

SABANAS MEDITERRANEAS: MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES

MEDITERRANEAN SAVANNAS: STATE AND TRANSITIONS MODELS.

Rocío Fernández Alés y María José Leiva.

*Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla,
Apdo. 1095. 41080, Sevilla, España. E-mail: rocio@cica.es*

RESUMEN

Se presentan dos modelos de estados y transiciones: uno para la vegetación mediterránea, otro para el pastizal como sotobosque de la sabana. En el primero se reconocen cuatro estados: monte, sabana, matorral y pasto. El monte, dominado por árboles perennifolios esclerófilos, puede pasar a cualquiera de los otros tres estados, por pastoreo, quema o tala; la sabana, con un estrato arbóreo abierto y un sotobosque herbáceo, puede pasar a pasto por tala, o a matorral, al abandonarse su uso. La transición de ésta a pasto puede producirse por corte, quema o desbroce, pero vuelve a re – establecerse en corto tiempo. El pasto se mantiene por pastoreo y revierte a los otros estados cuando es abandonado. El medio físico, sin embargo (fertilidad y agua), también juega un papel importante en el control de las transiciones. En el modelo del pastizal se reconocen cuatro estados: Majadal, herbazal, barbecho y pastizal nitrófilo, con sus respectivas transiciones, reguladas por roturación, sucesión sin pastoreo o sobrepastoreo.

Palabras clave: modelo, mediterráneo, pastoreo, quema, tala, sabana.

ABSTRACT

Two models of states and transitions are presented: the first, for the mediterranean vegetation and the second, for the grassland as the savanna understory. In the first, four states are recognized: monte, savanna, scrub and grassland. The “monte”, with an evergreen sclerophilous trees as dominants, may become any of the other three states by grazing, burning or cutting; the savanna, with an open tree layer and an herbaceous understory, may become grassland by cutting or scrub after abandon. The transition from savanna to grassland is a consequence of cutting, burning or tilling, but this transition is quickly reversed. Grazing maintains the grassland but when abandoned, it reverses to the other states. The physical environment, however, (soil fertility and water) also plays an important role controlling these transitions. Four states are recognized in the grassland model: Majadal, herbazal, fallow, nitrophilous grassland, with their respectives transitions, controlled by tilling, ungrazed succession or overgrazing.

Key words: model, mediterranean, grazing, burning, cutting and savanna.

INTRODUCCIÓN

Sarmiento (1984) define las sabanas como “Ecosistemas tropicales o subtropicales dominados por una cobertura herbácea de gramínoideas (gramíneas y ciperáceas) de más de 30 cm de altura en el periodo de máxima actividad, que muestran

una fuerte estacionalidad en su desarrollo, con periodos de baja actividad ligados al estrés hídrico. La sabana puede incluir especies leñosas (matorrales, árboles, palmas), que nunca forman una cobertura continua, como ocurre con las hierbas”. En algunas zonas mediterráneas (España, Portugal, Cerdeña, Apulia, California, Chile) se

pueden encontrar formaciones vegetales con apariencia de sabanas, con árboles dispersos y un sotobosque herbáceo continuo que puede tener pequeños matorrales. No se pueden considerar sabanas verdaderas, pues no cumplen algunos de los requisitos de la definición de Sarmiento, como el climático o la dominancia de gramínoideas en el pasto. Pero comparten una notable semejanza estructural y están sometidas también a una fuerte estacionalidad ligada al estrés hídrico. Por ello denominaremos a estos ecosistemas sabanas mediterráneas.

La principal diferencia entre las sabanas verdaderas y las mediterráneas se relaciona con los factores que determinan la estructura de la vegetación. Las primeras están mantenidas fundamentalmente por factores “naturales”: clima, fuego, estrés nutricional (Solbrig *et al.* 1996), mientras que las segundas son una creación antrópica a partir del bosque mediterráneo y se mantienen por pastoreo con ganado doméstico. Si el uso se abandona, evolucionan de nuevo hacia bosque.

Estas formaciones ocupan una extensión notable en el SW de la Península Ibérica (alrededor de 2-2.500.000 ha, Blanco *et al.* 1997) y en la actualidad se las conoce por dehesas en España y montados en Portugal. No usaremos el término dehesa porque es ambiguo. Dehesa se ha llamado recientemente a esta formación vegetal, pero dehesa es un término muy antiguo (S. X, Corominas 1987) que hace referencia a terrenos de uso privativo (por un particular, comunidad, corporación) dedicados al pastoreo o cultivo (dehesas de pasto y labor, Caxa de Leruela 1630) y que no tiene por qué ser una sabana. De hecho, hay dehesas, como las que constituyen actualmente las arenas estabilizadas del Parque Nacional de Doñana, en las que las sabanas han sido siempre muy poco abundantes (Granados *et al.* 1987).

Las sabanas mediterráneas alternan en el paisaje con manchas de matorral, bosques y

cultivos formando un mosaico. Las manchas de bosque y matorral ocupan las zonas más pendientes, los cultivos las zonas más llanas con suelos más profundos y las sabanas las áreas con pendientes medias (0-15%), onduladas y poco aptas para el cultivo. Tienen un uso fundamentalmente ganadero, aunque en muchas zonas se han cultivado de cereal de forma rotacional en turnos largos (5-7 años), utilizándose el barbecho para pastoreo.

EL MODELO DE SUCESIÓN CLÁSICO

El modelo establecido para la vegetación mediterránea (Rivas y Rivas 1963, Tomaselli 1981), considera cuatro etapas sucesionales. El bosque o monte alto es la etapa clímax y en ella dominan especies arbóreas. Por destrucción del bosque se llega a la siguiente etapa, el monte bajo o maquis, donde las especies de la etapa clímax siguen siendo dominantes, pero sin porte arbóreo. Una mayor regresión lleva a la garriga, jaral o tomillar, donde las especies de la etapa clímax están ausentes y dominan leñosas que nunca alcanzan porte arbóreo. La etapa pionera es el pastizal, dominado por especies herbáceas. Las perturbaciones humanas, como tala, fuego, roturación o pastoreo son las causantes de la regresión. El abandono daría lugar a una sucesión que llevaría de nuevo al bosque. Los factores del medio no juegan ningún papel en este proceso (Le Houerou 1981), tan solo producen cambios en la composición florística dentro de cada etapa sucesional.

Este modelo presenta algunas deficiencias. La primera es la dificultad de incluir las sabanas en el modelo, ya que en ellas se combinan elementos climáticos (árboles), junto con elementos de la etapa pionera (herbáceas). La segunda es que considera las perturbaciones humanas de forma genérica como causantes de la regresión, y no plantea si diferentes tipos de perturbación pueden dar lugar a diferentes transiciones.

Los modelos de estados y transiciones se han

desarrollado para evitar las deficiencias de los modelos clásicos de sucesión (Westoby *et al.* 1989). Consideran estados discretos y transiciones entre estados, que no tienen porqué ser graduales o reversibles y que pueden estar causados o controlados por distintos eventos. Incorporan las ideas básicas desarrolladas en la sucesión, pero también tienen en cuenta que otros factores, como la historia o el ambiente, pueden determinar hacia donde van los cambios y a que velocidad se producen. También permiten formalizar, de manera precisa, los factores que pueden dar lugar a cambios y establecer hipótesis que pueden ser evaluadas de forma experimental.

MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES

Hemos elaborado dos modelos. El primero comprende los distintos estados que puede tomar la vegetación mediterránea, siendo la sabana un estado mas del sistema que puede sufrir transiciones hacia otros estados (bosque, matorral y pasto). El segundo se restringe al sotobosque de la sabana, el pasto, en el que se pueden definir diferentes estados y transiciones en función del uso y las características del medio.

Modelo 1. La vegetación mediterránea.

Se consideran 4 estados (Figura 1): monte, sabana, matorral y pasto. Cada estado viene determinado por el predominio de especies con diferentes características morfofuncionales

1. Árboles. Plantas leñosas que potencialmente pueden ser árboles, aunque en muchas ocasiones puedan aparecer en forma de matorral. Comprende una gran diversidad de taxones, muchos de ellos uniespecíficos, que estaban en la región antes de la aparición del clima mediterráneo (una relación de los taxones que forman este grupo se puede encontrar en Herrera

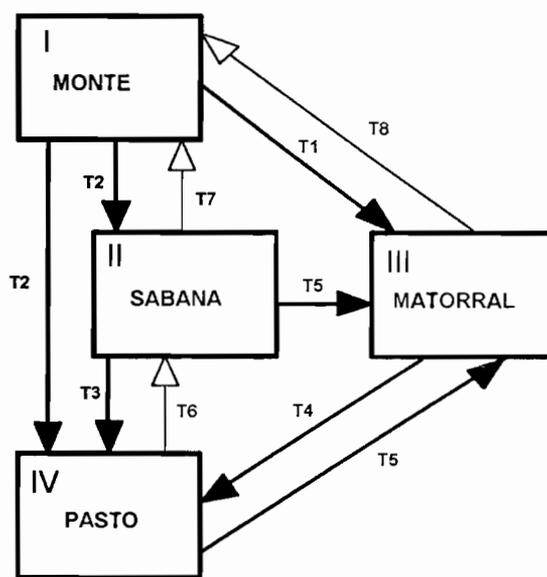


Figura 1. Modelo de estados y transiciones en la vegetación mediterránea del SW de España

1992). Son plantas de crecimiento lento que comienzan a fructificar a los 40-80 años (Barbero *et al.* 1990) y que producen semillas de gran tamaño (1-697 mg, Herrera 1987) y de corta vida (1 año) que se dispersan por animales y que no forman bancos de semillas.

