, Dg: *Dactylis glomerata*, Fa: *Festuca ampla*, Fl: *Filago lutescens*, Jm: *Jasione montana*, Pc: *Plantago coronopus*, Ra: *Rumex acetosella*, Ss: *Silene scabriflora*, Sp: *Spergularia purpurea*, Tg: *Trifolium glomeratum*). Los valores muestran las medias del parámetro ± su error estándar. El texto sobre las barras refleja los resultados del ANOVA de una vía para el tratamiento de corte; n.s.=no significativo.

No hubo interacciones significativas entre los tratamientos y el factor categoría (Tabla 4.2). No obstante, apareció un efecto neto de la categoría sobre el SLA, teniendo las especies favorecidas por el pastoreo mayor SLA que las desfavorecidas (Tabla 4.3).

El ciclo de vida no presentó ninguna interacción con los tratamientos para este parámetro.

## **DISCUSIÓN**

La principal hipótesis de este estudio no ha podido ser demostrada. La capacidad diferencial para compensar el tejido perdido por las especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo no ha tenido soporte estadístico para las especies y tratamientos usados. Pareciera que todas estas especies fueran capaces de compensar al mismo nivel para un episodio de corte. Del-Val y Crawley (2005) mostraron la existencia de un umbral de frecuencia de corte en especies de pastos británicos, por debajo del cual las plantas no se ven afectadas en su producción. Es probable que un único episodio de defoliación no sea suficiente para promover diferencias en la producción de biomasa en estas especies. Sin embargo, todas las especies mostraron un efecto neto de la interacción entre el corte y el riego para la biomasa total. Las plantas en mejores condiciones hídricas fueron afectadas negativamente por el corte, mientras que aquellas en peores condiciones hídricas no se vieron afectadas. Por tanto, la segunda hipótesis ha sido probada: las condiciones hídricas influyen en la respuesta de las plantas al corte.

Nuestros resultados muestran que las especies desfavorecidas por el pastoreo tienen un mayor potencial de competencia -producen más biomasa- que las favorecidas, pero no escapan al efecto neto de la interacción entre corte y riego. Si esto es un patrón general para las especies mediterráneas, entonces, podría suponerse que la capacidad competitiva sería un factor más explicativo del efecto de los herbívoros sobre las comunidades vegetales que la tolerancia. Si una planta potencialmente competitiva no puede desplegar su capacidad, no podrá llegar a ser dominante en la comunidad y permitirá que otras sean menos escasas. Este resultado da soporte a la idea de que las clasificaciones en favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo no están reflejando solo las capacidades de las plantas para resistir al mismo, sino el resultado de un proceso de interrelaciones en la comunidad vegetal, influidas por la

actividad de los herbívoros.

En una revisión reciente, Wise y Abrahamson (2007) proponen un modelo simple (Modelo de Recursos Limitados o LMR) para explicar en qué dirección puede influir un recurso limitante en la respuesta de la aptitud de las plantas a la herbivoría. Depende de si la herbivoría perjudica principalmente a la adquisición o uso del recurso diana, o si perjudica un recurso alternativo, el cual puede también limitar o no la aptitud de las plantas. El modelo tiene en cuenta, además, escenarios de alta y baja disponibilidad de recursos y da tres diferentes resultados para cada uno: mayor, menor o igual tolerancia. Nuestros resultados dan soporte para este modelo, así como para los resultados obtenidos por los estudios de disponibilidad de agua y herbivoría revisados por estos autores. Nuestro recurso diana (agua) está limitando la producción vegetal, pero el corte no está afectando principalmente su uso o adquisición. El corte está afectando principalmente la fotoasimilación de carbono (recurso alternativo), reduciendo el área fotosintética. Por tanto, nuestros resultados estarían predichos en el cuarto supuesto del modelo LRM: menor tolerancia en medios de alta disponibilidad de recursos (estrés bajo).

La distribución de recursos parece no presentar un patrón claro de respuesta al corte. La proporción de hojas no se ve influida por el corte en ninguna especie, y la inversión reproductiva presenta un componente de ciclo de vida en su respuesta al corte. Ninguna especie presentó una sobrecompensación significativa para los recursos destinados a las estructuras de reproducción, en contraste con la especie paradigmática *Ipomopsis aggregata* (Paige 1992). No obstante, se ha detectado también el efecto negativo del corte en el esfuerzo reproductivo en esta especie en un estudio reciente, aunque esto depende de las condiciones ambientales (Brody, Price y Waser 2007). También se ha observado que la reducción en la inversión en flores es dependiente del patrón del daño al tejido (Mauricio, Bowers y Bazzaz 1993).

Las respuestas de la proporción raíces:biomasa aérea a la defoliación fueron todas en la dirección de incrementar sus valores en las plantas cortadas. Esto podría ser un artefacto del experimento, puesto que las plantas cortadas tuvieron un periodo en el cual perdieron parte de su biomasa aérea. Probablemente estas especies necesitan más tiempo para recuperar su equilibrio. De hecho, los resultados de DelVal y Crawley (2005) muestran un efecto significativo del periodo de recuperación para esta proporción. Sin embargo, los resultados de ausencia de efectos significati-

vos son importantes porque estas especies, en el periodo de recuperación, pudieron reestablecer su equilibrio entre las fracciones aérea y subterránea. Además, examinando la interacción entre especies y riego, podemos constatar que la mayoría de las especies que no fueron afectadas por el tratamiento de corte presentaron menores valores en las condiciones de riego alto. Este resultado sugiere una inversión excesiva en la recuperación de la biomasa aérea a expensas de las raíces y, probablemente, un uso ineficiente del agua.

Sorprendentemente, el SLA no se vio afectado por los tratamientos como se esperaba. Solo dos especies, ambas desfavorecidas por el pastoreo, aumentaron su SLA en respuesta al corte. Esto significa que esas especies intentaron compensar la pérdida de tejido, puesto que el SLA está positivamente correlacionado con la tasa de crecimiento relativa (Weiher *et al.* 1999; Westoby 1998). Las plantas favorecidas por el pastoreo parece que tuvieron un mayor potencial para tolerar la herbivoría que las desfavorecidas, puesto que tuvieron mayores valores de SLA, lo cual podría ser una ventaja para un rápido rebrote después del episodio de corte.

Nuestros resultados han mostrado que, para intensidades de defoliación bajas, no hay diferencias en la capacidad de tolerancia entre las categorías de respuesta al pastoreo tradicionales. Sin embargo, estas categorías han determinado diferencias en los potenciales competitivo y de tolerancia al pastoreo, y las condiciones hídricas han producido respuestas diferenciales a la defoliación. Por tanto, los estudios futuros deberían llevarse a cabo para dilucidar la influencia de los herbívoros en las relaciones competitivas interespecíficas de la comunidad, y la adquisición de recursos por los que compiten las especies.

**REFERENCIAS**

- Anten, N.P.R. & Ackerly, D.D. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15: 804-811.
- Anten, N.P.R., Martinez-Ramos, M. & Ackerly, D.D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84:2905-2918.
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Belsky, A.J. 1987. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *American Naturalist* 129: 777-783.
- Belsky, A.J., Carson, W.P., Jensen, C.L. & Fox, G.A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7:109-121.
- Brody, A.K., Price, M.V. & Waser, N.M. 2007. Life-history consequences of vegetative damage in scarlet gilia, a monocarpic plant. *Oikos* 116: 975-985.
- Del-Val, E. & Crawley, M.J. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight british grassland species. *Journal of Ecology* 93: 1005-1016.
- Ferraro, D.O. & Oosterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133.
- Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. 1999. Scaling effects of grazing in a semi-arid grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 731-738.
- Haynes, R.J. & Williams, P.H. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49: 119-199.
- Herms, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K. & Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18
- Huntly, N. 1991 Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15: 143-150.
- Leimu, R. & Koricheva, J. 2006. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9.
- Malo, J.E., Jimenez, B. & Suarez, F. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous

- seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Mauricio, R. , Bowers, M.D. & Bazzaz, F.A. 1993. Pattern of leaf damage affects fitness of the annual plant *Raphanus sativus* (brassicaceae). *Ecology* 74: 2066-2071.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation. Towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- Mcnaughton, S.J. 1986. On plants and herbivores. *American Naturalist* 128: 765-770.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Mulholland, B. & Fullen, M.A. 1991 Cattle trampling and soil compaction on loamy sands. *Soil Use and Management* 7: 189-193.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Paige, K. N. 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology* 73: 2076-2085.
- Paige, K.N. & Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129: 407-416.
- Peco, B., Sanchez, A.M. & Azcarate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil *Agriculture Ecosystems and Environment* 113:284-294
- Peco, B., De Pablos, I., Traba, J. & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Van Staalduinen, M.A. & Anten, N.P.R. 2005. Difference in the capacity for compensatory growth of two co-occurring grass species in relation to water availability. *Oecologia* 146:190-199.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38: 897-909.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Westoby, M. 1998 A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wise, M. J. & Abrahamson, W. G. 2007. Effects of resource availability on tolerance

of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *American Naturalist* 169: 443-454.

### **Recursos electrónicos**

Anthos. 2008. Information system of plant species of Spain. Real Jardín Botánico, CSIC – Fundación Biodiversidad. <http://www.anthos.es>.



## Interactive effects of clipping and nutrient availability on the compensatory growth of the Mediterranean grassland species *Poa bulbosa*

Marja.A. van Staalduinen, Iker Dobarro and Begoña Peco

### ABSTRACT

Resource availability is an important factor affecting the capacity of compensatory growth after grazing. We performed a greenhouse experiment with *Poa bulbosa*, a small perennial grass of the Mediterranean and Central Asian grasslands, to test the importance of nutrient availability for compensatory growth after clipping. We compared the results with predictions of the limited resource model (LRM). Plants were grown at low and high fertilization levels and subjected to a clipping treatment.

In *Poa* plants compensatory growth occurred under the high fertilization level. Under the low fertilization level there was no compensation. The plants showed a significant decrease in their relative growth rates (RGR) after clipping. Although the plants allocated a 32 - 188% percent greater fraction of the mass to lamina growth after clipping, this greater allocation to the leaves did not fully compensate for the initial reduction in leaf area ratio (LAR). A sensitivity analysis showed for the clipped plants under the high fertilization treatment, that changes in leaf allocation ( $f_{lam}$ ) enabled the plants to compensate for a part of the potential loss caused by defoliation. Probably the increased biomass allocation originates largely from the bulbs, which showed an important decrease of biomass after clipping. The decrease in root biomass was much less.

The results of our experiment on the grazing tolerance of *Poa* are not consistent with the LRM. We recommend to extend the model with the inclusion of compensatory mechanisms in order to get a better understanding of how environmental conditions affect the tolerance to herbivory.

## INTRODUCTION

Grazing by livestock is a common practice in grasslands, whereby plants frequently are subjected to partial defoliation. This partial defoliation may result in a considerable loss of leaf area, however, this will not always result in a proportional reduction in growth. Some plant species are able to recover from defoliation and possess characteristics through which they can continue or even increase growth after defoliation (Gold and Caldwell 1990; McNaughton 1983). In several studies it has been observed that grassland productivity is stimulated by herbivory: the plants exhibited increased photosynthetic rates (Anten and Ackerly 2001a; Gold and Caldwell 1990; Nowak and Caldwell 1984), and relative growth rates (RGR, growth rate per unit plant biomass) after grazing or clipping (Hilbert et al. 1981; McNaughton 1983; Van Staaldouin and Anten 2005).

Different methods have been developed to estimate compensatory growth. In the classical approach of Hilbert et al.(1981) compensation has been quantified by comparing the performance of a defoliated plant with an undamaged individual, while measuring the net impact of defoliation. This is relevant for assessing sustainable levels of grazing, which is important in agricultural systems, but it does not assess the functional role of compensatory responses. To estimate the ecological and adaptive significance of compensatory responses Anten et al.(2003) developed a method which compares the performance of defoliated plants relative to the estimated performance of hypothetical noncompensating plants.

The contributions of the different mechanisms of compensatory growth to relative growth rate (RGR) can thus be assessed. The two components of RGR are net assimilation rate (NAR, growth rate per unit leaf area) and leaf area ratio (LAR, leaf area per plant biomass) ( $RGR = NAR \times LAR$ ). Defoliation causes an immediate drop in LAR and therefore a reduction in RGR. To compensate for this loss in leaf area, NAR can be enhanced by increased leaf nitrogen concentration (Anten and Ackerly 2001a; Nowak and Caldwell 1984) or by increased light availability on the remaining leaves (Gold and Caldwell 1990; Van Staaldouin and Anten 2005). LAR may be increased by increased biomass allocation to new leaf production (Oosterheld and McNaughton 1991) or by the reallocation of stored carbohydrates from belowground organs like bulbs and rhizomes (Chapin et al.1990; Kobe 1997).

The amount of compensatory growth can be affected by resource availability. However, different studies found contradictory results. Belsky (1992) argued that compensation only occurs under optimal conditions, while the model of Hilbert (1981) predicts that plants growing at low resource availability are more likely to increase production after clipping. Field studies of (Coughenour et al. 1990; Oosterheld and McNaughton 1991) found indeed that plants growing at low nutrient or water availability exhibited stronger compensatory growth than those under more favourable conditions. Van Staalduinen and Anten (2005) found in their study, that the effect of resource limitation, in this case water, on compensation can differ between species and that it depends on the overall tolerance of the species to this limitation. In a recent review Wise and Abrahamson (2007) introduced the limited resource model (LRM), in which the predictions for compensation, or tolerance, depend on the type of resource and herbivore under consideration. This model involves the roles of limiting and nonlimiting resources and considers which resource is affected by the herbivore. If, for example, the herbivore affects mainly the first limiting resource, then you expect a higher compensation at high resource availability.

The present study examines the potential and the mechanisms of compensatory growth of *Poa bulbosa*. *Poa* is a very short perennial grass widespread in Mediterranean and Central Asian grasslands and the dominant species of the majadal (plant community *Poetea bulbosae*, Rivas-Martinez et al. 2001).