Desarrollan sistemas radicales profundos que les permite obtener agua durante la estación seca, de tal manera que pueden hacer fotosíntesis durante esta época del año y mantener el máximo anual de área foliar (Fernández Ales *et al.* 1997a). Ante una perturbación rebrotan a partir de los órganos subterráneos o cepas. Se pueden distinguir dos subgrupos, atendiendo a las características de sus hojas: perennifolias (*Quercus*, *Olea*, *Arbutus*, *Phillyrea*) y caducifolias de invierno (*Quercus*, *fraxinus*). Las perennifolias, que son dominantes, tienen características de especies resistentes al estrés: hojas esclerófilas que duran normalmente entre 1 y 2 años y que se caracterizan por su gran capacidad de regulación estomática, alto peso

específico y alto contenido en elementos estructurales y bajo en nutrientes (Terradas 1991). Las especies caducifolias tienen hojas de peso específico mucho menor, siendo también mucho más ricas en nutrientes. Tienen menor capacidad de rebrote que las perennifolias (Barbero *et al.* 1990). Algunas de estas especies caducifolias, como *Quercus pubescens*, son tan capaces como las perennifolias (*Q. ilex*) de resistir prolongados períodos de sequía (Damesin 1996).

2. Matorrales. Plantas leñosas que no pueden alcanzar porte arbóreo y que mantienen una estructura de matorral. Son de origen reciente, del cuaternario, evolucionadas en clima mediterráneo (Una relación de los taxones que forman este grupo se puede encontrar en Herrera 1992). Tienen unas características morfofuncionales muy diferentes a las de la arboleda (Terradas 1991). Son de vida más corta (30-60 años) y reproducción más temprana (3-4 años) que los árboles. Son perennifolias, con una diversidad foliar muy alta, desde áfilas (*Retama*, *Cytisus*), espinosas (*Ulex*, *Genista*), aciculares (*Rosmarinus*, *Lavandula*, *Halimium*, *Erica*) o planifolias (*Cistus*). Desarrollan dos tipos de hojas, unas más grandes en la estación húmeda (dolicoblastos) y otras más pequeñas en la seca (braquiblastos). Son mucho más variables a lo largo del año. Tienen tasas fotosintéticas más altas que las esclerófilas cuando hay agua, y menores en la época seca, donde alcanzan potenciales hídricos mucho más bajos que las esclerófilas por tener raíces mucho más superficiales. La transpiración varía más a lo largo del año. Retranslocan muchos nutrientes cuando pierden las hojas, más que las esclerófilas. Tienen semillas pequeñas (menos de 1 mg) y suelen formar bancos permanentes. Ante una perturbación o bien rebrotan (*Erica* spp.) o germinan a partir del banco (*Cistus* spp) o ambas cosas (Ojeda *et al.* 1996; Terradas 1996). O no se dispersan o las dispersan de forma involuntaria los ramoneadores (Malo y Suárez 1996).

3. Herbáceas. Mayoritariamente anuales de invierno. que germinan tras las primeras lluvias otoñales y mueren cuando cesan las lluvias, al final de la primavera, pasando la estación seca como semillas en el suelo. Comprende un número muy elevado de especies, la mayor parte de tres familias, Poaceae, Fabaceae y Asteraceae. El 50% de las especies son de origen mediterráneo y el resto de origen europeo o de amplia distribución (Rico 1992). A pesar de ser anuales, no pueden considerarse como ruderales, pues carecen de bancos permanentes de semillas, producen pocas semillas por individuo y muestran una tasa de supervivencia pre-reproductiva muy alta (Fernández Ales *et al.* 1991a). También hay herbáceas perennes que solo son frecuentes en las zonas más húmedas (Rivas y Rivas 1963). Gramíneas y compuestas son las familias más frecuentes, no existiendo leguminosas con esta forma de vida.

Estados

I. Monte. Agrupa dos estados del modelo clásico de sucesión, el bosque o monte alto y el maquis o monte bajo. Se han unificado en un solo estado porque en ambos dominan especies con las mismas características morfofuncionales, aunque puedan presentarse con diferente estructura. Se caracteriza por la dominancia de especies arbóreas perennifolias y esclerófilas (*Quercus*, *Olea*, *Arbutus*, *Phillyrea*). Las caducifolias son muy poco frecuentes y normalmente se asocian a las zonas más húmedas (mayor precipitación, laderas N, fondos de valle). Las evidencias palinológicas muestran que las caducifolias fueron mucho más abundantes en el pasado (Barbero *et al.* 1990), y que el uso humano ha favorecido la dominancia de perennifolias esclerófilas, más resistentes a las perturbaciones (tala, fuego), por tener una mejor capacidad de rebrote.

Apenas existen estudios en los que se haya cuantificado la riqueza de especies en esta

formación. Los pocos existentes muestran que ésta puede ser tan elevada como en otros estados considerados tradicionalmente como muy diversos (sabanas y pastizales). Así, Marañón (1997) ha estimado que los bosques de Alcornocues (*Quercus suber*) y Quejigos (*Q. canariensis*) del Sur de España alcanzan las 119 spp vegetales 0,1 ha⁻¹, incluidos 9 musgos y 14 líquenes (Tabla 1). La diversidad suele ser baja, debido a la fuerte dominancia de una sola especie, normalmente del genero *Quercus* (*Q. ilex*, *Q. suber*, *Q. faginea*). Así, en los bosques catalanes de encinas, la biomasa de *Q. ilex* representa mas del 80% de la biomasa total (Lledó *et al.* 1992). La diversidad funcional es baja, debido a la fuerte dominancia de árboles esclerófilos y la baja frecuencia de otras formas de vida, como árboles caducifolios, matorral y pasto. Así, en el encinar de Prades (Cataluña) la biomasa de matorral representa solo el 7,1 % de la biomasa

aérea total, y las herbáceas solamente el 0,8 % (Lledó *et al.* 1992).

Es el estado con mas biomasa (Tabla 1), la aérea oscila entre 100 y 350 t ha⁻¹ dependiendo de su madurez. Las mayores diferencias se encuentran en la biomasa de madera, ya que las hojas varían poco y representan una fracción muy minoritaria de la biomasa. Se ha estimado que la biomasa subterránea oscila del 30-60% de la biomasa aérea (Terradas 1996). La producción aérea oscila alrededor de las 5-10 t ha⁻¹ año⁻¹, de las que la mayor parte es producción de madera (Lledó *et al.* 1992). La producción de renuevos (hojas, flores, frutos y ramitas) varía mucho, fundamentalmente en función de la producción de frutos, que puede ser muy variable.

Es el estado que posee un suelo con mayor contenido en materia orgánica, nutrientes y bases a la vez Tabla 2, por lo que resulta ser el más fértil

Tabla 1. Riqueza de especies, biomasa y producción de los distintos estados. (1) Bosques de *Quercus suber* y *Q. canariensis* del Sur de España. (Marañón 1997) (2) Sabanas de Sierra Morena. (Marañón 1986). (3) Matorrales del Sur de España. (Ojeda *et al.* 1995). (4) Bosques de *Q. ilex* de distintas edades en España, Francia e Italia. (Lledó *et al.* 1992). (5) Bosques de *Q. ilex* en Caraluña abandonados hace 50 años con biomasa aérea de 160 y 112 t ha⁻¹. respectivamente. (Terradas 1996). (6) Bosques de *Q. ilex* (Loissant y Rapp 1971, Verdú *et al.* 1980, Bellot *et al.* 1992, Leonardi *et al.* 1992), *Q. suber* y *Q. canariensis* (Martín *et al.* 1996) (7) Sabana en Salamanca con una densidad de 40 árboles ha⁻¹. La biomasa de hojas de encina es de 1 t ha⁻¹ y la del pasto 2,3 t ha⁻¹. (Escudero 1992). (8) Sabanas en el Sur de España con pasto o matorral de 3-5 años. (Martín *et al.* 1996). (9) Matorrales de Doñana (Merino *et al.* 1990a) y Sierra Morena (Fernández Alés 1994) de edad comprendida entre 3 y 80 años. (10) Jaral de Doñana de 80 años, con una biomasa aérea de 4,9 t ha⁻¹. (Merino *et al.* 1990). (11) Matorrales de Doñana (Merino *et al.* 1990a) y Sierra Morena (Martín *et al.* 1996). (12) Pastizales del Occidente peninsular. (Joffre *et al.* 1986, Gomez y Calabuig 1992; Fernández Alés *et al.* 1997b). (13) Pastizal de anuales en Sierra Morena. con una biomasa aérea al final de la estación de crecimiento de 2,1 t ha⁻¹ (Joffre *et al.* 1987).