The majadal is composed of small perennial and annual species and occurs under heavy grazing by mainly sheep. It can originate from various plant communities, which occur at lower grazing intensities (Ladero 1992; San Miguel 2001). Like the other majadal species, *Poa* grows actively in the winter, and enters a phase of summer dormancy in late spring. Summer dormancy enables *Poa* to survive the hot and dry summer, by the development of dormant bulbs (Ofir and Kigel 1999; San Miguel 2001). Storage of carbohydrates in these bulbs may serve for restoring tissues after grazing, as was found for other plants in studies by Kobe (1997) and Van der Heyden and Stock (1996). It is suggested that after grazing *Poa* allocates more biomass from the bulbs to the leaves, which contributes to compensatory growth.

Because *Poa bulbosa* is dominant under the conditions of high grazing pressure and high nutrient availability of the majadal (San Miguel 2001), it seems that *Poa* is tolerant to high grazing intensity under high nutrient availability. This suggests that

under fertile conditions *Poa* has a stronger compensatory growth than under unfertile conditions.

We conducted a greenhouse experiment with *Poa bulbosa* on which we performed a clipping treatment and fertilization treatment simultaneously. We address the following questions (1) does clipping lead to an increased biomass allocation from the bulbs to the leaves (2) which plant characteristics contribute to compensatory growth (3) how is compensatory growth of *Poa* affected by nutrient availability (4) does our results fit the predictions of the LRM.

## **METHODS**

### **Greenhouse experiment**

We collected plants of the perennial grass species *Poa bulbosa* from a majadal grassland vegetation in the dehesa de Moncalvillo in Cerro de San Pedro, situated at 35 km north of Madrid, Central Spain (40°38'N, 3°70' E). The continental climate of Central Spain has a mean annual temperature of 13°C, with a growing season in winter and spring (from November to May), in which most of the precipitation falls (annual precipitation 450 mm). In October 2006, clones of 5 to 8 tillers with bulbs were taken randomly from these plants and planted in 70 pots, with 12 clones per pot. The pots were grown in the greenhouse of Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain, where the experiment was carried out. The pots had a volume of 2 l and were filled with river sand, and fertilized with 0.3 g/pot Gamborg B5 medium (12 % N + 15 % P + Mg + trace elements), total N gift being about 0.03 g N per pot. On 10 January 2007 the experiment was started, whereby 50 pots of *Poa* were selected according to size. These pots were chosen after estimating the size of the clones according to the number of tillers omitting the pots with the smallest or tallest clones. The 50 pots were then divided into three size classes and equally assigned over 4 treatments and one additional set of plants, which was harvested at the start of the experiment.

At the initial harvest on 10 January 2007 the plant parts were separated and the roots and bulbs were washed. Leaf area was determined by using a HP Scanjet 4070 scanner (Hewlett Packard, Houston, TX, USA) and a SigmaScanPro U5.0.0 area meter (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Leaves, roots and bulbs were oven-dried for 72 hours at 50°C and weighed.

We placed the pots at random in the greenhouse and applied two clipping treatments (unclipped and clipped) and two fertilization treatments (low fertilization and high fertilization). Under the low fertilization treatment the plants were fertilized with 0.9 g/pot Gamborg B5 medium, total N gift being about 0.1 g N per pot. Under the high fertilization treatment the plants were fertilized with 7.7 g/pot Gamborg B5 medium, total N gift being about 0.9 g N per pot.

The clipping treatment was imposed at days 2 and 30 of the growth experiment, which lasted 64 days. In this way the plants had about 4 to 5 weeks to recover after the clippings. The plants were clipped at a height of 1.5 cm. Dry masses of the clipped leaves were determined in the same way as during initial harvest.

The plants were harvested on 14 March. Biomass of all plant parts was determined in the same way as during the initial harvest. Total organic nitrogen and phosphorus of the leaves, root and bulbs were determined after Kjeldahl destruction with a continuous flow analyzer (SKALAR, Breda, The Netherlands).

### **Growth analysis and compensation**

We used the growth analysis method developed by Anten and Ackerly (2001b) to estimate the growth parameters: relative growth rate (RGR,  $\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ), net assimilation rate (NAR,  $\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ), lamina mass ratio (LMR,  $\text{g g}^{-1}$ ), lamina area ratio (LAR,  $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ ), the fraction of newly assimilated biomass that is allocated to the production of lamina tissue ( $f_{\text{lam}}$ ,  $\text{g g}^{-1}$ ), specific leaf area (SLA,  $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ ), and the daily change in the average SLA of the plant ( $\gamma$ ,  $\text{day}^{-1}$ ) by means of iteration. The method uses a number of growth functions (see Eqs. 1-6 in Anten and Ackerly 2001b) and searches iteratively the parameter space to find the joint solution of parameter values that yield values for the total plant mass, leaf lamina mass, and lamina area at the end of the growth period that match the measured values. The calculations are based on the dates of the start and the end of the growth period and clipping events, together with the initial biomass, leaf area, and the amounts of leaf area lost during the growth interval. The equations are directly solved for the parameters NAR, leaf allocation ( $f_{\text{lam}}$ ), and daily increase in SLA ( $\gamma$ ). For further details see Anten and Ackerly (2001b).

To determine the potential for compensatory growth we applied the method of Anten et al. (2003). This method compares the performance of a clipped plant not

only with that of an undamaged plant but also with that of a hypothetical non compensating defoliated plant. The potential negative effect of defoliation ( $L_{pot}$ ) is the difference between the performance of an undamaged plant and the predicted performance of a hypothetical non-compensating defoliated plant. The real negative effect of defoliation ( $L_{real}$ ) is the difference between the performance of an undamaged plant and the observed performance of a defoliated one (see Anten et al. 2003).

We performed calculations with replicate hypothetical plants to estimate the compensation. The biomass values of the hypothetical plants were derived from replicate clipped plants and the growth parameters NAR, leaf allocation ( $f_{lam}$ ), and daily increase in SLA ( $\gamma$ ) were derived from replicate undamaged plants. The plants were paired after being arranged to size. Compensation ( $C$ ) is defined as the fraction of the potential loss ( $L_{pot}$ ) that is made up for by compensatory growth:

$$C = [(L_{pot} - L_{real}) / L_{pot}] \times 100\% \\ = \{[\Pi_d(x_d) - \Pi_0(x_u)] / [\Pi_u(x_u) - \Pi_0(x_u)]\} \times 100\% \quad (1)$$

where  $\Pi$  is the performance measure (growth, plant size, reproduction etc.),  $x$  refers to a series of growth parameters that may change as a result of compensatory mechanisms (e.g., NAR or allocation of mass to leaves), the subscripts  $d$  and  $u$  indicate whether a plant has been defoliated ( $d$ ) or not ( $u$ ).  $\Pi_0(x_u)$  refers to the performance of a hypothetical non-compensating defoliated plant with the growth parameters ( $x_u$ ) of an unclipped plant.  $C > 100\%$  indicates overcompensation,  $C = 100\%$  full compensation,  $0 < C < 100\%$  partial compensation,  $C = 0\%$  no compensation, and  $C < 0\%$  negative compensation.

To estimate the relative contributions of changes in each individual parameter to the overall extent of compensation we performed a sensitivity analysis (see Anten et al. 2003). By taking one of the 3 growth parameters to be equal to the measured value for defoliated plants, while the other 2 were taken to be equal to those of the control plants, its relative contribution was estimated.

### **Statistical analysis**

The statistical package SPSS 14.0 for Windows (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) was used to analyze the data. A two-way ANOVA was used to analyze the effects

and interactions between factors (clipping and fertilization,  $df = 1$ ). For cases with a significant interaction between the factors, a one-way ANOVA was used to test the significance of the effect of clipping for the low and high fertilization treatment separately and in the same way the effect of fertilization was tested for the unclipped and clipped treatment separately. Total biomass, leaf mass, plant productivity and leaf productivity were  $\log_{10}$  transformed, bulb mass was square root transformed, in order to meet the criteria of normality and homogeneity of variance. Differences were considered significant at  $P < 0.05$ .

## RESULTS

### Biomass, growth

Clipping had a strong negative effect on total mass, leaf mass, bulb mass and root mass of the *Poa* plants at the end of the experiment (Table 5.1 and 5.2). For the plants growing under the high fertilization treatment clipping resulted in a stronger reduction in total mass (40 %) and bulb mass (43 %), than under the low fertilization treatment (25 % for both) (Table 5.1, 5.2 and 5.3). This was also indicated by a significant fertilization\*clipping interaction.

Fertilization resulted in a significant higher total mass, leaf mass, bulb mass and root mass in the unclipped as well as the clipped treatment (Table 5.1, 5.2 and 5.3). The fertilization effect on total mass and bulb mass was stronger in the unclipped (142 and 119 % respectively) than in the clipped treatment (97 and 64 % respectively).

The *Poa* plants showed a significant decrease in their relative growth rates (RGR) after clipping (23 – 32 % reduction) (Table 5.1 and 5.2); clipped biomass was included in the calculation). After clipping the plants allocated a 32 to 188% greater fraction of the mass to lamina growth ( $f_{lam}$ , Fig. 5.1, Table 5.1 and 5.2). However, this greater allocation to the leaves did not fully compensate for the initial reduction in leaf area ratio (LAR). Finally, clipping resulted in a significant decrease of 15 - 18% of the LAR (Table 5.1 and 5.2).

Clipping did not show a significant effect on the specific leaf area (SLA), but it had a marginally significant ( $p = 0.055$ ) negative effect on the net assimilation rate (NAR).

	Clipping*Fertilization	Clipping	Fertilization
RGR	n.s.	***	***
NAR	n.s.	(p=.055)	***
LAR	n.s.	**	***
SLA	n.s.	n.s.	***
$f_{lam}$	n.s.	**	***
Total mass	*	***	***
Leaf mass	n.s.	***	***
Bulb mass	**	***	***
Root mass	n.s.	*	*
Productivity	n.s.	***	***
Leaf productivity	**	n.s.	***
N-conc leaves	n.s.	***	***
N-conc root	n.s.	n.s.	***
N-conc bulbs	n.s.	*	***
P-conc leaves	n.s.	**	***
P-conc root	n.s.	n.s.	***

**Table 5.1.** Results of two-way ANOVA with (clipping\*fertilization, df=1) as factors. n.s. indicates no significant effects  $p \geq 0.05$ . \*, \*\* and \*\*\* denote significant effects  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively.

Poa bulbosa	Low Nutrients		High Nutrients	
	Unclipped	Clipped	Unclipped	Clipped
Total mass (g) (exl.clip)	5.53 (0.26)	4.12 (0.24)	13.41 (0.42)	8.10 (0.77)
Leaf mass (g) (exl.clip)	0.88 (0.06)	0.60 (0.05)	4.50 (0.19)	2.66 (0.24)
Bulb mass (g)	3.24 (0.11)	2.44 (0.15)	7.09 (0.40)	4.01 (0.41)
Root mass (g)	1.41 (0.22)	1.07 (0.08)	1.83 (0.09)	1.43 (1.69)
RGR ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ )	9.00 (0.72)	6.09 (0.70)	23.25 (0.97)	17.97 (0.71)
NAR ( $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	1.83 (0.15)	1.48 (0.14)	2.71 (0.12)	2.49 (0.16)
LAR ( $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ )	4.99 (0.28)	4.11 (0.30)	8.68 (0.43)	7.37 (0.39)
SLA ( $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ )	26.47 (0.43)	27.66 (0.86)	29.49 (0.58)	29.97 (0.75)
$f_{lam}$ ( $\text{g g}^{-1}$ )	0.08 (0.03)	0.23 (0.06)	0.37 (0.02)	0.49 (0.02)

**Table 5.2.** Mean and st. error (in parentheses) of measured values at the final harvest, and estimated relative growth rate (RGR), netto assimilation rate (NAR), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), and fraction of biomass allocated to lamina growth ( $f_{lam}$ ).

Fertilization significantly affected all the growth parameters. The RGR was two-fold to almost four-fold higher in the plants of the high fertilization treatment than in the plants of the low fertilization treatment (158 to 195 %), the  $f_{lam}$  increased two-fold to six-fold after fertilization, and the NAR, LAR and SLA showed an increase of 8 to 79 %.

	Clipping effect	Unclipped	Clipped
<b>Leaf productivity</b>			
LowN	n.s.		
HighN	*		
Fertilization effect		***	***
<b>Total mass</b>			
LowN	**		
HighN	***		
Fertilization effect		***	***
<b>Belowground mass</b>			
LowN	**		
HighN	***		
Fertilization effect		***	***
<b>Bulb mass</b>			
LowN	**		
HighN	***		
Fertilization effect		***	***

**Table 5.3.** Results of analysis of variance ANOVA with clipping (df=1) as factor and an ANOVA with fertilization (df=1) as factor. n.s. indicates no significant effects  $p \geq 0.05$ . \*, \*\* and \*\*\* denote significant effects  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively.

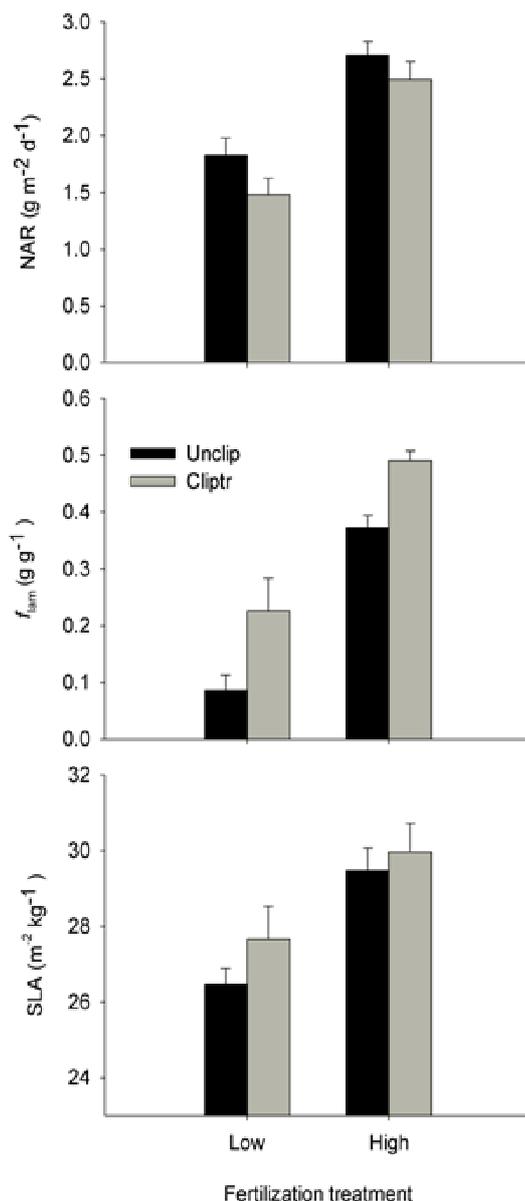
## Compensation

In general, clipped plants under the high fertilization treatment performed less than the unclipped plants, but were estimated to perform better than non-compensating hypothetical plants (Fig. 5.2). This resulted in a partial compensation.