	Monte	Sabana	Matorral	Pasto
Riqueza de especies	119/0,1 ha ⁽¹⁾	135/0,1 ha ⁽²⁾	10-25/100m ⁽³⁾	135/0,1 ha ⁽²⁾
Biomasa (t ha⁻¹)				
Hojas	6-8 ⁽⁴⁾	3,3 ⁽⁷⁾	0,6-9,9 ⁽⁹⁾	1-12 ⁽¹²⁾
Madera	100-330 ⁽⁴⁾	21,5 ⁽⁷⁾	1,2- 125 ⁽⁹⁾	—
Raíces	67-127 ⁽⁵⁾	?	13,3 ⁽¹⁰⁾	3-4 ⁽¹³⁾
Producción (t ha⁻¹ año⁻¹)			1,6-3,8 ⁽¹¹⁾	
Hojas,flores,frutos,ramitas	2,0-7,0 ⁽⁶⁾	3,4 - 5,8 ⁽⁸⁾	0,3-2 ⁽⁹⁾	1-12 ⁽¹²⁾
Madera	3,4-6,4 ⁽⁴⁾	?		—

Tabla 2. Contenido en materia orgánica y nutrientes en los 20 primeros cm del perfil en dos parcelas de bosque (*Quercus canariensis* y *Q. suber*, Sierra de Cádiz), cuatro parcelas de matorral (*Cistus ladanifer* y *Erica arborea*, Sierra Morena y Sierra de Cádiz), dos parcelas de sabana con matorral (*C. salvifolius*, Sierra Morena) y cinco parcelas de sabana con pasto (Sierra Morena y Sierra de Cádiz) situadas en el Sur de España. (Fernández Alés 1994). En las sabanas, las muestras se tomaron a cielo abierto.

	Sabana - pasto	Matorral	Sabana-matorral	Monte
Materia Orgánica (%)	3,7±1,5	9,1±4,3	2,6±0,8	10,3±3
N total (%)	0,3±0,1	0,42±0,1	0,2±0	0,45±0,1
P disponible (ppm)	9,1±0,6	5,9±1,4	3,7±1,7	11,0±0
K disponible (ppm)	199,2±153,7	232,5±37,6	78,5±17,7	274,0±11
Ca disponible (ppm)	4292±1591	2125±702	1435±714	3015±374

(Martín *et al.* 1996). La principal fluctuación ambiental que puede afectar al monte es la fuerte oscilación en la disponibilidad de agua del clima mediterráneo, tanto dentro del año (alternancia de estaciones húmeda y seca) como entre años (años húmedos y años secos). En el SW de la península ibérica, el coeficiente de variación de la precipitación anual es del 32%, alternando años húmedos en los que se pueden alcanzar los 2000 mm, frente a años secos con menos de 300 mm. El bosque resiste estas oscilaciones, pues, como ya se ha mencionado, las especies arbóreas muestran adaptaciones a la falta de agua. Ahora bien, la sensibilidad del monte a la sequía parece depender de la densidad de árboles, siendo más sensibles los que presentan un número de pies elevado que los que han sido aclarados artificialmente (Gracia *et al.* 1997).

La capacidad del monte de resistir perturbaciones dependerá de su frecuencia e intensidad. Fuegos intensos y talas con descepe, que afectan a los órganos subterráneos de las plantas, limitan fuertemente su regeneración al afectar al rebrote de las plantas. La recolonización es lenta debido a la baja longevidad y capacidad de dispersión de las semillas de las especies dominantes. Si la tala o el fuego solo afectan a la parte aérea, el monte será capaz de regenerarse, pero su composición florística y diversidad se verá

afectada, pues no todas las especies tienen la misma capacidad de rebrotar. La intensidad de los cambios dependerá de la frecuencia, intensidad del fuego y condiciones climáticas después de éste (Terradas 1996). La tala y el fuego también afectan a la productividad del monte, ya que representan una fuerte pérdida de nutrientes para el sistema (Terradas 1996).

El pastoreo por grandes herbívoros, domésticos o silvestres, no afecta directamente a la arboleda, ya que no está a su alcance, pero sí afecta a la regeneración. Las semillas (bellotas) y plántulas de árboles están al alcance de los herbívoros y son muy apetecidas por éstos, por lo que ejercen una fuerte presión que puede limitar fuertemente la regeneración (Herrera 1995). Por otra parte, el pastoreo tras otra perturbación como tala o fuego, que pone al alcance de los herbívoros los rebrotes de las plantas, puede tener un fuerte efecto sobre la regeneración. Si el pastoreo es muy intenso la regeneración puede verse fuertemente limitada (Terradas 1996).

II. Sabana. Formada por dos estratos: Un estrato arbóreo, comunmente monoespecífico, y un sotobosque herbáceo que puede tener matorrales dispersos que no forman una cobertura continua. Se conservan árboles capaces de producir forraje para el ganado, bien como frutos (*Quercus* spp.) o

como ramón (*Quercus*, *Fraxinus*, *Olea*). La arboleda muestra una densidad baja (20-90 árboles ha⁻¹), y una cobertura también reducida (5-20%) (Joffre *et al.* 1986).

La riqueza de especies (Tabla 1) es muy alta debido a la enorme riqueza florística del componente herbáceo (135 spp 0,1 ha⁻¹, 20-40 spp/m², Marañón 1985a), ya que el matorral suele tener muy pocas especies (3,5-5,5 spp 0,01 ha⁻¹, Fernández Alés *et al.* 1984) y el arbolado suele ser monoespecífico. La presencia de matorral no suele disminuir la riqueza de especies (Ramírez 1996), ya que su baja cobertura no elimina a las herbáceas. La diversidad en términos de biomasa es baja, ya que el arbolado, monoespecífico, tiene una biomasa muy superior a la del sotobosque (22,5 t ha⁻¹ frente a 2-7 t ha⁻¹ del sotobosque. Escudero 1992, Fernández Alés 1994).

La sabana tiene una alta diversidad estructural y funcional, derivada de la coexistencia de plantas con estrategias muy diferentes: árboles, matorrales y herbáceas. Los árboles aislados introducen una fuerte heterogeneidad en el sistema. Cambian el microclima, pues reducen la radiación, atemperan las temperaturas máximas y mínimas y reducen la precipitación bajo sus copas (Luis Calabuig *et al.* 1978, Montoya 1982). Bajo la copa del árbol el suelo tiene mas materia orgánica y nutrientes que a cielo abierto (Tabla 3) y también almacena mas agua (Joffre y Rambal 1993). Todas estas modificaciones influyen poderosamente sobre el sotobosque. Bajo las copas de las encinas la composición florística, diversidad y la producción primaria del pasto es distinta que a cielo abierto (González Bernáldez *et al.* 1969, Marañón 1986, Joffre *et al.* 1986).

La biomasa de la sabana es notablemente inferior a la del monte (tabla 1), debido a la baja densidad de árboles. Para una sabana con una densidad de 40 árboles/ha, Escudero (1992) ha estimado una biomasa arbórea de 22,5 t ha⁻¹, aunque ésta puede ser muy variable en función de la densidad y tamaño de los árboles. Así como la

biomasa de madera es notablemente inferior en la sabana que en el monte, la biomasa de hojas es mucho más parecida, aunque algo menor (Tabla 1). No hay estimaciones de biomasa subterránea. La producción de material rápidamente renovable (hojas, flores y frutos) no es muy diferente a la del monte. Así, los bosques de alcornoques y quejigos de la sierra de Cádiz producen de 3,9 a 5,1 t ha⁻¹, mientras que las sabanas con pasto o matorral de esta zona y de Sierra Morena producen de 3,4 a 5,8 t ha⁻¹ (Martín *et al.* 1996).

El suelo de las sabanas muestra notables diferencias con el de los bosques y matorrales. El contenido en materia orgánica, N y K es notablemente inferior (Tabla 2). Ahora bien, dentro de este patrón general hay una notable heterogeneidad, que es patente cuando se comparan las sabanas con matorral, muy pobres en P y bases, con las sabanas con pasto, tan ricas como los bosques en estos elementos. La arboleda añade aún mas heterogeneidad al suelo. Bajo las copas de los árboles el suelo adquiere características de suelos forestales. El contenido en materia orgánica, N, P y bases es superior que a cielo abierto (Tabla 3).

La capacidad de la sabana de resistir perturbaciones u oscilaciones en los parámetros ambientales dependerá de la capacidad de resistencia de la arboleda, ya que es el elemento que le confiere identidad a la sabana. Si desaparece ya no tendremos una sabana sino un matorral o un pasto. Así pues, la capacidad de resistir o recuperarse tras una perturbación o una oscilación en el medio vendrá dada por la capacidad de la arboleda de resistirla.