Under the low fertilization treatment the clipped plants performed less than the unclipped plants in terms of total biomass and plant productivity. The real loss in biomass and plant

productivity was higher than the potential loss (difference in performance between clipped and clipped non-compensating hypothetical plants), which resulted in a negative compensation. Leaf productivity did not show a significant difference between the unclipped and clipped plants, and between the unclipped and clipped non-compensating hypothetical plants under the low fertilization treatment. By using equation (1) it was estimated that changes in leaf allocation ( $f_{lam}$ ) enabled the clipped plants under the high fertilization treatment to compensate for a part of the potential loss caused by defoliation.

With a sensitivity analysis we tested the effects of the changes in the growth parameters NAR, leaf allocation ( $f_{lam}$ ) and gamma ( $\gamma$ ) in response to clipping on RGR (Fig. 5.3). Leaf allocation ( $f_{lam}$ ) had increased after clipping (Fig. 5.1, Table 5.2) and only this parameter contributed to a stimulation of RGR relative to non-compensating plants (Fig. 5.3). However, despite of the increase in  $f_{lam}$ , the stimulation in RGR (Fig. 5.3) was reduced by an almost significant drop in NAR after clipping (Fig. 5.1, Table 5.2). Under the low fertilization treatment NAR decreased 19%,



**Fig. 5.1.** The estimated net assimilation rate (NAR), biomass fraction allocated to lamina growth ( $f_{\text{lam}}$ ), and specific leaf area (SLA) of *Poa* at two clipping levels and under low fertile and high fertile conditions. Bars indicate  $\pm$  std error ( $n = 10$ )

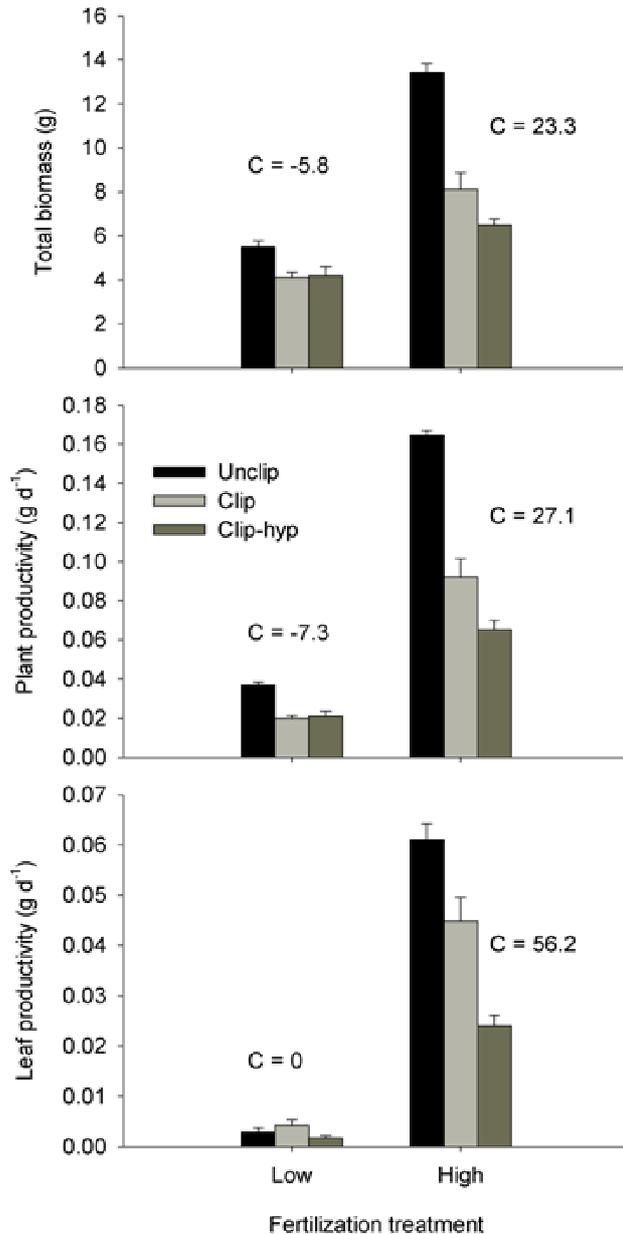
which reduced the compensation in RGR to  $C = 0.6$ . Under the high fertilization treatment NAR decreased 8%, which resulted in a smaller reduction in compensation,  $C = 36.7$  relative to non-compensating hypothetical plants (Fig. 5.1, Table 5.2).

### Effects of clipping and fertilization on nutrient concentrations

There was a significant increase of leaf nitrogen concentration and phosphorus concentration after clipping, while the nitrogen and phosphorus concentration of the root remained the same (Fig. 5.4, Table 5.1). The bulbs showed a smaller, but significant increase of the nitrogen and phosphorus concentration after clipping.

Fertilization resulted in a significant increase of the nitrogen and phosphorus concentration in all the plant parts. The greatest increase was shown by the leaf nitrogen concentration and bulbs nitrogen concentration, while the nitrogen concentration of the root increased less. The phosphorus concentration of all the plant parts showed an increase under the high fertilization treatment.

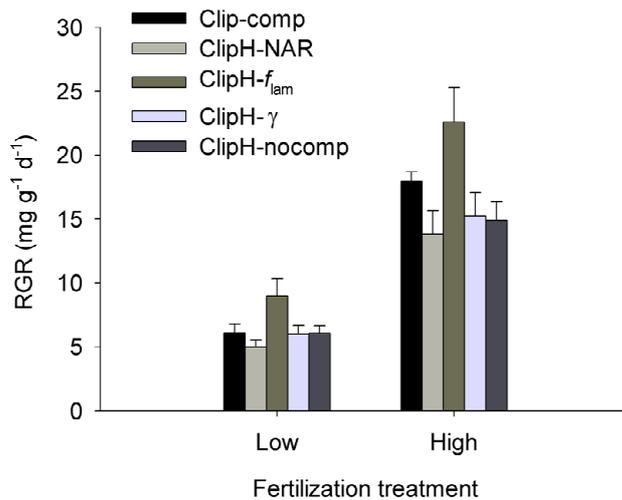
## DISCUSSION



**Fig. 5.2.** Total biomass, estimated plant productivity, and leaf productivity at final harvest of *Poa* at two clipping levels (Unclip and Clip), and the estimated values of these parameters of a hypothetical clipped plant without clipping mechanisms (Clip-hyp) under low fertile and high fertile conditions. Numbers above the columns indicate the calculated values for compensation (C values). Bars indicate std error (n = 10).

When estimating compensatory growth in plants after clipping different results can be obtained, depending on the method used. Applying the method of Anten et al. (2003), which estimates compensation relative to a hypothetical non-compensating clipped plant, we found that compensatory growth in *Poa* plants occurred under the high fertilization level. Although the plant productivity dropped after clipping with 44 %, without compensation the plant productivity would drop by 60 % of that of the controls. Under the low fertilization level there was no compensation according to the definition of Anten et al. (2003). When using the standard approach (Hilbert et al. 1981) in which compensation is estimated relative to undamaged plants, we should conclude that there is no compensation at neither the high or the low fertilization level.

The method of Anten et al. (2003) is useful when we want to analyse the mechanisms which contribute to the compensation for the loss in biomass after clipping. These mechanisms can be seen as adaptations to grazing and considered as a selective advantage of the species. Our sensitivity analysis showed that increases in



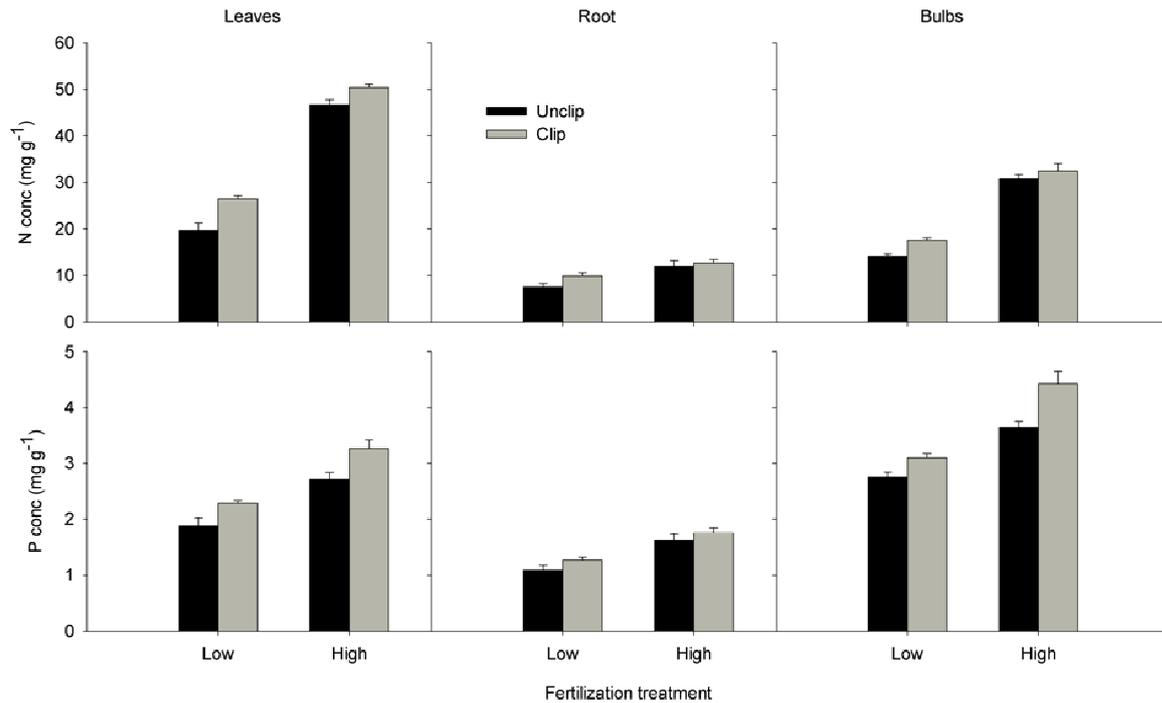
**Fig. 5.3.** The estimated average relative growth rate (RGR) of clipped plants (Clip-comp), hypothetical clipped plants compensating either for NAR (ClipH-NAR),  $f_{lam}$  (ClipH- $f_{lam}$ ),  $\gamma$  (ClipH- $\gamma$ ) or not compensating at all (ClipH-nocomp) of *Poa* plants at two clipping levels and under low fertile and high fertile conditions. Bars indicate std error ( $n = 10$ ).

the leaf allocation ( $f_{lam}$ ) after clipping contributed to a stimulation of RGR relative to noncompensating plants, and enabled the plants to compensate partially for the potential loss in biomass. Probably the increased biomass allocation to the leaves originates largely from the bulbs, which showed a decrease of 0.8 to 3.1 g biomass after clipping, while the decrease in root biomass was 0.3 to 0.4 g (Table 5.2). These results are consistent with the study of Kobe (1997) who found that stored reserves

can influence survivorship by the investment in tissue restoration after defoliation.

In several studies (Anten and Ackerly 2001a; Gold and Caldwell 1990; Van Staalduinen and Anten 2005) it was found that an enhancement of NAR after clipping contributed to a stimulation of compensatory growth. In this experiment however, we did not find an increase of NAR after clipping, although we found an increase of leaf nitrogen concentration after clipping. Leaf nitrogen concentrations are strongly related to the photosynthetic capacity of leaves and NAR (Evans 1989; Nowack and Caldwell 1984), and thus one would expect an increase in NAR. However, the NAR also negatively depends on the respiratory rate of non-photosynthetic organs, the fraction of which increases after clipping. This negative effect might have been stronger than the stimulatory effect of increased photosynthesis.

For the management of pastures, which is concerned with the carrying capacity of pastures, i.e. the maximum number of herbivores which can be supported, the comparison of clipped with unclipped plants (definition of Hilbert) can be useful. The carrying capacity of an area depends on the availability of aboveground biomass and protein for livestock. Comparing the unclipped with the clipped plants, we found that clipping enhanced the forage quality under both fertilization levels, which was indicated by an increased nitrogen concentration in the shoot. Under the low fertilization



**Fig. 5.4.** Mean of N- and P-concentrations in the leaves, root and bulbs of *Poa* at two clipping levels and under low fertile and high fertile conditions. Bars indicate std error ( $n = 10$ ).

level the availability of aboveground biomass was not decreased by clipping, which means that carrying capacity increased for this fertilization level, because of the increased availability of proteins. In a field study on geese grazing Van der Graaf, Stahl and Bakker (2005) also found an increased carrying capacity by improved forage quality after grazing. Improved forage quality after grazing was also found in studies of Detling (1998), Holland et al. (1992), Van Staaldunen (2005) and Van Staaldunen, During and Werger (2007). Holland et al. (1992) found increased shoot nitrogen concentrations resulting from increased N concentrations in the soil after grazing. This suggests that the higher soil N concentrations in the majadal compared to ungrazed grassland sites found by Peco et al. (2006), may be associated with higher N concentrations in the shoot and a better forage quality. The observations of San Miguel (2001) support this expectation, by finding a higher forage quality of the majadal compared to pastures with a lower grazing intensity.

The results we found on the effect of resource availability on the grazing tolerance of *Poa* are not consistent with the limited resource model LRM (Wise and Abrahamson 2007). Although in the study of Wise and Abrahamson (2007) it was stated that 95% of the 48 reviewed studies were consistent with the predictions of the LRM,

*Poa* did not show a higher tolerance for grazing in the stressful environment, which should be expected. According to the LRM *Poa* should have a lower relative reduction of plant productivity under the low nutrient level. The focal resource in our experiment was nutrients, while the herbivore (clipping) primarily affected an alternate resource (carbon). Carbon was limiting in the high-focal resource (high nutrient level), and this limitation was exacerbated by the herbivore. The LRM therefore predicts a lower tolerance under the high nutrient level.

However, our results showed an equal tolerance in both nutrient levels. Because *Poa* showed an increased allocation of biomass to the leaves after clipping, it compensated for the loss in biomass. In this way the exacerbating effect of the herbivore on carbon limitation in the high nutrient level was mitigated, which resulted in an equal tolerance in the high and low nutrient level.

The LRM does not account for compensatory mechanisms of plants, which can lead to inconsistent predictions, like occurs for *Leymus chinensis* (Van Staalduinen and Anten 2005). Results of the study (Van Staalduinen and Anten 2005) on the effect of water stress on compensatory growth showed a higher tolerance of *Leymus* in the high resource treatment, which is contrary to the predictions of LRM. *Leymus*, like *Poa*, exhibits compensatory mechanisms as the reallocation of stored carbohydrates from the rhizomes to the leaves, and a stimulation of its net assimilation rate (NAR) by reduction in self-shading.

Including these compensatory effects in the LRM should extend the number and type of results that can be explained by the model. Moreover, insight in the compensatory traits of plants is a requirement to the understanding of how environmental conditions affect tolerance to herbivory.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We kindly thank Marinus Werger and Henri Noordman for the chemical analyses of the plant samples at the Plant Ecology & Biodiversity group, Utrecht University, The Netherlands, and Niels Anten for his fruitful comments on the manuscript. We acknowledge the financial support to Marja van Staalduinen from the REMEDINAL Program financed by CAM(S-0505/AMB/0335) and the Stichting Fonds Doctor Catharine van Tussenbroek. We also wish to acknowledge the partial financial support provided by the CICYT project (CGL2007-63382).

## References

- Anten NPR, Ackerly DD (2001a) Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Funct Ecol* 15:252-262
- Anten NPR, Ackerly DD (2001b) A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Funct Ecol* 15:804-811
- Anten NPR, Martinez-Ramos M, Ackerly DD (2003) Defoliation and growth in an understorey palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84:2905-2918
- Belsky AJ, Carson WP, Jensen CL, Fox GA (1993) Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evol Ecol* 7:109-121
- Chapin FS III, Schulze ED, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Ann Rev Ecol Syst* 21: 423-427
- Coughenour MB, Detling JK, Bamberg IE, Mugambi MM (1990) Production and nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia* 83:546-552
- Detling JK (1998) Mammalian herbivores: ecosystem-level effects in two grassland national parks. *Wildl Soc Bull* 26:438-448
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19
- Gold WG, Caldwell MM (1990) The effects of the spatial pattern of defoliation on re-growth of a tussock grass III. Photosynthesis, canopy structure and light interception. *Oecologia* 82:12-17
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, Dyer MI (1981) Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18
- Holland EA, Parton WJ, Detling JK, Coppock DL (1992) Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *Am Nat* 140:685-706
- Kobe RK (1997) Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80:226-233
- Ladero M (1992) Los majadales de la clase *Poetea bulbosae*: manejo y sistemática. In : AEFA (Eds) *Actas XII Jornadas de Fitosociología*. Oviedo, pp 17-20
- McNaughton SJ (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336
- McPherson K, Williams K (1998) The role of carbohydrate reserves in the growth, resilience, and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmetto*). *Oecologia* 117: 460-468
- Nowak RS, Caldwell MM (1984) A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61:311-318

- Oesterheld M, McNaughton SJ (1991) Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85:305-313
- Ofir M, Kigel J (1999) Photothermal control of the imposition of summer dormancy in *Poa bulbosa*, a perennial grass geophyte. *Physiologia Plantarum* 105:633-640
- Peco B, Sanchez AM, Azcarate FM (2006) Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil *Agri Ecosyst Environ* 113:284-294
- Rivas-Martinez S, Fernandez Gonzalez F, Loidi J, Lousa M, Penas A (2001) Syn-taxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to Alliance level. *Itenera Geobot* 14:5-341
- San Miguel A (2001) Pastos naturales españoles. Fundación Conde del Valle de Salazar, Mundi-Prensa, Spain.
- Van der Graaf AJ, Stahl J, Bakker JP (2005) Compensatory growth of *Festuca rubra* after grazing: can migratory herbivores increase their own harvest during staging? *Funct Ecol* 19:961-969
- Van Staalduin MA, Anten NPR (2005) Difference in the capacity for compensatory growth of two co-occurring grass species in relation to water availability. *Oecologia* 146:190-199
- Van Staalduin MA (2005) The impact of herbivores in a Mongolian forest steppe. PhD-thesis, Utrecht University, Utrecht, the Netherlands
- Van Staalduin MA, During HJ, Werger MJA (2007) Impact of grazing regime on a Mongolian forest steppe. *Appl Veg Sci* 10:299-306
- Wise MJ, Abrahamson WG (2007) Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *Am Nat* 169:443-454

## Efectos de la defoliación y la competencia en dos especies mediterráneas de distinto comportamiento frente al pastoreo (favorecida/desfavorecida)

### Resumen

El pastoreo modifica las relaciones de competencia interespecíficas. La defoliación es uno de los efectos más visibles que ejerce el ganado sobre la vegetación, produciendo la apertura de claros y la liberación de recursos. Con el objetivo de comprobar los efectos de la defoliación sobre las relaciones competitivas, se realizó un experimento en invernadero con dos especies mediterráneas de respuesta al pastoreo conocida: *Spergularia purpurea* (favorecida) y *Silene scabriflora* (desfavorecida). A estas especies se les aplicaron tratamientos de corte y de competencia. Para el tratamiento de competencia se utilizó otra especie mediterránea desfavorecida: *Dactylis glomerata*. Se hallaron la biomasa aérea total, la producción de hojas y flores, el SLA, el índice de esbeltez y, en el caso de *Dactylis glomerata*, la producción de estolones, como parámetros directos. Así mismo, mediante análisis iterativo, se obtuvieron la tasa de crecimiento relativo (RGR), la tasa de asimilación neta (NAR), la proporción de área foliar (LAR) y la fracción de la producción destinada a las hojas ( $f_{lam}$ ).

Los ejemplares de la especie desfavorecida murieron en su mayoría en todos los tratamientos de corte. La especie favorecida se mostró tolerante al corte en términos de crecimiento relativo, pero no en producción total, viéndose perjudicada aún más por la competencia.

Sorprendentemente, la especie competidora, desfavorecida por el pastoreo, resultó muy tolerante al corte, aumentando todos los parámetros de crecimiento, excepto el NAR, y resultando en un aumento de la producción total en condiciones de corte.

Así, la defoliación no parece modificar las relaciones competitivas interespecíficas. Estos resultados sugieren que la competencia es un factor más importante que la tolerancia a la defoliación en la conformación de las comunidades vegetales en los pastos mediterráneos.

## INTRODUCCIÓN

Entre los efectos indirectos que el pastoreo ejerce sobre la vegetación nos encontramos con la disminución de la presión competitiva interespecífica (Huntly 1991; Anderson y Briske 1995; Noy-Meir y Briske 2002; Alhamad y Alrababah 2008). Mediante la actividad de los herbívoros, se produce la pérdida de tejido vegetal y la extinción de especies y, por tanto, las especies competidoras más afectadas dejarían paso a aquellas que lo son menos, pero que tienen una mejor capacidad para sobrevivir bajo las condiciones que impone esta perturbación (Olf y Ritchie 1998; Kohler *et al.* 2004). Sin embargo, la importancia de los procesos competitivos en la estructuración de las comunidades vegetales mediterráneas está sujeta a no poca controversia. En su obra sobre las estrategias y procesos de la vegetación, Grime (2002) afirma que la importancia de la competencia depende de la productividad del sistema, siendo los procesos de competencia más importantes en la estructuración de los sistemas más productivos. Por el contrario, en aquellos sistemas, menos productivos, sujetos a algún tipo de perturbación o a la escasez de algún recurso, las comunidades vegetales vendrían a ser el resultado de la expresión de los procesos de tolerancia o ruderalidad (Grime 2002). En los sistemas ricos en recursos, la capacidad de competencia y la de resistencia a la herbivoría resultan en un compromiso. La distribución de recursos entre los distintos compartimentos de la planta viene determinada entonces por la necesidad de la competencia por los recursos, o por la necesidad de resistencia frente a la herbivoría, apareciendo entonces ecotipos distintos (Dyer *et al.* 1991; Herms y Mattson 1992). En los sistemas con recursos limitados, este compromiso entre las dos estrategias desaparece, y, en numerosas ocasiones, los mismo rasgos que confieren capacidad de competencia, aportan, a su vez, capacidad de resistencia a la herbivoría (Herms y Mattson 1992). El sistema mediterráneo se caracteriza, entre otros, por una elevada variabilidad inter e intra-anual de las precipitaciones, amplios contrastes térmicos y pobreza de recursos hídricos y nutritivos en el suelo, lo cual lo caracterizaría como sistema poco productivo, y la estructuración de sus comunidades vegetales no estaría dirigida principalmente por procesos de competencia. Sin embargo, el alto grado de empaquetamiento de especies, la presencia de arbustos siempreverdes y el solapamiento de varias capas de vegetación, sugieren que la competencia en él debe ser un fuerte mecanismo de selección ecológica. Aunque se han realizado numerosos estudios de comparación

entre comunidades para evaluar la actividad de este motor selectivo, los estudios manipulativos y experimentos en laboratorio e invernadero que, además, tengan en cuenta el recurso por el que supuestamente se compete, y su interacción con los otros factores de estrés y perturbación habituales en el medio mediterráneo, son escasos (Vila y Sardans 1999).

La capacidad de resistencia a la defoliación puede manifestarse mediante mecanismos de evasión o de tolerancia (McIntyre *et al.* 1999). El primer grupo de mecanismos incluye la posesión de rasgos como la estatura pequeña, la localización de yemas y meristemas a ras del suelo, la floración y desarrollo fuera de la época de mayor intensidad de herbivoría, o bien, la posesión de estructuras disuasorias (espinas, etc.) o acumulación de sustancias desagradables o venenosas para los herbívoros. Estos dos últimos mecanismos suponen además un compromiso con la capacidad de crecimiento (Herms y Mattson 1992; Leimu y Koricheva 2006).

Los mecanismos de tolerancia suponen que, no evitando la destrucción y pérdida de tejido vegetal, la planta pueda rebrotar, sobrevivir y continuar con su ciclo. La capacidad de tolerancia a la defoliación se refleja en la capacidad de compensación del tejido perdido. Esta capacidad se puede observar bien mediante la comparación de producción de biomasa entre ejemplares no defoliados y defoliados, o bien mediante la comparación de la tasa de crecimiento (RGR) de los mismos. Los estudios de campo, y algunos de invernadero, optan por evaluar la capacidad de compensación mediante la producción de biomasa, reflejo directo del éxito o fracaso de una especie o grupo de especies dentro de una comunidad sometida a pastoreo (Anderson y Briske 1995; Noy-Meir y Briske 2002; del-Val y Crawley 2004; del-Val y Crawley 2005; Bonanomi, Caporaso y Allegranza 2006; Alhamad y Alrababah 2007; Bloor, Barthes y Leadly 2008). Sin embargo, en los últimos años, está cobrando importancia la compensación vista desde la capacidad real de la planta para rebrotar, aumentando o manteniendo su tasa de crecimiento (Anten, Martínez-Ramos y Ackerly 2003; van Staalduinen y Anten 2005). Ambos tipos de visiones parecen ser complementarias: mientras que una visión de compensación de la producción da una información más directa del éxito o fracaso dentro de una comunidad vegetal, la visión que toma en cuenta la tasa de crecimiento ofrece información sobre los mecanismos implicados en el éxito o fracaso de resistir a la defoliación a nivel de individuo.

Se realizó un experimento en invernadero para intentar analizar la interacción entre la capacidad de tolerar la defoliación y la competencia interespecífica usando dos especies anuales de conocida respuesta frente al pastoreo: *Spergularia purpurea* (favorecida) y *Silene scabriflora* (desfavorecida). La especie competitiva utilizada fue la herbácea perenne *Dactylis glomerata*.

Las preguntas específicas fueron las siguientes:

1. ¿Son las especies diana capaces de compensar la pérdida de tejido debida al tratamiento de corte?
2. ¿Experimentan estas especies una mejora en su capacidad de compensación cuando se elimina a la especie competitiva?
3. ¿Cuál es la influencia de la presencia de competencia interespecífica sobre los reajustes de distribución de recursos (proporción de hojas, proporción de flores en su caso) y sobre el SLA realizados después de la defoliación?
4. ¿Difieren estas respuestas en función del comportamiento frente al pastoreo de las especies diana?
5. ¿Como responde la especie competidora a la herbivoría?

Nuestras hipótesis fueron:

1. La presencia de la especie competidora disminuye la capacidad de compensación de la especie favorecida.
2. La especie favorecida tiene una menor producción cuando se desarrolla con una competidora.
3. La defoliación de la especie competidora provoca un descenso en la presión competitiva sobre la especie favorecida, de forma que ésta aumenta su capacidad de compensación.
4. La especie competidora disminuye más que la favorecida su producción cuando es defoliada, es decir, es menos tolerante.
5. La especie desfavorecida tiene una menor capacidad de compensación que la favorecida.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Especies, diseño y desarrollo

Se recogieron frutos y espigas de *Spergularia purpurea*, *Silene scabriflora* y *Dactylis glomerata* en julio de 2007 en el Cerro de San Pedro (40° 43' N 3° 43' O, Madrid, España). En el laboratorio se extrajeron las semillas y se almacenaron en frascos de plástico.

Se estableció un diseño experimental factorial de dos tratamientos: competencia y corte. El tratamiento de corte comprendía dos niveles, con corte y sin corte y, el de competencia, tres niveles, sin competencia, con competencia moderada (competidora cortada) y con competencia elevada (competidora sin cortar). Así mismo, la especie competidora sería sometida también a un tratamiento de corte, para evaluar también su respuesta a la herbivoría sin la presencia de las especies diana.