La sabana es más resistente que el monte a las fuertes variaciones interanuales del clima mediterráneo. Al estar la arboleda a baja densidad, cada individuo tiene más agua disponible que en el monte, especialmente en verano, cuando las herbáceas han muerto. El gasto de agua de las encinas (*Q. ilex*) de las sabanas es muy bajo, menos

de 200 l m⁻² año⁻¹ de copa, y menos de 60 mm año⁻¹ si consideramos la cobertura arbórea de 1 ha⁻¹ (Fernández Alés *et al.* 1997 a). Esto le permite mantener la producción en años extremadamente secos, como 1994-95, donde la precipitación en el S de España estuvo por debajo de 300 mm y la producción de la arboleda de las sabanas no fue significativamente diferente a la de años anteriores, más húmedos (Fernández Alés *et al.* 1997a).

Las perturbaciones más frecuentes a las que se ve sometida la sabana son el pastoreo y la roturación. El fuego difícilmente le afecta, ya que el sotobosque no suele acumular biomasa suficiente como para provocar un fuego que afecte a la arboleda. Si esto ocurre, la arboleda rebrota, como ya se señaló anteriormente.

Al igual que en los montes, el pastoreo tiene poco efecto sobre la arboleda adulta, ya que no está al alcance de los herbívoros, pero tiene mucho sobre la regeneración, por lo que afecta a la supervivencia del sistema a largo plazo. Las bellotas son consumidas por el ganado doméstico (vaca, cerdo), grandes mamíferos (*Cervus elaphus*, *Sus scrofa*), pequeños roedores y aves. El ganado que permanece en la sabana durante el verano consume las plántulas y plantas jóvenes que, aunque escasas, son el alimento más palatable en esta época del año, cuando el pasto está seco. Las altas tasas de mortalidad en los primeros años de vida de los

árboles debido a los herbívoros pueden limitar seriamente la persistencia de la arboleda.

Al contrario que en el monte, la roturación afecta poco a la sabana, ya que suele ser muy superficial como dañar las raíces de los árboles. Si afecta a la regeneración de la arboleda, ya que destruye las plántulas. La roturación destruye el sotobosque, pero éste vuelve a establecerse en poco tiempo.

III. Matorral. Se caracteriza por la dominancia de especies de matorral. Hay también especies esclerófilas características del monte (*Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia*, *Myrtus communis*) con una densidad y cobertura muy variable. Puede haber árboles, generalmente con una densidad más baja que en la sabana. Las herbáceas están prácticamente ausentes. Las especies de matorral más frecuentes en este estado difieren de las especies de matorral características del sotobosque de las sabanas (Fernández Alés *et al.* 1984), aunque muestran las mismas estrategias adaptativas.

La riqueza de especies es inferior a la de la sabana (Tabla 1), debido a la ausencia de herbáceas. Así, Fernández Alés *et al.* (1984) han estimado una media de 9,5 spp 0,01 ha⁻¹ en los matorrales de Extremadura; Basanta y García Novo (1988), de 4,8 a 17 spp 25 m² en los de Sierra Morena y Ojeda *et al.* (1995), de 10 a 25 spp 100 m⁻¹ lineales en el

Tabla 3. Contenido en materia orgánica, N, P y bases en los cinco primeros cm de suelo debajo de las encinas de las sabanas y a cielo abierto en tres sabanas con pasto de Sierra Morena (Vacher 1984). Las diferencias se mantienen al menos hasta 20 cm de profundidad. D. Debajo de las encinas. F. Fuera de las encinas.

	El Pedroso		Castilblanco		Villanueva	
	D	F	D	F	D	F
Materia orgánica (%)	7,0	4,0	9,0	5,8	9,0	7,0
N total (%)	3,0	1,8	3,5	1,8	3,5	2,8
P asimilable (%)	0,16	0,07	0,89	0,51	0,27	0,14
Capacidad de cambio (meq/100g)	14,3	8,0	19,5	13,5	18,0	12,5
S cationes camb. (meq/100g)	12,5	7,2	18,5	11	15,0	8,5

Sur de España. La diversidad suele ser baja debido a una fuerte dominancia de pocas especies, normalmente *Cistus ladanifer* o especies del género *Erica* (Fernández Alés *et al.* 1984). La diversidad funcional suele ser más alta que la del monte y semejante a la de la sabana, pues coexisten dos tipos funcionales de especies, matorral y árboles, generalmente con porte de matorral.

La biomasa aérea del matorral (Tabla 1) es muy variable, ya que oscila entre los valores del monte (125 t ha⁻¹ en matorrales maduros del S de España. Fernández Alés (1994) y los del pasto (3 t ha⁻¹ en matorrales muy estresados de Doñana y en matorrales jóvenes de Sierra Morena (Merino *et al.* 1990b, Fernández Alés 1994). La mayor parte de los valores oscila entre 20 y 50 t ha⁻¹ (Merino *et al.* 1990b, Fernández Alés 1994), valores parecidos a los de la sabana. La biomasa subterránea es muy inferior a la del monte (Tabla 1).

La producción aérea total (1-5,8 t ha⁻¹) es inferior a la del monte (Tabla 1), y la de material rápidamente renovable (0,6-3,8 t ha⁻¹) inferior a la del monte y la sabana. La producción aérea total oscila en el mismo rango que la producción del pasto.

El suelo del matorral se asemeja al del monte en cuanto a contenido en materia orgánica y N (Tabla 2), pero es más pobre en bases y sobre todo, mucho más pobre en P, por lo que son suelos menos fértiles que los de montes y pastos (Martín *et al.* 1996).

El matorral es muy resistente a fluctuaciones en la precipitación. Salvo los matorrales asociados a zonas muy húmedas, el resto es capaz de mantener su producción aún en años extremadamente secos (Merino *et al.* 1990a). También es muy resistente a las perturbaciones que afecten tanto a la parte aérea (desbroce, fuego) como a la subterránea (fuego, arado). Tras un fuego o desbroce, las plantas germinan a partir de un banco permanente o rebrotan de cepa (*Erica* spp, esclerófilas), restituyéndose en pocos años la cubierta vegetal.

El matorral se ve poco afectado por el

pastoreo, ya que las especies dominantes son poco palatables y son poco consumidas por los herbívoros. El pastoreo afecta a la composición florística del matorral, pues los herbívoros consumen preferentemente especies esclerófilas, más palatables, disminuyendo a largo plazo su abundancia.

IV. Pasto. Se caracteriza por la ausencia de arbolado y la dominancia de las herbáceas anuales. Su composición florística, riqueza de especies y diversidad, es semejante a la del sotobosque herbáceo de las sabanas (Tabla 1).

Es el estado con menos biomasa (1-12 t ha⁻¹, Tabla 1), ya que no acumula madera. La biomasa subterránea, mayor que la aérea (Tabla 1) es muy inferior a la de los otros dos estados. La producción varía fuertemente en función de la fertilidad del suelo, oscilando desde 1 t ha⁻¹año⁻¹ en suelos ácidos y pedregosos a 12 t ha⁻¹año⁻¹ en suelos arcillosos, profundos y ricos en materia orgánica (Fernández Alés *et al.* 1997b), pero con la mayor parte de los valores comprendidos entre 2 y 6 t ha⁻¹año⁻¹ (Joffre *et al.* 1986, Gómez y Calabuig 1992, Fernández Alés *et al.* 1997b). Estos valores de producción son semejantes a los del matorral (Tabla 1) y menores que los del monte y la sabana.

El suelo del pasto (tabla 2) es mucho más pobre en materia orgánica y N total que montes y matorrales, pero más rico que el de los matorrales en P y Ca, con niveles semejantes a los del monte. Como consecuencia, el suelo del pasto es más fértil que el de matorrales y sabanas con matorral.

El pasto no se ve afectado por las fuertes variaciones en la disponibilidad hídrica del clima mediterráneo. Sólo está en estado vegetativo durante la estación de lluvias, y es capaz de cerrar su ciclo en años en los que ésta se acorta notablemente debido a las bajas precipitaciones.

El pasto es muy poco sensible a las perturbaciones. Apenas le afecta el pastoreo, al que sus especies están muy bien adaptadas por tener altas tasas de crecimiento y una morfología rastrera que les permite evitar la defoliación (Fernández Alés

et al. 1993). También es poco sensible a perturbaciones en el suelo que no afecten al banco de semillas, como fuegos o roturaciones en el verano. Si la perturbación impide la producción de semillas, como la roturación durante el ciclo vegetativo, el pastizal se destruye, pero se vuelve a regenerar mediante un proceso de sucesión que restituye la estructura y diversidad original (Pineda *et al.* 1981).