Se sembraron las semillas en octubre de 2007, en la superficie de macetas de 2 litros de capacidad con un sustrato de arena de río, a razón de 3,5 Kg de arena por tiesto. Se añadieron 5,56 gramos de abono de liberación lenta Osmocote (The Scotts Company LLC, Ohio, EEUU), lo que suponía un aporte de 50 mg de N por semana. Antes de la siembra se humedeció la tierra de todos los tiestos con 500 ml de agua y, después de la siembra, se pulverizó con agua la superficie para facilitar la fijación de las semillas. Se prepararon 5 réplicas por tratamiento y especie y 5 réplicas de las especies diana solas, la especie competidora sola y las combinaciones de especies diana con la competidora para obtener una primera recogida antes del inicio del experimento, cuyos resultados serían utilizados posteriormente para los cálculos del análisis iterativo del crecimiento. De cada especie diana se sembraron 10 semillas en el centro de cada tiesto, con el fin de asegurar la germinación. De la especie competidora se sembraron 50 semillas de forma homogénea sobre toda la superficie de cada tiesto en todos los tratamientos de competencia, en las réplicas de los tratamientos con corte y sin corte de la especie sola y en las réplicas para la primera recogida. Todos los tiestos se colocaron en bandejas de plástico en uno de los invernaderos de la Facultad de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid.

El día 19 de noviembre de 2007 se retiraron todas las germinaciones de las especies diana hasta dejar un solo ejemplar por tiesto. El 22 de noviembre, cuando ya habían aparecido las primeras hojas verdaderas en todos los ejemplares, se realiza

la primera recogida para obtener los datos del análisis iterativo de crecimiento. Se separan las fracciones de hojas y tallos. De las hojas se separa una fracción que inmediatamente se escanea con un escáner HP Scanjet 4070 (Hewlett Packard, Houston, TX, EEUU) para la posterior obtención de áreas y SLA. Todo el material se secó en una estufa durante 72 horas a 65° C.

Los tratamientos de corte se aplicaron en los tiestos correspondientes mediante unas tijeras, eliminando toda la biomasa aérea hasta una altura de 1 cm. En la literatura científica sobre defoliación, los tratamientos de corte siguen dos tipos de criterios. Por un lado tenemos aquellos experimentos en los que se corta la biomasa por encima de una altura seleccionada a partir de la observación de las alturas a las que los herbívoros dejan la vegetación en campo (McNaughton 1992; Varnamkhasti *et al.* 1995; Green y Detling 2000). Por el otro, tenemos los experimentos que utilizan uno o varios porcentajes de corte referidos bien al área foliar (Mauricio, Bowers y Bazzaz 1993; Hochwender, Marquis y Stowe 2000; Del-Val y Crawley 2005), o bien a la altura (Anderson y Briske 1995; Del-Val y Crawley 2004). Teniendo todo esto en cuenta, los tratamientos de corte se realizaron de la forma consignada, mediante corte a una altura determinada, debido a que si hubiéramos utilizado un porcentaje, no hubiéramos simulando bien la alimentación del ganado en el Cerro de San Pedro, el cual come a una altura determinada, llevándose más o menos biomasa dependiendo de la altura de cada especie. Estos tratamientos se aplicaron en 3 ocasiones a lo largo del experimento: el 8 de febrero de 2008, el 7 de marzo de 2008 y el 11 de abril de 2008, con lo que se dejaba aproximadamente 1 mes de recuperación entre cortes. Se decidió aplicar esta intensidad de corte a partir de los resultados obtenidos por Del-Val y Crawley (2005), los cuales marcaban un umbral de 2 cortes, a partir del cual los efectos del tratamiento empezaban a establecer diferencias significativas. Todo el material retirado en cada corte se dividió en sus fracciones de hojas y resto de biomasa, y se secó en estufa durante 72 horas a 65° C.

Un día antes de la recogida final, se midieron las alturas y longitudes máximas de cada ejemplar para obtener el índice de esbeltez, y se tomaron 5 medidas de R:FR y PAR de todos los tiestos, y una de cada uno por encima de la vegetación de cada tiesto. Las medidas de estos parámetros de luz se realizaron con un equipo SKR 100/116 con sonda de fibra óptica (Skye Instruments Ltd., Powys, UK), para el R:FR, y con un fotorradiómetro Quantum HD 9021 conectado a una sonda RAD/PAR HD 9021 (Delta OHM, Caselle di Selvazzano, Italia), para el PAR.

El experimento terminó el día 9 de mayo de 2008. Se recogió toda la biomasa aérea de todos los tiestos, dividiéndola en sus fracciones de hojas, tallos, necromasa, flores e inflorescencias y estolones. Parte de las hojas se escanearon para obtener las áreas y el SLA y, finalmente, todo el material se secó en estufa durante 72 horas a 65° C. Por último, se obtuvieron los pesos de todas las fracciones de la primera recogida, los cortes y la recogida final.

Durante todo el experimento, se regaron las bandejas en las que se encontraban los tiestos a razón de dos veces por semana, y se aplicó en varias ocasiones fungicida AGROCAPT (Industrial Química Key S.A., Lleida, España) mediante pulverización. Así mismo, para prevenir la pseudorreplicación por diferentes condiciones en las distintas zonas del invernadero, se rotaron las bandejas una posición cada semana.

### **Análisis iterativo del crecimiento**

Se empleó el método desarrollado por Anten y Ackerly (2001) para estimar los parámetros de crecimiento: tasa de crecimiento relativo (RGR,  $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), tasa de asimilación neta (NAR,  $\text{g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), proporción de área foliar (LAR,  $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) y la fracción de la producción destinada a las hojas ( $f_{\text{lam}}$ ,  $\text{g g}^{-1}$ ), mediante iteración. Este método se basa en varias ecuaciones de crecimiento (ver ecuaciones 1-6 en Anten y Ackerly 2001), y busca, mediante iteraciones, la solución para los valores de los parámetros que se ajustan a los valores de la biomasa total, la masa foliar y el área foliar del final del experimento. Para mayor detalle del método, ver Anten y Ackerly (2001).

### **Parámetros y análisis estadístico**

Por un lado, de las medidas directas de biomasa y áreas se obtuvieron la biomasa aérea total -suma de todos los pesos, incluidos los de los cortes-, la biomasa de hojas total -incluida la de los cortes-, la biomasa de flores total -incluida la de los cortes-, la biomasa de estolones en el caso de *D. glomerata*, el SLA y el índice de esbeltez (altura/longitud máxima). Del modelo de crecimiento se obtuvieron los resultados para el RGR, el LAR, el NAR y el  $f_{\text{lam}}$ .

La mayor parte de los ejemplares de *S. scabriflora* murieron en el transcurso del experimento. Aquellos que se encontraban en el tratamiento de corte fueron los que más sufrieron, no pudiendo aplicar el segundo ni tercer corte en algunos casos

por la muerte del ejemplar. Por ello, no se contaba con datos suficientes para el análisis de este tratamiento y solo se analizó el efecto de la competencia sobre *S. scabriflora*.

Varios de los ejemplares de *S. scabriflora* sin cortar también murieron en el transcurso del experimento. Por ello, solo fue posible analizar los datos de biomasa aérea total, biomasa de flores total e índice de esbeltez.

Por otro lado, todos los ejemplares de *S. purpurea* en el tratamiento de corte con *D. glomerata* sin cortar murieron sin poder llevar a cabo el tercer corte, puesto que después del segundo corte, ya no crecieron más. Por ello, el análisis ya no podía ser factorial de dos factores y se transformó a un solo factor de cinco niveles:

**Control:** sin corte y sin competencia;

**Competencia moderada:** sin corte y con competencia moderada (*D. glomerata* con tratamiento de corte);

**Competencia elevada:** sin corte y con competencia elevada (*D. glomerata* sin tratamiento de corte);

**Cortada:** con corte y sin competencia;

**Cortada con competencia moderada:** con corte y con competencia moderada (*D. glomerata* con tratamiento de corte).

Debido también a las muertes en algunos de estos tratamientos para *S. purpurea*, el número de réplicas tenidas en cuenta en los análisis fue de cuatro, para mantener el mismo tamaño muestral en todos los grupos y, así, lograr análisis paramétricos robustos.

Por tanto, se realizaron ANOVAs de 1 vía para todos los parámetros por cada especie y los correspondientes análisis *post hoc* de Tukey con un nivel de significación de  $p < 0,05$ , en el caso de detectarse diferencias significativas. Para cumplir las condiciones de normalidad y homocedasticidad de los análisis paramétricos se aplicaron las siguientes transformaciones: el logaritmo decimal para la biomasa aérea total, la biomasa de hojas total, el SLA y la biomasa de estolones; la raíz cuarta para

la biomasa de flores total; el arco seno de la raíz cuadrada para el índice de esbeltez; y la inversa para el NAR. Todos los análisis se hicieron mediante el paquete estadístico STATISTICA v6 (StatSoft, Inc., Oklahoma, EEUU).

## RESULTADOS

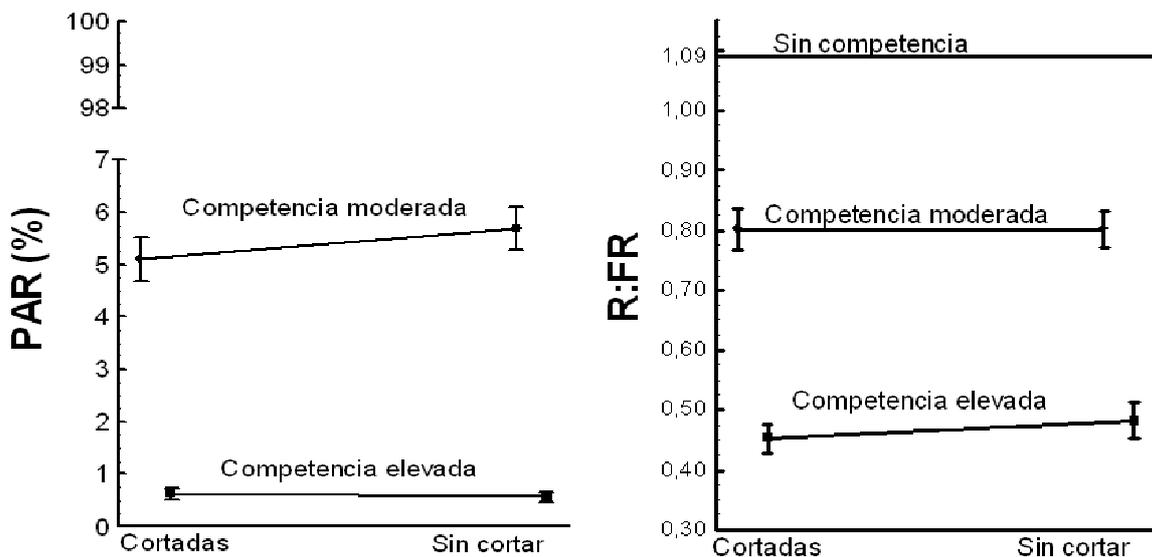
### Condiciones de luz impuestas por el nivel de competencia

Los tratamientos de competencia generaron una disminución notable de la disponibilidad de luz. Ambos tratamientos redujeron la cantidad de radiación incidente en más de un 95% (Fig. 6.1). Así mismo, la calidad de la luz se vio afectada por el dosel vegetal constituido por *D. glomerata* reduciendo la proporción de rojo:rojo lejano (R:FR; Fig. 6.1). Por tanto, los tratamientos de competencia fueron efectivos, al menos, referidos a la utilización de recursos lumínicos.

### Parámetros medidos

#### *Spergularia purpurea*

Todos los parámetros tenidos en cuenta para *S. purpurea* respondieron



**Figura 6.1.** Valores (medias  $\pm$  EE) de porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y proporción rojo:rojo lejano (R:FR) en los tiestos con la especie competidora sometida y no sometida a corte.

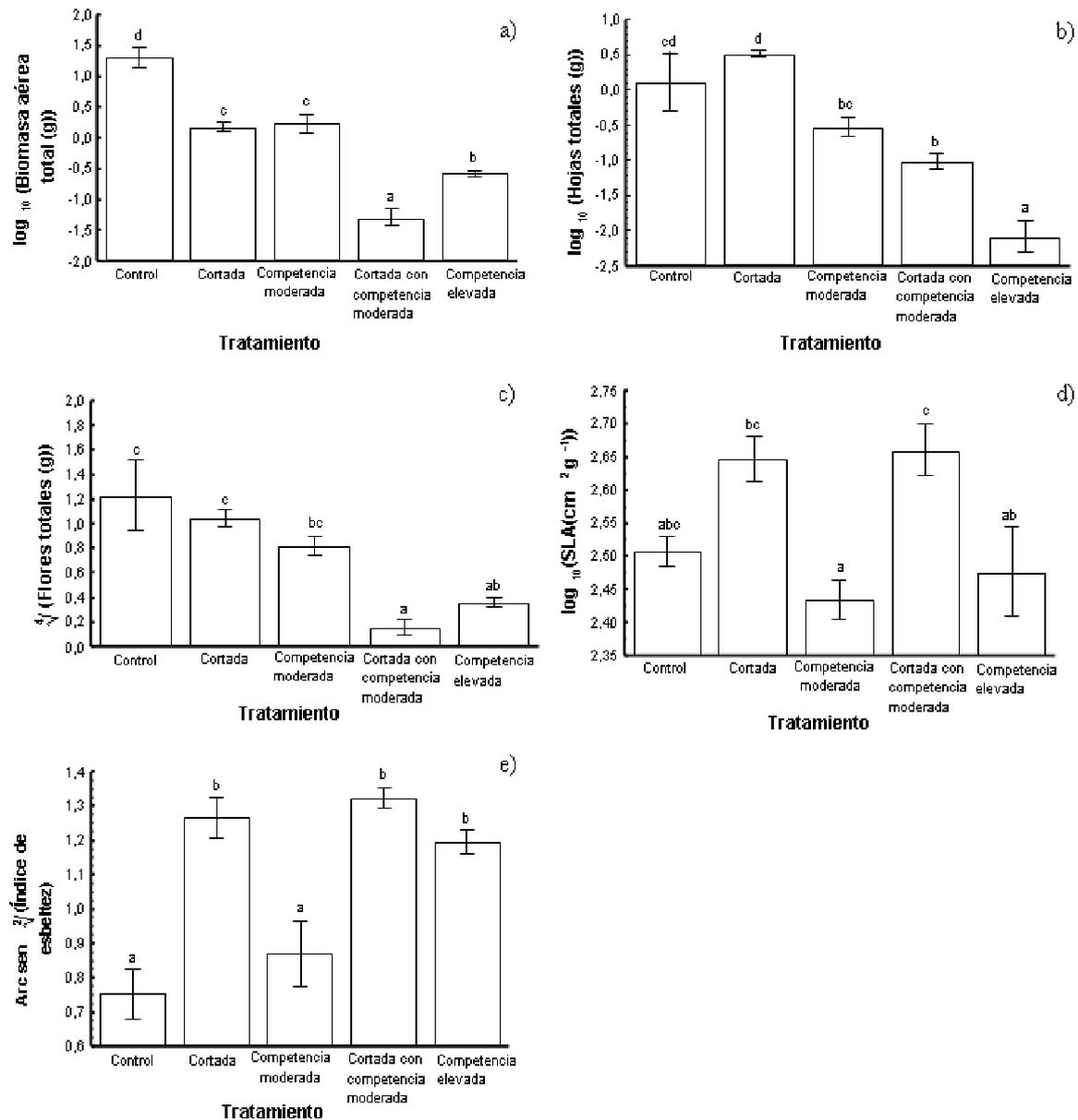
Parámetro	F	p
$\log_{10}$ (Biomasa total)	62,96	<0,001
$^4\sqrt{}$ (Flores totales)	10,61	<0,001
$\log_{10}$ (Hojas totales)	19,85	<0,001
Arc sen $^2\sqrt{}$ (Índice de esbeltez)	16,06	<0,001
log <sub>e</sub> (SLA)	6,05	0,004

**Tabla 6.1.** Resultados de los ANOVAs de 1 vía con cinco niveles (Control, cortadas, con competencia moderada, cortadas y con competencia moderada, y con competencia elevada) para cada parámetro de *Spergularia purpurea*.

competencia, y de competencia elevada respecto al resto de tratamientos (Fig. 6.2.b). Algo similar ocurrió con la producción de flores, la cual solo se vio reducida por el tratamiento de corte y competencia moderada respecto a los ejemplares sin competencia o con competencia moderada, mientras que los ejemplares con competencia elevada sólo redujeron significativamente su producción de flores respecto a los ejemplares sin competencia (Fig. 6.2.c). De esta forma, el reparto de recursos solo se vio afectado significativamente por condiciones críticas de competencia, de forma negativa, o bien con la influencia del corte o bien con una competencia excesiva, mientras que el nivel de corte aplicado, por sí solo, no produjo ningún cambio en el reparto de recursos hacia el aparato foliar o hacia los órganos reproductivos.

El SLA aumentó significativamente en los ejemplares sometidos a corte y a competencia moderada respecto a aquellos sometidos solo a los otros dos niveles de competencia. No hubo cambios significativos de los ejemplares sometidos a competencia respecto a aquellos sin competencia, excepto entre los ejemplares con competencia moderada y los cortados sin competencia, aumentando el SLA de los últimos respecto a los primeros (Fig. 6.2.d). De esta forma, el corte solo provocó un aumento claro en el SLA en condiciones de competencia, y no parece que la sombra haya inducido un aumento del SLA en *S. purpurea*.

significativamente al tratamiento (Tabla 6.1). Tanto la competencia como el corte redujeron la biomasa total respecto al control, siendo los ejemplares cortados con competencia moderada los que acusaron una mayor reducción (Fig. 6.2.a). Su producción de hojas parece que solo se vio afectada por la competencia, disminuyendo la misma en las condiciones más críticas de corte con competencia moderada respecto a los ejemplares sin

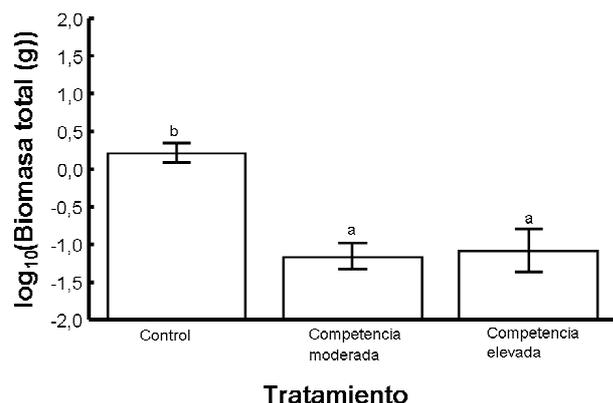


**Figura 6.2.** Diferencias significativas para cada uno de los parámetros medidos (medias  $\pm$  EE) en *Spargularia purpurea*, sometida a distintos tratamientos de corte y competencia. Las letras sobre las barras indican los grupos homogéneos obtenidos en el test de Tukey ( $p < 0,05$ ).

El índice de esbeltez aumentó en todos los casos respecto al control, excepto en las condiciones de competencia moderada (Fig. 6.2.e).

### ***Silene scabriflora***

Como se dijo anteriormente, los tratamientos de corte fueron tan críticos en esta especie que provocaron la muerte de la mayor parte de los ejemplares durante el desarrollo de los mismos. Los tratamientos de competencia produjeron un descenso significativo en la producción de biomasa de *S. scabriflora* respecto de los controles



**Figura 6.3.** Diferencias significativas para la biomasa total de *Silene scabriflora* en los distintos tratamientos de competencia (n=4). Los valores representan las medias  $\pm$  EE. Las letras sobre las barras muestran los grupos homogéneos del test de Tukey ( $p < 0,05$ ).

(2 g.l.;  $F=2,38$ ;  $p=0,002$ ; Fig. 6.3), sin producir ningún cambio ni en la producción de flores (2 g.l.;  $F=4,14$ ;  $p=0,053$ ) ni en el índice de esbeltez (2 g.l.;  $F=0,06$ ;  $p=0,946$ ). Los valores de biomasa total y flores totales fueron notablemente inferiores a los de *S. purpurea*. No fue así con los valores del índice de esbeltez, presentándose, en la mayor parte de las ocasiones, ejemplares más enhiestos que aquellos más rastreros de *S. purpurea*. (Tabla 6.2).

### *Dactylis glomerata*

No se detectaron diferencias de respuesta a la presencia de las especies diana para la biomasa total (ANOVA de 2 vías para los tratamientos de corte y presencia/ausencia de cada especie diana, término de interacción; 4 g.l.;  $F=0,38$ ;  $p=0,82$ ),

Especie	Parámetro	Tratamiento				
		Control	Competencia moderada	Competencia elevada	Cortada	Cortada con competencia moderada
<i>Spergularia purpurea</i>	Biomasa total (g)	24,4038 $\pm$ 6,2994	2,0905 $\pm$ 0,8172	0,2659 $\pm$ 0,0268	16,4451 $\pm$ 3,1005	0,3411 $\pm$ 0,0733
	Flores totales (g)	3,9979 $\pm$ 1,4555	0,5294 $\pm$ 0,1999	0,0194 $\pm$ 0,0063	1,3142 $\pm$ 0,3890	0,0019 $\pm$ 0,0010
	Hojas totales (g)	2,7685 $\pm$ 1,1662	0,3517 $\pm$ 0,1320	0,0115 $\pm$ 0,0045	3,3171 $\pm$ 0,3509	0,1055 $\pm$ 0,0238
	Índice de esbeltez	0,47 $\pm$ 0,07	0,58 $\pm$ 0,09	0,86 $\pm$ 0,02	0,90 $\pm$ 0,03	0,94 $\pm$ 0,01
	SLA (cm <sup>2</sup> /g)	323,02 $\pm$ 15,96	273,73 $\pm$ 18,27	309,74 $\pm$ 41,91	448,59 $\pm$ 34,16	462,75 $\pm$ 42,48
<i>Silene scabriflora</i>	Biomasa total (g)	1,8889 $\pm$ 0,5615	0,0884 $\pm$ 0,0368	0,1445 $\pm$ 0,0729		
	Flores totales (g)	0,2044 $\pm$ 0,0980	0,0050 $\pm$ 0,0050	0,0021 $\pm$ 0,0021		
	Índice de esbeltez	0.60 $\pm$ 0.16	0.65 $\pm$ 0.20	0.66 $\pm$ 0.09		

**Tabla 6.2.** Valores (medias  $\pm$  EE) para los parámetros medidos en cada tratamiento de corte y competencia de las dos especies diana (n=4).

Parámetro	F	p
$\log_{10}$ (Biomasa total)	29,98	<0,001
$^4\sqrt{}$ (Flores totales)	177,67	<0,001
$\log_{10}$ (Hojas totales)	308,58	<0,001
Arc sen $^2\sqrt{}$ (Índice de esbeltez)	3,54	0,066
$\log_{10}$ (SLA)	4,47	0,040
$\log_{10}$ (Estolones)	62,95	<0,001

**Tabla 6.3.** Resultados de los ANOVAs para los parámetros medidos en *Dactylis glomerata*, sometida a tratamientos de corte.

Parámetro	Sin cortar	Cortadas
<b>Biomasa total (g)</b>	37,48±0,77	44,69±1,01
<b>Flores totales (g)</b>	0,3499±0,0613	0,0054±0,0001
<b>Hojas totales (g)</b>	4,49±0,29	14,17±1,82
<b>Estolones (g)</b>	7,40±0,4128	4,57±0,12
<b>Índice de esbeltez</b>	0,73±0,02	0,78±0,02
<b>SLA (cm<sup>2</sup>/g)</b>	300,73±9,24	380,01±18,66

**Tabla 6.4.** Valores (medias ± EE) para los parámetros medidos en cada tratamiento de corte de *Dactylis glomerata* (n=25).

por lo que solo se tomó en cuenta el tratamiento de corte en los análisis para esta especie.

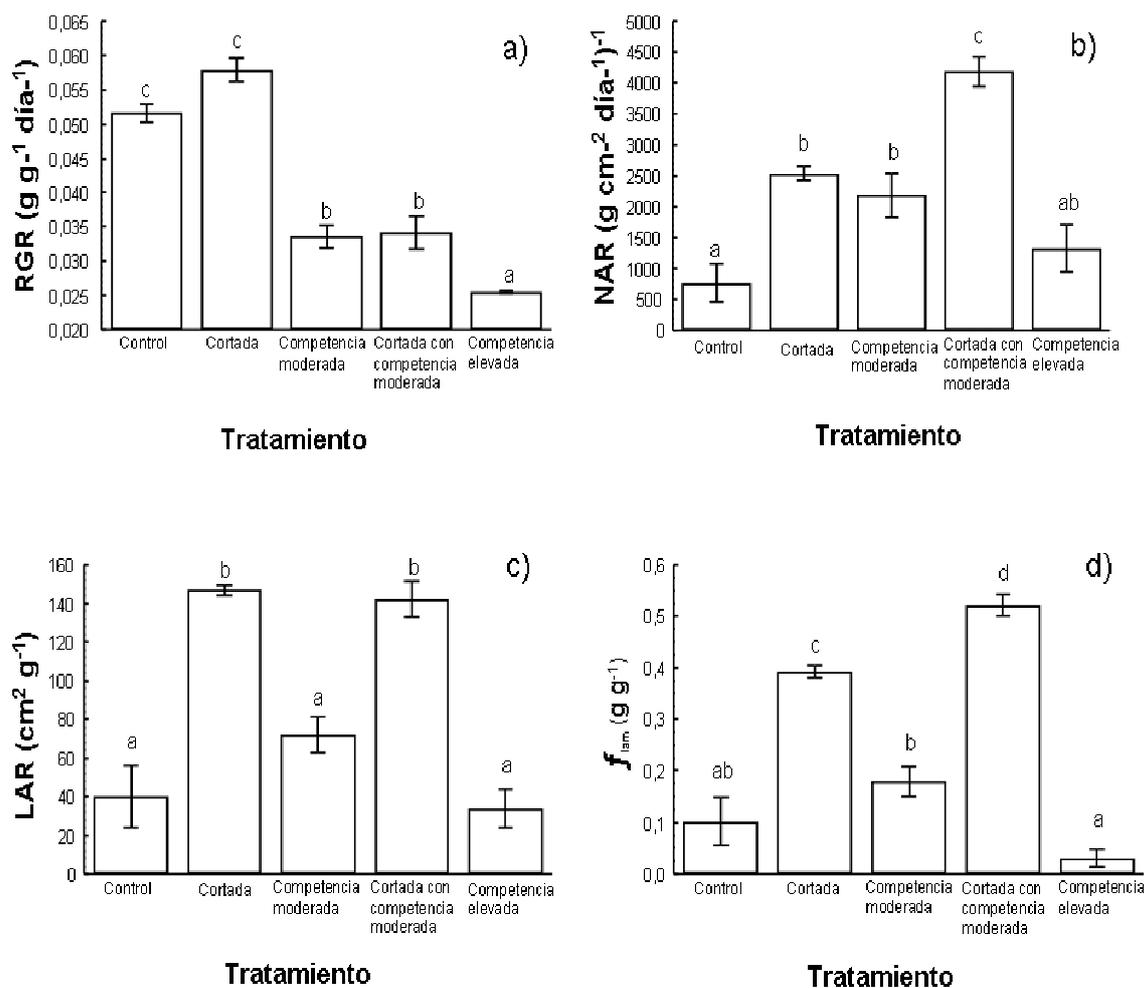
Sorprendentemente fue esta especie la que más positivamente respondió al tratamiento de corte, obteniendo mediante su aplicación mayor producción de biomasa y hojas, y un incremento del SLA respecto a los ejemplares sin cortar (Tablas 6.3 y 6.4). Sin embargo, la producción de flores y la biomasa de los estolones fueron significativamente reducidas por el tratamiento de corte, y el índice de esbeltez no se vio modificado por el mismo (Tablas 6.3 y 6.4).

#### Parámetros obtenidos análisis iterativo del crecimiento

##### *Spergularia purpurea*

Las simulaciones arrojaron resultados significativamente distintos para todos los parámetros de crecimiento entre distintos tratamientos.