Mantenimiento de los estados

M1. Monte. Se mantiene sin perturbaciones humanas o bien con perturbaciones que destruyan la parte aérea, como tala o fuego, siempre que sean moderadas y poco frecuentes. (Terradas 1996).

M2. Sabana. Se mantiene con pastoreo y roturación periódica. Es dudoso que la sabana sea un estado que se pueda mantener indefinidamente, ya que el uso que la mantiene limita la reproducción de la arboleda, por lo que a largo plazo tenderían a evolucionar hacia pasto, a menos que se mantenga el arbolado por siembra.

M3. Matorral. Se mantiene con fuego, desbroce y roturación. Tras la perturbación el matorral incrementa su cobertura y biomasa durante 16-40 años, a partir de los cuales la producción disminuye y se acumula mucha madera, lo que favorece el fuego, repitiéndose el ciclo (Merino y Martín 1981).

M4. Pasto. Se mantiene por pastoreo.

Transiciones

T1. De monte a matorral. Está documentada en las arenas estabilizadas del Parque Nacional de Doñana. Se produjo durante los siglos XVII y XVIII tras la introducción de ganado y sus pastores, que podían recoger leña y madera, así como quemar la vegetación para hacerla más palatable al ganado (Granados *et al.* 1988).

T2. De monte a sabana y de monte a pasto. Se ha conseguido experimentalmente talando y descepando la arboleda, seguido de abonado y fuerte

carga ganadera (Casanova *et al.* 1982), lo que ha favorecido la implantación de pasto, sin que la arboleda se haya vuelto a recuperar de nuevo. La transición a sabana o pastizal depende de si se elimina la totalidad o solo una parte de la arboleda.

El clareo o tala del monte seguido de pastoreo no produce una transición a sabana con pasto sino a matorral o a sabana con matorral. Así, Caxa de Leruela (1630) señala que en las tierras de pasto utilizadas por los trashumantes era necesario rozar las matas que impiden los pastos para favorecer a éstos, extremo que ha sido corroborado por otros estudios (Gallego y García Novo 1998), y por lo ocurrido en el Parque Nacional de Doñana en los siglos XVII y XVIII. Es necesario el abonado, bien con fertilizantes o con pastoreo, para que las herbáceas anuales se vean favorecidas (Ogerau-Poissonet y Thiault 1984) y la transición se produzca.

T3. De sabana a pasto. Se produce por tala de las encinas. El uso de la dehesa debe llevar a largo plazo a esta transición, ya que en condiciones de pastoreo la arboleda no puede regenerarse.

T4. De matorral a pasto. La corta, quema o desbroce del matorral, roturando el terreno, produce esta transición, pero solo de forma efímera, pues el matorral vuelve a establecerse (Montoya y Montero 1977, Martín 1982, Ojeda *et al.* 1996, Fernández Alés *et al.* 1997c). La recuperación del matorral es más lenta cuando solo se corta la parte aérea que cuando se perturba el suelo (Fernández Alés *et al.* 1997c), o si tras el arado se abona el suelo (Montoya y Montero 1977). Esto indica que la competencia entre el matorral y las herbáceas en la fase de implantación parece jugar un papel muy importante en esta transición. La transición definitiva solo se consigue eliminando el banco de semillas del matorral (Martín Bolaños y Guinea 1949).

T5. De pasto o sabana a matorral. Se ha producido en Sierra Morena tras el abandono del uso a partir de los años 60 (Fernández Alés *et al.* 1992). Aparentemente, la invasión se produce siempre que haya semillas de matorral en el suelo,

pues hemos observado que parcelas de pasto protegidas del pastoreo durante 15 años en las que no había semillas de matorral (Roldán 1992) no han sido invadidas. Si no hay semillas en el suelo, la transición depende de su llegada y de su posterior capacidad para instalarse en el pasto. Dado que las semillas del matorral se dispersan por los herbívoros ramoneadores (Malo y Suárez 1996), la transición no se puede relacionar solamente con el cese del pastoreo, sino con la sustitución de herbívoros pascícolas por herbívoros ramoneadores que utilizan alternativamente el matorral y el pasto como alimento. Por otra parte, el matorral tiene que competir con el pasto para instalarse y el resultado de esta competencia parece depender de la fertilidad del suelo. Esto sugiere que la fertilidad puede favorecer (oligotrofia) o impedir (eutrofia) la transición.

T6. De pasto a sabana. Se ha producido en muchas zonas por siembra, pero no se ha observado que ocurra sin sembrar. Esto puede ser debido a que el proceso es muy lento, al depender de la dispersión, implantación y crecimiento de los árboles, y al abandono tan reciente (40 años) que no ha dado tiempo a que ocurra. Pero también es posible que esta transición no exista. Si las semillas del matorral son más invasoras que la arboleda, tras el abandono el pasto pasará a matorral y no a sabana. Igual ocurrirá si los árboles se implantan mejor en el matorral que en el pasto.

T7. De sabana a monte. En las dehesas de Salamanca hemos observado que el abandono del pastoreo produce el rebrote de las encinas, a partir de las raíces, produciéndose una mayor densidad de la sabana que puede llevar a la regeneración del monte. Esto no lo hemos observado en las sabanas de Andalucía, donde en parcelas de sabana cerradas al pastoreo no ha habido rebrote. Es posible que el clima pueda jugar un papel importante en este proceso. Así, en Andalucía, más cálida y con una estación seca mucho más prolongada e intensa, los rebrotes competirían con el árbol durante la estación seca, impidiéndose su crecimiento. En este

último caso la regeneración del monte se haría por semilla, siendo pues mucho más lenta que en zonas con menor estrés hídrico.

T8. De matorral a monte. Parece ser muy dependiente de la capacidad de invasión de las especies arbóreas y también de la presencia de herbívoros que impidan el establecimiento de las nuevas plántulas. Así, en Doñana, tras el abandono del uso y total protección de la zona bajo la figura de Parque Nacional, no se ha producido una transición del matorral a monte. El poco tiempo de abandono puede ser una de las causas (el parque se crea en 1969), pero también es cierto que el ganado doméstico se ha visto sustituido por herbívoros silvestres que ejercen una fuerte presión sobre las semillas y plántulas de la arboleda, impidiendo su regeneración (Herrera 1995).

El fuego también contribuye a dilatar la transición. En Doñana, el matorral ha envejecido tras el abandono del uso, se ha acumulado mucha madera y se ha hecho muy susceptible al fuego. Desde la declaración de Doñana como parque Nacional no solo no han cesado los fuegos, sino que han aumentado en extensión (Granados *et al.* 1986). El fuego es necesario para que el matorral persista (Merino y Martín 1981), pero puede afectar muy negativamente a las especies arbóreas, directamente si las plantas son jóvenes (Terradas 1996) o indirectamente al hacerlas más accesibles a los herbívoros.

Conclusiones del modelo de la vegetación mediterránea.

El modelo de estados y transiciones pone de manifiesto algunos aspectos importantes. El primero es que se conoce mal de que manera actúan el medio y las perturbaciones en determinar los cambios; solo hay evidencias indirectas que nos permiten plantear hipótesis. El segundo es que los factores del medio parecen jugar un papel más importante del que se les ha asignado hasta ahora,

a través de su efecto sobre las interacciones entre especies. El tercero es que no se puede hablar de perturbaciones en general y que distintas perturbaciones pueden jugar papeles distintos.

El medio físico y, en concreto, la fertilidad del suelo parecen tener un papel muy importante en el control de las transiciones, determinando si tras una perturbación el resultado final va a ser un estado u otro. Así, la alta fertilidad del suelo favorece la implantación de pasto, mientras que en condiciones de oligotrofia se vería favorecido el matorral. El mecanismo se relacionaría con la capacidad competitiva de matorral y pasto en condiciones oligotróficas o eutróficas. No se puede descartar tampoco que la disponibilidad hídrica no juegue ningún papel en las transiciones, pues se ha detectado que en California la implantación de árboles y matorrales es mayor en años lluviosos que en años secos (Zedler 1981). La precipitación pues podría controlar la velocidad a la que ocurren los cambios.

Las perturbaciones son las principales causantes de las transiciones, pero no pueden considerarse todas iguales. Todas afectan negativamente al monte, especialmente si son frecuentes, pero las perturbaciones pulsantes, como roturación periódica o fuego, parecen favorecer al matorral y las constantes, como el pastoreo, al pasto. Por otra parte, el pastoreo parece ser un fenómeno más complejo de lo que se ha considerado hasta ahora. Si bien los animales perturban la vegetación, también actúan como dispersores. La sustitución de especies pascícolas por especies ramoneadoras puede dar lugar a que la vegetación cambie, sin disminuir la carga ganadera.

Modelo 2. El pastizal.

El pasto es una vegetación muy resistente a las fluctuaciones del medio y a las perturbaciones, las cuales necesita para persistir. Pero las perturbaciones afectan a la composición florística, diversidad y productividad del pasto. Se puede

proponer un modelo de estados y transiciones en el que cada estado venga caracterizado por la composición florística, diversidad y producción del pasto, y las transiciones determinadas por diferentes condiciones del medio, tipo e intensidad de la perturbación. Un modelo para el pasto ya ha sido propuesto por Rivas y Rivas (1963), dentro del esquema clásico de la sucesión, donde las transiciones se relacionan con factores como el arado y el pastoreo. El modelo que proponemos se basa en éste anterior y se resume en la siguiente figura.

Características morfofuncionales de las especies.

Las especies se pueden clasificar en dos grupos, atendiendo a su longevidad: herbáceas perennes y herbáceas anuales. Las herbáceas perennes son hemicriptófitas que pierden la parte aérea durante la estación seca, rebrotando tras las primeras lluvias otoñales. Dominan las gramíneas (*Dactylis glomerata*, *Hordeum bulbosum*, *Phalaris aquatica*, *Agrostis castellana*, *Poa bulbosa*) y compuestas (*Crepis vesicaria*, *Leontodon tuberosum*), no existiendo leguminosas con esta forma de vida. El número de especies es muy elevado y, por ejemplo, la mitad de las gramíneas de la flora de Andalucía Occidental son especies perennes (Valdés *et al.* 1987). Pero son muy poco frecuentes en el campo, donde solo son algo abundantes en las zonas más húmedas (Rivas y Rivas 1963). Presentan claras diferencias con las anuales en cuanto al uso de agua y nutrientes y patrones de crecimiento (Joffre *et al.* 1987, Joffre 1990). Las perennes tienen mas biomasa, tanto aérea como subterránea, y raíces mas profundas, con las que usan el agua de la parte profunda del suelo al final de la estación húmeda, prolongando el periodo vegetativo. La inmensa mayoría son C3, pero hay algunas C4, como *Cynodon dactylon*, que es relativamente frecuente y que permanece activa durante la estación seca.

Las herbáceas anuales solo viven durante la estación húmeda (6-8 meses), pasando la estación seca como semillas en el suelo. Es un grupo heterogéneo desde el punto de vista morfofuncional. Así, Fernández Alés *et al.* (1991a, 1993) ha encontrado fuertes variaciones en el tamaño, la forma y la longevidad de las plantas que parecen conferirles ciertas ventajas para sobrevivir en distintas condiciones.

Hay una tendencia de variación muy importante que se relaciona con su tamaño. El tamaño covaría positivamente con el tamaño de las semillas y las tasas de supervivencia y negativamente con las tasas de crecimiento y esfuerzo reproductor. Las plantas de mayor tamaño son frecuentes en suelos fértiles y muy escasas en los infértiles, donde dominan las especies de pequeño tamaño.

Una segunda tendencia de variación se relaciona con la forma y es independiente del tamaño. Distingue tres grupos de especies: altas de crecimiento erecto, bajas de crecimiento erecto y bajas de crecimiento rastrero (rosetas). Esta clasificación coincide con una clasificación taxonómica. Así, las plantas altas de crecimiento erecto son mayoritariamente gramíneas, las bajas de crecimiento erecto leguminosas y las bajas con crecimiento rastrero compuestas y otras familias. Hay otros caracteres ligados a la taxonomía. Así, las leguminosas fijan N, tienen tasas de crecimiento menores que el resto y semillas mayores y duras que forman bancos de semillas permanentes. El hecho de que fijen N ha hecho que hayan sido consideradas como un grupo morfofuncional dentro de la categoría de las herbáceas (Blondel y Aronson 1995). A igualdad de tamaño de semilla, gramíneas y rosetas difieren en tasas de crecimiento y en profundidad de raíces (ambas mayores en las rosetas) (Lafarga, datos no publicados), por lo que pueden ser consideradas como grupos funcionales diferentes. La forma se asocia a la capacidad de resistir el pastoreo. Las especies rastreras dominan en condiciones de pastoreo, mientras que las gramíneas ganan en abundancia

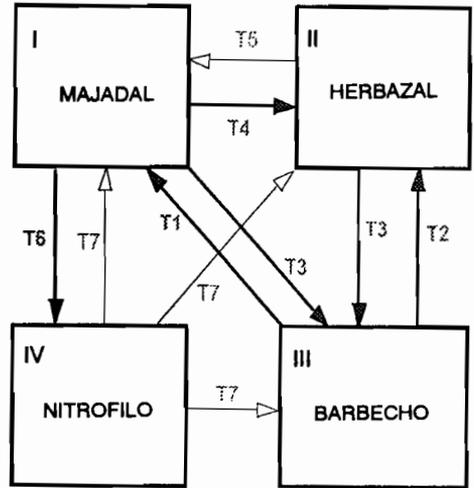


Figura 2. Modelo de estados y transiciones en el pasto mediterráneo.

cuando este cesa.

Existe una tercera tendencia de variación relacionada con la longitud del ciclo de vida, que distingue entre especies de ciclo corto (floración de diciembre a marzo) y de ciclo largo (floración en abril-mayo). Esta característica se asocia a la de tamaño; así, las especies de ciclo corto son pequeñas y las de ciclo largo pequeñas y grandes. Se ha detectado también que entre las especies de pequeño tamaño son más frecuentes los bancos de semillas permanentes, lo que no impide que especies de tamaño grande los tengan. Esta tendencia se asocia a la roturación: las especies de fenología temprana se hacen dominantes después de arar.

Estados

I. Majadal. Comunidad de pasto permanente que no ha sido roturada en, al menos, 20 años. Dominancia de especies anuales que carecen de bancos de semillas permanentes (Marañón, 1985b). Las herbáceas perennes son muy escasas, aunque en lugares húmedos y fértiles pueden llegar a ser abundantes (Joffre *et al.* 1986, Fernández Alés *et al.* 1991b). Se caracteriza por una baja frecuencia

de gramíneas (10-40% de cobertura) y alta de leguminosas (10-30%) y rosetas (40-80%,) (Joffre *et al.* 1986), y también por tener una diversidad muy alta (21- 37,1 spp m⁻², 135 spp 0,1 ha⁻¹, Marañón, 1985a). La composición florística puede variar fuertemente entre localidades, pero la diversidad y la frecuencia de grupos funcionales se mantienen muy constantes (Leiva *et al.* 1997).

II. Herbazal. Comunidad de pasto permanente que no ha sido roturada en al menos 20 años. Dominancia de gramíneas (70% de la cobertura total) carentes de bancos permanentes de semillas y una mayor abundancia de herbáceas perennes (20% de la cobertura) (Roldán 1992). La diversidad a pequeña escala (0,02 m²) es menor en el herbazal (6,6 spp) que en el majadal (12,3 spp) (Roldán 1992) pero esto no ocurre cuando se consideran escalas mayores, ya que a una escala de 18 m² no difieren en diversidad y riqueza de especies (Roldán y Fernández Alés 1991). Tienen un banco de semillas en verano significativamente menor y menos diverso (Traba *et al.* 1996). Se diferencia también del herbazal en que en el se acumula mucha biomasa muerta (Roldán 1992).

III. Barbecho. Comunidad pionera que se establece tras roturación, en la que las especies de ciclo corto y pequeño tamaño (Gómez Sal *et al.* 1986, Fernández Alés *et al.* 1993) y las que tienen bancos de semillas permanentes son muy abundantes. Gramíneas y leguminosas tienen una cobertura bastante baja, menos del 15-20% cada una (Joffre *et al.* 1996) dominando especies de otras familias. Es el estado con diversidad mas baja, pues el número de especies tras la roturación es menos de la mitad que en los pastizales maduros (Pineda *et al.* 1981).

IV. Pastizal nitrófilo. Comunidad asociada a zonas en las que hay una fuerte concentración permanente de ganado, que enriquece fuertemente el suelo en nutrientes y lo perturba mucho con el pisoteo. Se caracteriza por la abundancia de especies con las mismas características que el estado anterior, pero con una composición florística

muy diferente, ya que predominan especies nitrófilas (Riva y Rivas 1963). Las gramíneas y leguminosas son poco abundantes (Rivas y Rivas 1963). Se carece de información sobre su diversidad. Es necesario un estudio mas detallado de este estado para ver si hay razones suficientes para separarlo del estado anterior. Aquí lo hemos considerado diferente porque así ha sido considerado por autores precedentes (Rivas y Rivas 1963).

Transiciones

T1. De barbecho a majadal. Tras la roturación, el barbecho evoluciona a majadal en condiciones de pastoreo (Gómez Sal *et al.* 1986) La velocidad del proceso está regulada por la precipitación, acelerándose en años lluviosos y frenándose en años secos (Peco *et al.* 1983)

T2. De barbecho a herbazal. Sucesión sin pastoreo (Rivas y Rivas 1963). Al igual que en la transición anterior, la velocidad del proceso está regulada por la precipitación.

T3. De majadal y herbazal a barbecho. Se produce por roturación. La roturación de majadales muy productivos da un barbecho con una composición florística muy semejante a la de los pastizales nitrófilos (Fernández Alés *et al.* 1997d), lo que apoyaría el tener que reconsiderar si el pastizal nitrófilo y el barbecho son realmente estados diferentes.