*Spergularia purpurea* sufrió una disminución en su RGR causada únicamente por el nivel de competencia (4 g.l.; F=68,33; p<0,001; Fig. 5.4.a; Tabla 6.5). Atendiendo a los parámetros de los que depende el RGR, observamos que el NAR sufre una disminución ante los tratamientos de corte, aunque mucho más acusada en presencia de competencia moderada (4 g.l.; F=19,67; p<0,001; Fig. 6.4.b; Tabla 6.5). El otro parámetro determinante del RGR, el LAR, aumenta significativamente cuando *S. purpurea* es cortada, sin influir la competencia en este parámetro (4 g.l.; F=28,21; p<0,001; Fig. 6.4.c; Tabla 6.5). De esta manera vemos que el corte modifica los parámetros del RGR, compensando la disminución



**Figura 6.4.** Diferencias significativas entre los tratamientos de corte y defoliación para los parámetros obtenidos del análisis iterativo del crecimiento de *Spergularia purpurea*. Los valores representan las medias  $\pm$  EE y las letras sobre las barras, los grupos homogéneos obtenidos del test de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Parámetro	Tratamiento				
	Control	Competencia moderada	Competencia elevada	Cortada	Cortada con competencia moderada
RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )	0,0516 $\pm$ 0,0013	0,0336 $\pm$ 0,0016	0,0256 $\pm$ 0,0002	0,0580 $\pm$ 0,0017	0,0342 $\pm$ 0,0025
NAR ( $\text{g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ )	0,0023 $\pm$ 0,0010	0,0005 $\pm$ 0,0001	0,0011 $\pm$ 0,0004	0,0004 $\pm$ 0,0001	0,0002 $\pm$ 0,0001
LAR ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ )	40,2539 $\pm$ 15,9489	72,1629 $\pm$ 9,1349	33,7609 $\pm$ 9,6677	146,9602 $\pm$ 2,8398	142,2158 $\pm$ 9,3437
$f_{\text{lam}}$ ( $\text{g g}^{-1}$ )	0,1017 $\pm$ 0,0469	0,1793 $\pm$ 0,0289	0,0312 $\pm$ 0,0165	0,3917 $\pm$ 0,0117	0,5218 $\pm$ 0,0212

**Tabla 6.5.** Valores (media  $\pm$  EE) de los parámetros obtenidos mediante el análisis iterativo de crecimiento en cada tratamiento de corte y competencia a los que se sometió *Spergularia purpurea* ( $n=4$ ).

del NAR con el aumento del LAR y, manteniendo de esta forma un RGR constante. Sin embargo, la competencia disminuye el RGR debido a que la disminución causada en el NAR no es compensada por un aumento adecuado en el LAR, aunque esto no afecta a la capacidad de mantener el mismo RGR dentro de un mismo tratamiento de competencia.

Por último, la proporción de nueva biomasa dedicada al aparato foliar se ve incrementada por el tratamiento de corte en los dos niveles de competencia, pero significativamente más en el tratamiento de competencia moderada (4 g.l.;  $F=54,09$ ;  $p<0,001$ ; Figura 6.4.d; Tabla 6.5). Sin embargo, el  $f_{lam}$  disminuye notablemente respecto al resto de tratamientos, en presencia de competencia elevada.

Parámetro	Control	Cortada
RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )	0,0368 $\pm$ 0,0003	0,0417 $\pm$ 0,0006
NAR ( $\text{g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ )	0,0006 $\pm$ 0,0001	0,0003 $\pm$ 0,0001
LAR ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ )	63,2756 $\pm$ 2,9872	163,9062 $\pm$ 5,1597
$f_{lam}$ ( $\text{g g}^{-1}$ )	0,1188 $\pm$ 0,0076	0,5577 $\pm$ 0,0064

**Tabla 6.6.** Valores (media  $\pm$  EE) de los parámetros obtenidos mediante el análisis iterativo de crecimiento en cada tratamiento de corte al que se sometió *Dactylis glomerata* ( $n=25$ ).

### *Dactylis glomerata*

El tratamiento de corte modificó significativamente todos los parámetros de crecimiento de *D. glomerata*. El corte aumentó el RGR (1 g.l.;  $F=55,85$ ;  $p<0,001$ ; Tabla 6.6), gracias a un aumento del LAR (1 g.l.;  $F=284,89$ ;  $p<0,001$ ; Tabla 6.6) y de la proporción de

biomasa nueva dedicada a la fabricación de hojas (1 g.l.;  $F=1964,20$ ;  $p<0,001$ ; Tabla 6.6). Todo ello, a pesar de darse una disminución significativa en el NAR (1 g.l.;  $F=238,73$ ;  $p<0,001$ ; Tabla 6.6).

## DISCUSIÓN

La competencia, al menos por los recursos lumínicos, fue efectiva y acusada por las especies diana. En ambas se dio una disminución de la producción aérea con la presencia de la especie competidora. También el corte tuvo efectos negativos en las especies diana, hasta tal punto que la especie desfavorecida no fue capaz de tolerar la perturbación y murió a lo largo del experimento. *Silene scabriflora* desaparece por completo de la zona más intensamente pastoreada en el Cerro de San Pedro, la dehesa de Moncalvillo (Peco *et al.* 2005), lo que viene a ser resultado muy

posiblemente de su pobre o nula tolerancia a la herbivoría. Además, los resultados de este estudio muestran a *S. scabriflora* también como pésima competidora o tolerante a la competencia, lo cual se refleja notablemente en el Cerro de San Pedro, apareciendo únicamente en rodales entre los espacios libres que deja el cantuesar (*Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*), o donde éste es menos denso.

La combinación de una competencia elevada y el corte en la especie favorecida por el pastoreo también fue crítica. *Spergularia purpurea* vio disminuida su capacidad de tolerar el corte bajo presión competitiva, tanto en términos de producción, como en términos de tasa de crecimiento (RGR). Estos resultados revelan la importancia del efecto de la competencia en el experimento, solventando los problemas de la ausencia del mismo obtenidos por Del-Val y Crawley (2004), al intensificar la presión competitiva con un mayor número de semillas de la especie competidora, y con la germinación y desarrollo de las especies diana conjuntamente con las de la especie competitiva. *Spergularia purpurea* solo fue capaz de tolerar el corte en términos de RGR, manteniendo este a pesar de la pérdida de biomasa foliar, mientras que su producción se vio negativamente afectada. La disminución en la producción contrasta con el mantenimiento de la misma en las especies favorecidas por el pastoreo utilizadas por Del-Val y Crawley (2004). Esto, posiblemente, resulte de la aplicación de tres cortes en vez del único que aplican en su experimento, y que corresponden a una frecuencia que está por encima del umbral de dos cortes establecido por Del-Val y Crawley (2005) para la aparición de los efectos negativos causados por el corte en ocho especies de pastos británicos. Sin embargo, la capacidad de tolerancia al corte parece reflejarse, en el caso de nuestros resultados, en la capacidad de mantener un crecimiento sostenido más que en la capacidad de producir la misma biomasa que en condiciones de ausencia de corte. Esto denota y afianza la idea de que la definición precisa de tolerancia o compensación frente al corte es fundamental para descubrir qué procesos de adaptación y selección ecológica están operando en cada situación. En nuestro caso, la capacidad de tolerancia al corte, reflejada en el crecimiento de *S. purpurea*, quedaría oculta si solo atendiéramos a su producción. Aún así, la capacidad de compensación del material perdido mediante el mantenimiento del RGR, en ocasiones, puede verse reflejado en la biomasa final (Anten, Martínez-Ramos y Ackerly 2003).

No hubo, como esperábamos, una reversión de las relaciones competitivas entre la especie favorecida por el pastoreo y la especie competidora, debidas a la su-

puesta capacidad de tolerancia superior de la primera respecto de la segunda. En cambio, sí se obtuvo una liberación de la presión competitiva sobre la especie favorecida mediante corte de la especie competidora, pudiendo aquella aumentar su RGR y su producción. Se han obtenido efectos positivos en campo en el crecimiento del trigo (Noy-Meir y Briske 2002) y en la productividad de gramíneas (Alhamad y Alrababah 2008), derivados de la liberación de la presión competitiva por el corte de las ejemplares cercanos. Sin embargo, Midoko-Iponga y colaboradores (2005) establecen que esto puede depender de la posición en la jerarquía competitiva, pudiendo llegar la herbivoría a no modificar la capacidad competitiva.

La disminución de la presión competitiva no supuso una ventaja mayor de la especie favorecida por el pastoreo sobre la especie competitiva y, en el caso de verse también cortada, solo fue capaz de mantener su RGR, lo cual no fue suficiente para compensar las pérdidas de biomasa por encima de la especie competitiva, aún dedicando un mayor esfuerzo y recursos al aparato foliar. Tanto el tratamiento de corte como el de competencia redujeron notablemente el NAR, sugiriendo una reducción de la capacidad de adquisición de recursos lumínicos, bien por la sombra ejercida por la especie competidora, bien por una reducción de la cantidad de aparato fotosintético que pudiera recolectarlos (van Staalduinen y Anten 2005). Esta disminución del NAR fue tan crítica que, a pesar de que *S. purpurea* redireccionó gran parte de sus recursos hacia el aparato foliar ( $f_{lam}$ ) al ser cortada, consiguiendo aumentar notablemente su LAR, no fue capaz más que de mantener su RGR, ya muy negativamente afectado en condiciones de competencia, en comparación con los ejemplares que se desarrollaron solos. La competencia se revela así como un factor mucho más determinante que el corte en las capacidades de crecimiento de *S. purpurea*. No parece que sea la capacidad de tolerancia a la defoliación el factor clave que pueda explicar el carácter de favorecida por el pastoreo de *S. purpurea*.

Sorprendentemente, la especie competidora, la cual, además, se comporta como desfavorecida por el pastoreo, mostró una capacidad de tolerancia al corte mucho mayor que cualquiera de las especies diana, llegando, incluso, a tener una producción de biomasa aérea mayor cuando se le aplicó este tratamiento. *Dactylis glomerata* es una gramínea perenne con una elevada capacidad de rebrote desde sus estolones. Las dos especies diana utilizadas son anuales y no poseen ninguna estructura de almacenamiento y movilización de recursos. Sin embargo, *D. glomerata* desaparece casi por completo de la dehesa de Moncalvillo. Además, se ha encon-

trado que, en campo, la defoliación afecta negativamente a la cobertura de *D. glomerata* (Bonanomi, Caporaso y Allegranza 2006). La capacidad de competencia de *D. glomerata* es de tal modo elevada que es capaz de afectar negativamente a plántulas de especies arbóreas, sobre todo en condiciones de alta disponibilidad de N (Bloor, Barthes y Leadley 2008). Nuestros resultados sugieren que *D. glomerata* ve reducida su presencia en los pastos, no por una menor tolerancia al pastoreo, sino por razones de dispersión y colonización. Resultando una especie perenne cabría pensar que la extensión por medios de crecimiento vegetativo tendría una importancia determinante en su dominancia, pero la reducción del peso en los estolones y en las espigas causada por el corte contradicen dicho supuesto. Mientras que un solo individuo es capaz de sobrevivir a los episodios de corte con una buena compensación en el crecimiento y en la producción, y de competir efectivamente con el resto de especies, su capacidad de colonización se ve reducida por la disminución de sus posibilidades de reproducción sexual y posterior dispersión. Su capacidad de expansión vegetativa se verá progresivamente disminuida ante sucesivos episodios de corte que reducirán la capacidad de rebrote de sus estolones.

En resumen, se ha constatado que el carácter de desfavorecida por el pastoreo de *S. scabriflora* se debe principalmente a su intolerancia a la defoliación, agravándose en una situación de excesiva competencia. Sin embargo, hemos de desechar la idea de que el pastoreo modifica las relaciones interespecíficas de competencia de *S. purpurea* respecto a *D. glomerata*. Sin embargo, la capacidad competitiva de *D. glomerata* podría verse afectada en condiciones distintas de las sufridas en el invernadero. Futuros experimentos que tuviesen en cuenta estos factores de estrés en el medio mediterráneo podrían arrojar como resultado una menor capacidad competitiva de *D. glomerata* y un cambio en las relaciones competitivas con *S. purpurea*.

## REFERENCIAS

- Alhamad, M.N. & Alrababah, M.A. 2008. Defoliation and competition effects in a productivity gradient for a semiarid Mediterranean annual grassland community. *Basic and Applied Ecology* 9: 224-232.
- Anderson, V.J. & Briske, D.D. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5: 1014-1024.
- Anten, N.P.R. & Ackerly, D.D. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Functional Ecology* 15: 804-811.
- Anten, N.P.R., Martinez-Ramos, M., & Ackerly, D.D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84: 2905-2918.
- Bloor, J.M.G., Barthes, L., & Leadley, P.W. 2008. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and N on tree-grass interactions: an experimental test using *Fraxinus excelsior* and *Dactylis glomerata*. *Functional Ecology* 22: 537-546.
- Bonanomi, G., Caporaso, S., & Allegrezza, M. 2006. Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 30: 419-425.
- Del-Val, E. & Crawley, M.J. 2004. Interspecific competition and tolerance to defoliation in fourgrassland species. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 82: 871-877.
- Del-Val, E.K. & Crawley, M.J. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight british grassland species. *Journal of Ecology* 93: 1005-1016.
- Dyer, M.I., Acra, M.A., Wang, G.M., Coleman, D.C., Freckman, D.W., Mcnaughton, S.J., & Strain, B.R. 1991. Source-sink carbon relations in 2 *Panicum coloratum* ecotypes in response to herbivory. *Ecology* 72: 1472-1483.
- Green, R.A. & Detling, J.K. 2000. Defoliation-induced enhancement of total above-ground nitrogen yield of grasses. *Oikos* 91: 280-284.
- Grime, J.P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd Ed. John Wiley and Sons. EEUU.
- Harms, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Hochwender, C.G., Marquis, R.J., & Stowe, K.A. 2000. The potential for and constraints on the evolution of compensatory ability in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 122: 361-370.
- Huntly, N. 1991. *Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems*. An-

- nual Review of Ecology and Systematics 22: 477-503.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., & Buttler, A. 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15: 143-150.
- Leimu, R. & Koricheva, J. 2006. A meta-analysis of trade-offs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9.
- Mauricio, R., Bowers, M.D., & Bazzaz, F.A. 1993. Pattern of leaf damage affects fitness of the annual plant *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Ecology* 74: 2066-2071.
- Mcintyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation. Towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- Mcnaughton, S.J. 1992. Laboratory-simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology* 73: 170-182.
- Midoko-Iponga, D., Krug, C.B., & Milton, S.J. 2005. Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: implications for restoration of Renosterveld shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16: 685-692.
- Noy-Meir, I. & Briske, D.D. 2002. Response of wild wheat populations to grazing in Mediterranean grasslands: the relative influence of defoliation, competition, mulch and genotype. *Journal of Applied Ecology* 39: 259-278.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Peco, B., De Pablos, I., Traba, J., & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Van Staalduinen, M.A. & Anten, N.P.R. 2005. Differences in the compensatory growth of two co-occurring grass species in relation to water availability. *Oecologia* 146: 190-199.
- Varnamkhasti, A.S., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., & Goetz, H. 1995. Production and rain use efficiency in short-grass steppe: grazing history, defoliation and water resource. *Journal of Vegetation Science* 6: 787-796.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38: 897-909.
- Vila, M. and Sardans, J. Plant competition in mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 281-294.