T4. De majadal a herbazal. Abandono de pastoreo. La velocidad está controlada por la precipitación, acelerándose en años lluviosos (Roldán 1992).

T5. De herbazal a majadal. Se supone que si el pastoreo se incrementa el estado revierte, pasando a pastizal-majadal, pero no se ha estudiado si esta reversión es siempre posible. La disminución en el banco de semillas que sufre el herbazal, tras el abandono, especialmente en especies no gramíneas, hace sospechar que la reversión puede ser muy lenta y dependiente de la invasión de

semillas de compuestas y leguminosas, como ocurre en los pastizales de la pampa deprimida en Argentina (Facelli 1988).

T6. De majadal a pastizal nitrófilo. Cargas ganaderas muy altas (majadas, sesteaderos), que perturban el suelo o lo enriquecen fuertemente en nutrientes (Rivas y Rivas 1993).

T7. De pastizal nitrófilo a otro estado. No se ha estudiado que ocurre cuando se baja la presión de pastoreo en un pastizal nitrófilo, o se abandona del todo, ni cuando se ara.

CONCLUSIONES

Se conocen mejor los factores que determinan cambios en los pastos que en el conjunto de la vegetación mediterránea, aunque todavía quedan lagunas importantes, como la de los pastizales nitrófilos, que han sido insuficientemente estudiados. También queda por estudiar si hay transiciones irreversibles o muy lentas porque requieren modificaciones en el suelo o por que son dependientes de la nueva invasión de especies, como pueden ser las que llevan de pastizal nitrófilo a majadal o herbazal o de herbazal a majadal.

Al igual que en el modelo anterior, el medio físico también juega un papel en los cambios. En este caso, la precipitación controla la velocidad del cambio, acelerándose en los años húmedos y frenándose en los secos. La fertilidad del sustrato no juega un papel tan importante como en el modelo anterior, pues los mismos cambios se producen en pastizales oligotrofos y eutrofos.

En este modelo queda más patente que en el anterior que las perturbaciones no pueden considerarse todas iguales, ya que diferentes tipos de perturbación llevan a estados diferentes.

CONSIDERACIONES FINALES

El modelo de estados y transiciones ha resultado ser una herramienta muy útil para el estudio

de la dinámica de las sabanas mediterráneas, pues es un modelo mucho más flexible que el modelo de sucesión clásico y permite sistematizar, de forma precisa, cuáles son los factores que dan lugar a cambios y poner de relieve cuáles son los aspectos menos conocidos. Por otra parte, nos ha permitido abordar el estudio de un sistema tan complejo como la sabana, donde los diferentes elementos que la forman cambian a diferente velocidad, utilizando un modelo jerárquico. El modelo relativo a la vegetación mediterránea (modelo 1) contempla cambios en el conjunto de la vegetación, y nos explica cual es el origen del sistema y hacia donde puede evolucionar en distintas condiciones de manejo. El modelo relativo a los pastos es jerárquicamente inferior y hace referencia a una parte del sistema, el sotobosque, que cambia más rápidamente que el sistema entero. Todavía queda por relacionar los dos modelos, estudiando si el estado en el que se encuentra el pasto condiciona, de alguna manera, la invasión por especies de matorral o monte, controlando por tanto el cambio en el sistema entero.

LITERATURA CITADA

- BARBERO, M., G. BONIN, R. LOISEL y P. QUÉZEL. 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean Basin. *Vegetatio* 87:151-173.
- BASANTA, A. y F. GARCÍA NOVO. 1988. Estructura y diversidad en matorrales seriales mediterráneos. *Studia Oecologica* 5:119-136.
- BELLOT, J., J. R. SANCHEZ, M. J. LLEDÓ, P. MARTINEZ y A. ESCARRÉ. 1992. Litterfall as a measure of primary production in Mediterranean holm-oak forest. *Vegetatio* 99-100:69-88
- BLANCO, E., M. A. CASADO, M. COSTA, R. ESCRIBANO, M. GARCÍA ANTÓN, M. GÉNOVA, F. GOMEZ MANZANEQUE, C. MORENO, C. MORLA, P. REGATO y H. PAJARES. 1997. Los bosques ibéricos. Planeta. Madrid.
- BLONDEL, J. y J. ARONSON. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the mediterranean basin. Human and non human determinants. Pp. 43-119. *in* G.W. Davis y D.M. Richardson (eds): *Mediterranean type ecosystems. The function of*

- biodiversity. Springer. Berlín.
- CASANOVA, J. B., E. JANIN, R. JOFFRE y LEENHARDT 1982. Ameliorations pastorales et prevention des incendies. Action educative du Parc Naturel Regional de la Corse. Ajaccio.
- CAXA DE LERUELA, M. 1630. Restauración de la antigua abundancia de España. Edic. J.P. Le Flem. Instituto de Estudios Fiscales. 1975. Madrid.
- COROMINAS, J. 1987. Breve diccionario etimológico de la Lengua Castellana. Gredos. Madrid.
- DAMESIN, C. 1996. Relations hidriques, photosynthese et efficacité d'utilisation de léau chez deux chênes méditerranéens caduc et sempervirent cooccurrents. Tesis Doctoral. Universidad Paris-sur. Orsay.
- ESCUADERO, A. 1992. Intervención del arbolado en los ciclos de nutrientes. Pp. 241-257, in J. M. Gomez-Gutierrez (ed): El libro de las dehesas salmantinas. Junta de Castilla y León. Salamanca.
- FACELLI, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in the flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78:21-26.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R. 1994. Estudio de los recursos disponibles para la alimentación de herbívoros de caza mayor en terrenos forestales de Andalucía Occidental y la optimización de su manejo. Informe para la Consejería de Agricultura. Junta de Andalucía, Sevilla.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., T. MARAÑÓN, M. E. FIGUEROA y F. GARCÍA NOVO. 1984. Interacciones entre geomorfología e intervención humana sobre la composición del matorral en la cuenca del río Guadalupejo (Extremadura). *Studia Oecologica* V:35-53).
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., J. LAFFARGA, M. J. LEIVA y I. ROLDÁN. 1991a. Mediterranean grassland annuals: a design to cope with a predictable, unfavourable season under heavy grazing pressure. Plant animal interactions in Mediterranean Ecosystems. Proceedings of the VI international conference on mediterranean climate ecosystems. Universidad de Atenas.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., M. J. LEIVA y J. LAFFARGA 1991b. Los pastizales del Campo de Gibraltar (Cádiz). Composición florística y calidad. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sec. Biol.)* 87:61-72.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., A. MARTÍN, F. ORTEGA y E. E. ALÉS. 1992. Recent changes in landscape structure and function in a mediterranean region of SW Spain (1956-1984). *Landscape Ecology* 7:3-18.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., J. LAFFARGA y F. ORTEGA, 1993. Strategies in mediterranean grassland annuals in relation with stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4:313-322
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., A. MARTÍN, R. JOFFRE, J. M. INFANTE, M. RODRIGUEZ MARZAL y J. GARCÍA GORDO. 1997 a. Respuesta al estrés hídrico en encinares adeshados del S de España. V jornadas de la AEET. Córdoba.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., M. J. LEIVA y J. GARCÍA GORDO. 1997b. Producción y consumo de pastos en las dehesas de Andalucía Occidental. Actas de la XXXVII reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos. Junta de Andalucía. Sevilla.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., M. J. LEIVA y J. GARCÍA GORDO. 1997c. Regeneración del matorral y producción del pasto tras el desbroce con grada y con cadena en una dehesa de Sierra Morena. Actas de la XXXVII reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos. Junta de Andalucía. Sevilla.
- GALLEGO, J.B. y F. GARCÍA NOVO. 1998. Las dehesas de Azuaga (Badajoz). Análisis de cinco siglos de historia ecológica. Pastos (en prensa).
- GÓMEZ, J.M. y E.L. CALABUIG. 1992. Producción de paraderas y pastizales. Pp. 489-511, in J. M. Gomez-Gutierrez (ed): El libro de las dehesas salmantinas. Junta de Castilla y León. Salamanca.
- GÓMEZ SAL, A., J. M. DE MIGUEL, M. A. CASADO y F. D. PINEDA. 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio* 67:33-44.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F., M. MOREY y F. VELASCO. 1969. Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 67: 265-284.
- GRACIA, C., S. SABATÉ y E. TELLO. 1997. La respuesta del encinar al cambio climático: análisis experimental y simulación de parcelas sometidas a diferentes intensidades de aclareo. V jornadas de la AEET. Córdoba.
- GRANADOS, M., A. MARTÍN y F. GARCÍA NOVO. 1986. El papel del fuego en los ecosistemas de Doñana. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 29:17-28.
- GRANADOS, M., A. MARTÍN y F. GARCÍA NOVO 1987. Evolución conjunta del paisaje y su gestión. El caso del Parque Nacional de Doñana. *Estudios Territoriales* 24:183-197.
- GRANADOS, M., A. MARTÍN y F. GARCÍA NOVO. 1988. Long term vegetation changes on the stabilized dunes of the Doñana National Park. *Vegetatio* 75:73-80.
- HERRERA, C. 1987. Vertebrate dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57:305-331.
- HERRERA, C. 1992. Historical effects and sorting

- processes as explanations of contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140:421-446.
- HERRERA, J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76:197-201.
- JOFFRE, R. 1990. Plant and soil nitrogen dynamics in mediterranean grasslands: a comparison of annual and perennial grasses. *Oecologia* 85:142-149.
- JOFFRE, R., VACHER, J. y R. FERNÁNDEZ ALÉS. 1986. La dehesa, un sistema ecológico complejo. ¿con porvenir productivo?. Supervivencia de la Sierra Norte de Sevilla. Pp 237-265. MAPA, Junta de Andalucía y Casa de Velazquez. Madrid.
- JOFFRE, R., M. J. LEIVA, S. RAMBAL y R. FERNÁNDEZ ALÉS. 1987. Dynamique racinaire et extraction de l'eau du sol par des graminées perennes et annuelles méditerranéennes. *Acta Oecologica. (Oecologia Plantarum)* 8:181-194.
- JOFFRE, R. y S. RAMBAL. 1993. How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- LE HOUEROU, H.N. 1981. Impact of man and his animals on mediterranean vegetation. Pp 479-521, in F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Spetch (eds): *Mediterranean type shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- LEIVA, M. J., F. S. CHAPIN III y R. FERNÁNDEZ ALÉS. 1997. Differences in species composition and diversity among mediterranean grasslands with different history- the case of California and Spain. *Ecography* 20:97-106.
- LEONARDI, S., M. RAPP y A. DENES. 1992. Organic matter distribution and fluxes within a holm-oak (*Quercus ilex* L.) stand in the Etna Volcano. *Vegetatio* 99-100:219-224.
- LUIS CALABUIG, E., M. L. GAGO y J. M. GOMEZ GUTIERREZ. 1977. Influencia de la encina (*Quercus sotundifolia* Lam.) en la distribución del agua de lluvia. *Anuario del Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca* IV:143-159.
- LLEDÓ, M.J., J.R. SANCHEZ, J. BELLOT, J. BORONAT, J. J. IBAÑES y A. ESCARRÉ. 1992. Structure, biomass and production of resprouted holm oak (*Quercus ilex*) forest in Spain. *Vegetatio* 99-100:51-59.
- LOSSAINT, P y M. RAPP. 1971. Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen. Pp 597-617, in UNESCO (ed): *Productivité des écosystèmes forestiers*. Unesco, Paris.
- MALO, J. y F. SUAREZ. 1996. *Cistus ladanifer* recruitment-not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17: 55-60.
- MARAÑÓN, T. 1985a. Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena. *Anales de Edafología y Agrobiología* XLIV:1183-1197.
- MARAÑÓN, T. 1985b. Reserva de semillas en el suelo en una dehesa de Sierra Morena: relación con la vegetación. *Anales de Edafología y Agrobiología* XLIV:1805-1816.
- MARAÑÓN, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of SW Spain. *Ecología Mediterránea* 12:131-141.
- MARAÑÓN, T. 1997. Biodiversidad de las comunidades vegetales: escalas y componentes. Pp 15-24. *Actas de la XXXVII Reunión científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- MARTÍN BOLAÑOS, M. y E. GUINEA. 1949. *Jarales y Jaras*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- MARTÍN, A. 1982. Sucesión tras fuego en el matorral de Doñana. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- MARTÍN, A., J. GARCÍA GORDO, F. MUÑOZ, M.J. LEIVA, J. MERINO y R. FERNÁNDEZ ALÉS. 1996. Producción de material rápidamente renovable en ecosistemas del SO de España. *Actas de la XII Biental de la Real Sociedad Española de Historia Natural*:400-402.
- MERINO, J. y A. MARTÍN. 1981. Biomass, productivity and succession in the scrub of the Doñana Biological Reserve. Southwes Spain. Pp 197-203, in N. Margaris y H. A. Mooney (eds): *Components of productivity of Mediterranean Climate Regions*. Junk. La Haya.
- MERINO, J., A. MARTÍN, M. GRANADOS y O. MERINO. 1990 a. Desertification of coastal sands of South-West Spain. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 33:171-180.
- MERINO, O., P. MARTÍN, A. MARTÍN y J. MERINO. 1990b. sucesional and temporal changes in primary productivity in two mediterranean scrub ecosystems. *Acta Oecologica* 11:103-112.
- MONTOYA, J.M. 1982. Efecto del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan a nivel de sotobosque. *Anales del INIA. Serie Forestal* 5:61-86.
- MONTOYA, J.M. y G. MONTERO. 1977. Notas sobre el comportamiento de *Cistus salvifolius* tras desbroces, laboreos, fertilización y aplicación de fitocidas. *Pastos* 7:239-246.
- OGEREAU-POISSONET, P. y M. THIAULT. 1985. Reversing succession: from abandoned shrubland

- to grassland after scrub-clearing in Southern France. Pp. 187-198, in K. Schreiber (ed): Sukzession auf Grünlandbrachen. Münsterche Geographische Arbeiten.
- OJEDA, F., J. ARROYO y T. MARAÑÓN. 1995. Biodiversity components and conservation of mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biological Conservation* 72:61-72.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN y J. ARROYO. 1996. Postfire regeneration of a mediterranean heathland in Southern Spain. *Int. J. Wildland Fire* 6:191-198.
- PECO, B., C. LEVASSOR, M. A. CASADO, E. F. GALIANO y F. D. PINEDA. 1983. Influences meteorologique et geomorphologique sur la succession de pâturages de therophytes mediterraneenes. *Ecologia Mediterranea* IX:63-76.
- PINEDA, F.D., J. P. NICOLÁS, A. POU y E. F. GALIANO. 1981a. Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetatio* 44:165-173.
- PINEDA, F.D., J. P. NICOLÁS, M. RUIZ, B. PECO y F. G. BERNALDEZ. 1981b. Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la Peninsule Iberique. *Vegetatio* 47:267-277.
- RAMÍREZ, L. 1996. Fronteras ecológicas en ambiente mediterráneo. Implicaciones en la diversidad biológica. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- RIVAS, S. y S. RIVAS, 1963. Estudio y clasificación de los pastizales españoles. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- RICO, M. 1992. Flora vascular de las dehesas. Pp. 181-208, in J. M. Gomez-Gutierrez (ed.): El libro de las dehesas salmantinas. Junta de Castilla y León. Salamanca.
- ROLDÁN, I. 1992. Estudio de la organización espacial en pastos mediterraneos. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- ROLDÁN, I. y R. FERNÁNDEZ ALÉS. 1991. Efecto del pastoreo sobre la diversidad de los pastos mediterraneos. Pp 201-204, in F. D. Pineda, M. A. Casado, J. M. de Miguel y J. Montalvo (eds): Diversidad Biológica. Fundación Ramón Areces. Madrid.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press. Cambridge.
- SOLBRIG, O., E. MEDINA y J. SILVA. 1996. Determinants of neotropical savannas. Biodiversity and ecosystem processes. A global perspective. Springer.
- TERRADAS, J. 1991. Mediterranean woody plant growth forms, biomass and production in the eastern part of the Iberian Peninsula. *Oecologia Aquatica* 10: 337-349.
- TERRADAS, J. 1996. Ecologia del foc. Proa. Barcelona.
- TOMASELLI, R. 1981. Relationships with other ecosystems: temperate evergreen forests, Mediterranean coniferous forests, savannas, steppes and desert shrublands. Pp 123-130, in F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Spetch (eds): Mediterranean type shrublands. Elsevier. Amsterdam.
- TRABA, J., M. ORTEGA, C. LEVASSOR y B. PECO. 1996. Cambios en la composición del banco de semillas por abandono del uso ganadero. Actas de la XXXVI reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos.
- VACHER, J. 1984. Etude agroecologique des dehesas de la Sierra Norte de Seville, Andalousie, Espagne. CEFECNRS. Montpellier.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA y E. FERNÁNDEZ - GALIANO. 1987. Flora vascular de Andalucía Occidental. Ketres. Barcelona.
- VERDÚ, A.M.C., LL. FERRES, F. RODÁ y J. TERRADAS. 1980. Estructura y funcionalismo de un encinar montano en el Montseny. *Mediterranea* 4:51-68.
- WESTOBY, M., B. WALKER y I. NOY-MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-274.
- ZEDLER, P.H. 1981 Vegetation change in chaparral and desert communities. Pp 406-430, in D. C. West, H. H. Shuggart y D. B. Botkin (eds): Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag. Nueva York.

Recibido febrero 1998; revisado marzo 1998; aceptado mayo 1998.