# Capítulo 7

## Resumen y conclusiones generales

Los sistemas de pastos resultan de una compleja interacción entre los herbívoros que consumen la vegetación y la respuesta de las plantas a sus distintos efectos. No solo el consumo de tejido vegetal, sino también el pisoteo, la deposición de heces y orina, y la dispersión de semillas son mecanismos modeladores de las comunidades vegetales. Paralelos a estas actividades del ganado corren los distintos cambios en el medio físico generados por las mismas a los que tienen que hacer frente las plantas: aumento de la cantidad de luz, modificaciones en las propiedades del suelo, etc. El resultado, fruto de todo ello más las condiciones climáticas, la historia de uso y el capital genético locales, lleva a comportamientos diferentes de las comunidades vegetales y a cambios en las jerarquías de las especies que las componen.

En esta tesis se han intentado identificar las respuestas de la vegetación a cada efecto aislado producido por la actividad del ganado, simulando cada una de dichas actividades en varias parcelas de un matorral mediterráneo abandonado. Posteriormente, se han tratado de estudiar, en varias especies mediterráneas de categoría favorecida/desfavorecida conocida, los mecanismos concretos de respuesta a la defoliación en la fase de regeneración y de establecimiento de las plantas. En primer lugar, se han estudiado los efectos sobre la germinación de los cambios en el ambiente lumínico a nivel del suelo, uno de los efectos indirectos que ejercen los herbívoros sobre la vegetación. En segundo lugar, se han analizado en detalle los efectos de la defoliación sobre el crecimiento y la asignación de recursos, y la influencia de la disponibilidad hídrica, la disponibilidad de nutrientes y la competencia en dichas respuestas.

### **Las respuestas de la vegetación a las actividades del ganado**

Los distintos efectos que ejerce el ganado sobre la vegetación modificaron notablemente tanto las condiciones lumínicas como la composición en especies, pero no así las condiciones de compactación ni humedad del suelo. Las composiciones específicas de comunidades sujetas a los efectos perturbadores del pisoteo y la defoliación, y sus distintas combinaciones, convergieron con el tiempo, mientras que el efecto de la adición de heces fue débil y la composición florística de la vegetación bajo este tratamiento no se diferenció sustancialmente de la del pastizal abandonado. Los cambios en la riqueza de especies solo empezaron a aparecer al segundo

año de tratamientos, siendo la defoliación el único tratamiento que incrementó este parámetro.

El principal efecto sobre la vegetación del pisoteo y la defoliación fue la desaparición del cantueso. Así, el cantuesar resultó ser un sistema poco estable y de fácil control en el supuesto de revertirlo a pasto. Posiblemente fue la disminución de la cobertura de cantueso la que determinó el aumento de radiación incidente a nivel del suelo y el aumento de frecuencias de las especies favorecidas por el pastoreo que más diferenciaron a los tratamientos de defoliación y pisoteo: *Hypochoeris glabra* y las especies del género *Vulpia*. Sin embargo, fue *Tuberaria guttata*, especie indiferente al pastoreo, la que más aumentó su frecuencia en estos tratamientos, revelándose como especie pionera en la colonización de claros.

No apareció un patrón claro de segregación de especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo en los grupos de especies que disminuyeron y el de especies que aumentaron su frecuencia en los tratamientos de defoliación y pisoteo, aunque los cuatro años que duró el experimento pudieran ser pocos para detectar cambios tan notables en la vegetación.

### **La respuesta de las semillas a la modificación del ambiente lumínico**

El pastoreo selecciona positivamente especies cuyas semillas son dependientes de la calidad de la luz (proporción rojo:rojo lejano R:FR), inhibiendo las especies favorecidas su germinación en condiciones de bajo R:FR, y no modificándola las especies desfavorecidas. Es este un mecanismo importante, puesto que uno de los principales efectos indirectos ejercidos por los herbívoros es precisamente la apertura de claros en la vegetación y sus consiguientes cambios en el ambiente lumínico. Si bien, los resultados al respecto de esta tesis, explican mejor la desaparición de especies favorecidas por el pastoreo con el abandono del uso ganadero, que su ventaja en los pastos por este mecanismo.

Por otro lado, se comprobó la prevalencia de una respuesta de la germinación a la alta irradiancia (HIR), independientemente de la categoría de respuesta al pastoreo. Todas las especies utilizadas en el experimento del capítulo 3 inhibieron su germinación en el tratamiento de mayor intensidad lumínica (PAR). Parece que este mecanismo de inhibición de la germinación es una característica general de las especies mediterráneas que estaría facilitando el evitar la germinación en condiciones

desfavorables de elevadas temperaturas y poca disponibilidad hídrica, típicas del verano mediterráneo, justo después de la liberación de semillas. No obstante, los valores de PAR aplicados en los tratamientos son muy inferiores a los hallados en campo, aunque las diferencias resultaron significativas.

La velocidad de germinación parece ser otra característica de las semillas que diferencia a las de las especies favorecidas y desfavorecidas por el pastoreo, y que también se ve influida de forma diferencial en cada categoría por la calidad de la luz. Las especies favorecidas mostraron velocidades mayores que las desfavorecidas, y mayores aún en condiciones de bajo R:FR. Este comportamiento podría ser el resultado, una vez más, de la selección de especies con buena capacidad de implantación en espacios abiertos, libres de una competencia excesiva.

### **Crecimiento y asignación de recursos en respuesta a la defoliación**

Los resultados de los estudios de defoliación han evidenciado que los mecanismos de tolerancia no parecen ser los que determinan la categorización en especies favorecidas o desfavorecidas por el pastoreo en estas comunidades mediterráneas. Mediante un único episodio de corte no aparecieron diferencias entre las respuestas de especies favorecidas y desfavorecidas, resultando únicamente un efecto negativo en todas ellas en condiciones favorables de disponibilidad hídrica. *Poa bulbosa*, gramínea perenne muy abundante en los majadales de la dehesa de Moncalvillo, solo consiguió compensar parcialmente la pérdida de biomasa en condiciones favorables de disponibilidad de nutrientes. Y, finalmente, *Spergularia purpurea*, especie favorecida por el pastoreo, no fue capaz de compensar el tejido perdido de forma que rebasase la competencia ejercida por *Dactylis glomerata*, especie desfavorecida por el pastoreo y con un alto potencial de competencia. Por tanto, no parece que una mayor tolerancia a la defoliación sea un rasgo diferenciador entre estas dos categorías en estos pastos mediterráneos. Sin embargo, sí que se obtuvo evidencia, en todos los casos, de que los factores físicos que rodean a las plantas determinan su capacidad de tolerancia a la defoliación: las condiciones favorables de disponibilidad hídrica disminuyen la capacidad de tolerancia, así como las desfavorables de nutrientes y competencia.

Por otro lado, se ha puesto de relieve que, mientras que la producción de biomasa como estimación del grado de compensación entre plantas no sometidas a

corte y plantas sometidas a él puede no reflejar una adaptación, el estudio de la tasa de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes (asimilación neta por unidad de área foliar, NAR; proporción de área foliar, LAR) ofrece información sobre la existencia de mecanismos de adaptación a la defoliación. Así, en el capítulo 5, se pudo comprobar que, aunque *Poa bulbosa* solo compensaba parcialmente la pérdida de tejido, esto le suponía incrementar su RGR por encima del que hubiera tenido una planta sin mecanismos de compensación. Y, en el capítulo 6, *Spergularia purpurea*, fue capaz de mantener su RGR, a pesar de la pérdida de tejido. Posiblemente, empleando la misma metodología, se podrían haber detectado diferencias en los mecanismos de compensación de las especies empleadas en el capítulo 4, más aún, considerando la falta de diferencias significativas en la productividad entre las plantas cortadas y no cortadas, lo que denota mecanismos de compensación subyacentes.

Los resultados en los que las especies empleadas fueron capaces de tolerar el daño, arrojaron, como principal mecanismo para lograrlo, un aumento en los recursos destinados al aparato foliar. Tanto *Poa bulbosa* (capítulo 5), como *Spergularia purpurea* y *Dactylis glomerata* (capítulo 6), mantuvieron o aumentaron su RGR cuando sufrían episodios de corte gracias al aumento de la cantidad de nueva biomasa dedicada a la producción de hojas. Una posible diferenciación en la capacidad para tolerar a la defoliación entre las especies favorecidas y desfavorecidas es precisamente esta mayor inversión en hojas y los valores mayores del SLA de las primeras que se pudieron comprobar en el experimento descrito en el capítulo 4.

# **ADDENDUM**

## **FE DE ERRATAS**

**Página 25.** El punto 3.5., “Cambios en la disponibilidad de recursos.”, debería ser el punto 3.4.

**Página 26.** El punto 3.6., “Cambios en las relaciones interespecíficas”, debería ser el punto 3.5.

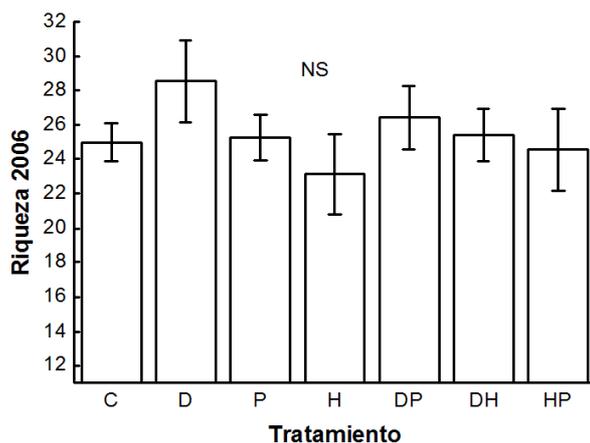
**Página 49. Tabla 2.2.** En la tabla reflejada en el texto falta el análisis de noviembre de 2006. La tabla correcta debería ser la siguiente:

<b>Fecha</b>	<b>Fuente de error</b>			
	<b>Bloque (6 g.l.)</b>		<b>Tratamiento (6 g.l.)</b>	
	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Octubre 2005	5.97	<b>&lt;0.001</b>	1.75	0.137
Diciembre 2005	7.89	<b>&lt;0.001</b>	4.33	<b>0.002</b>
Febrero 2006	9.05	<b>&lt;0.001</b>	5.20	<b>&lt;0.001</b>
Marzo 2006	6.63	<b>&lt;0.001</b>	5.24	<b>&lt;0.001</b>
Mayo 2006	3.27	<b>0.011</b>	1.36	0.257
Noviembre 2006	4.27	<b>0.002</b>	2.31	0.055
Febrero 2007	28.97	<b>&lt;0.001</b>	4.50	<b>0.002</b>
Marzo 2007	2.81	<b>0.024</b>	4.90	<b>0.001</b>
Junio 2007	3.03	<b>0.017</b>	1.20	0.327

**Tabla 2.2.** Resultados de los ANOVAs de bloques completos aleatorios para cada fecha de medida de la proporción de R:FR en parcelas con tratamientos de defoliación, pisoteo y

Además, debería anotarse en el texto que, por error, en noviembre de 2006, no se obtuvieron los valores para una parcela Control

**Página 54. Figura 2.10.b)** La figura es la misma que la a) (2005). La figura correspondiente 2006 debería ser la siguiente:



**Página 92. Tabla 4.2.** El valor de F para el efecto del corte sobre la proporción de hojas aparece en negrita, como si fuera significativo ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, no es así, puesto que el valor de p de ese efecto es de 0.076. Por tanto, la tabla quedaría de la siguiente forma:

Fuente de error	g.l.	Biomasa total	Proporción de hojas	Proporción raíces:biomasa aérea	SLA
Especie (Categoría)	9	***50,00	***22,04	***56,11	***34,45
Categoría	1	***269,00	***67,20	***346,74	***24,13
Corte	1	***24,99	3,19	***52,59	***15,74
Riego	1	**7,29	***13,36	***42,20	1,26
EspeciexCorte (Categoría)	9	*2,03	*2,40	***4,35	*2,50
EspeciexRiego (Categoría)	9	***6,16	***3,37	***3,55	0,97
CategoríaxCorte	1	0,25	3,02	3,67	0,15
CategoríaxRiego	1	0,24	3,46	3,79	0,27
CortexRiego	1	***16,48	2,20	2,42	0,09
EspeciexCortexRiego (Categoría)	9	1,55	0,80	0,67	1,13
CategoríaxCortexRiego	1	0,05	0,04	0,93	2,21

**Página 94.** En el primer párrafo bajo el epígrafe “Proporción de flores”, *Agrostis castellana* debería consignarse en itálica: *Agrostis castellana*.

**Página 112. Tabla 5.1.** En la tabla no aparecen los resultados para la concentración de fósforo en los bulbos, de tal forma que la tabla debiera quedar así:

	Clipping*Fertilization	Clipping	Fertilization
RGR	n.s.	***	***
NAR	n.s.	(p=.055)	***
LAR	n.s.	**	***
SLA	n.s.	n.S.	***
$f_{lam}$	n.s.	**	***
Total mass	*	***	***
Leaf mass	n.s.	***	***
Bulb mass	**	***	***
Root mass	n.s.	*	*
Productivity	n.s.	***	***
Leaf productivity	**	n.S.	***
N-conc leaves	n.s.	***	***
N-conc root	n.s.	n.S.	***
N-conc bulbs	n.s.	*	***
P-conc leaves	n.s.	**	***
P-conc root	n.s.	n.S.	***
P-conc bulbs	n.s.	***	***