



# **UNIVERSIDAD DE SALAMANCA**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA, ECOLOGÍA,  
EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA**

**EFFECTO DE LA MANIPULACIÓN DE LA DIVERSIDAD SOBRE EL  
ESTABLECIMIENTO DE COMUNIDADES VEGETALES EN TIERRAS  
DE CULTIVO ABANDONADAS EN LA DEHESA SALMANTINA**

Memoria presentada por D. Jimmy Edgard  
Alvarez Diaz para aspirar al grado de Doctor  
por la Universidad de Salamanca.

Salamanca, Junio de 2008

La presente Memoria de Tesis titulada “*Efecto de la manipulación de la diversidad sobre el establecimiento de comunidades vegetales en tierras de cultivo abandonadas en la dehesa salmantina*”, ha sido realizada bajo mi dirección en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA), adscrito al Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y estimo que puede ser presentada ante el tribunal que lo ha de juzgar.

Y para que así conste lo firmo en Salamanca a      de junio de 2008.

Dr. Ignacio Santa Regina Rodríguez

Vº Bº, la Tutora

Dra. Belén Fernández Santos

## AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA-CSIC), a sus directivas, personal administrativo y científico por las facilidades logísticas brindadas y la amabilidad que recibí durante toda mi estancia.

Al Doctor Ignacio Santa Regina quien me brindó toda su amistad y me permitió formar parte del grupo de investigación del proyecto CLUE de la Unión Europea (*CHANGING LAND USAGE, Enhancement of biodiversity and ecosystem functioning*). Sin su confianza, paciencia y dirección esta tesis no hubiera sido posible terminarla con éxito, con su apoyo incondicional logré optar a una nueva beca, por lo que espero no haberlo defraudado durante este tiempo presente y futuro.

Al Programa ALβAN de la Unión Europea por la nueva beca de estudios concedida, sin la cual hubiera sido imposible regresar a España para terminar la tesis doctoral que ya había empezado.

A los Doctores Claudino Rodríguez-Barrueco, Mariano Igual, Alvaro Peix y Ángel Valverde, del grupo de Interacción Planta-Microorganismo, quienes me permitieron utilizar las facilidades de su laboratorio y me brindaron desinteresadamente toda su colaboración profesional y personal en todos los momentos.

A Sergio Salazar, becario predoctoral del grupo de Interacción Planta-Microorganismo, por su amistad y desinteresada colaboración durante mi estancia en el instituto.

A la Doctora Belén Fernández Santos del Área de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, tutora de esta memoria de grado, quien sin su colaboración no hubiera llegado a buen término.

A Monika Echavarria, sólo ella sabe lo difícil que fue dejar España sin haber terminado el doctorado y volver para finalizarlo. Recuerdo gratamente toda nuestra experiencia vivida en Salamanca y te agradezco inmensamente por todo el apoyo y ánimo mutuo; fue la mejor forma para terminar el escrito en el plazo fijado y con la calidad prevista. Sin tí hubiera sido imposible.

A toda mi familia, mis padres, hermanos, madrina y sobrinas que son el motor para terminar rápido y volver a su encuentro pero en mejores condiciones. Toda esta lucha va por ellos.

A mi querida Suramérica, de quien cada día me siento más orgulloso, gracias a todas las personas que están abriendo un camino nuevo de paz y esperanza, que yo pensaba era imposible, por eso se está convirtiendo en el mejor lugar del mundo gracias a nuestros presidentes progresistas.

Al gran inspirador de mi vida, Jesús, quien apartado de cuestiones religiosas, se ha convertido en mi guía para salir de los momentos más difíciles.

*“Moral y Luces son nuestra primera  
necesidad”*

*(Simón Bolívar)*

## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA: UN CONCEPTO MULTIFACÉTICO.....</b>	<b>4</b>
<b>1.2. EFECTO DE LA DIVERSIDAD SOBRE LOS PROCESOS DEL ECOSISTEMA .....</b>	<b>7</b>
<b>1.2.1. Diversidad y funcionamiento del ecosistema.....</b>	<b>8</b>
<i>Relación productividad-diversidad.....</i>	<i>11</i>
<i>Equitatividad .....</i>	<i>13</i>
<b>1.2.2. Mecanismos asociados con la relación diversidad-productividad.....</b>	<b>14</b>
<b>1.2.3. Diversidad y estabilidad del sistema .....</b>	<b>16</b>
<b>1.2.4. Efecto de la hojarasca sobre procesos del ecosistema .....</b>	<b>19</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>21</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>23</b>
<b>3.1. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO .....</b>	<b>23</b>
<b>3.1.1. Situación Geográfica y Topográfica .....</b>	<b>23</b>
<b>3.1.2. Climatología .....</b>	<b>23</b>
<b>3.1.3. Tipificación bioclimática.....</b>	<b>25</b>
<b>3.1.4. Suelos .....</b>	<b>26</b>
<b>3.1.5. Caracterización de la vegetación .....</b>	<b>28</b>
<b>3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL .....</b>	<b>33</b>
<b>3.2.1. Manipulación de la diversidad específica .....</b>	<b>33</b>
<i>Instalación de los tratamientos .....</i>	<i>35</i>
<i>Muestreo de la vegetación.....</i>	<i>37</i>
<b>3.2.2. Facilitación de la colonización .....</b>	<b>37</b>
<b>3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....</b>	<b>39</b>
<b>3.3.1. Descripción del modelo ANOVA utilizado en el experimento .....</b>	<b>39</b>
<b>3.3.2. Descripción de la Diversidad y equitatividad.....</b>	<b>40</b>
<b>3.3.3. Funcionamiento del Ecosistema .....</b>	<b>43</b>
<i>Productividad de la comunidad de plantas .....</i>	<i>43</i>

<i>Relación entre la diversidad y la productividad</i> .....	44
<i>Variabilidad temporal de la productividad</i> .....	44
3.3.4. Comparación entre los tratamientos de siembra .....	45
<i>Comportamiento de las especies colonizadoras – grado de</i> <i>competencia entre especies</i> .....	47
3.3.5. Heterogeneidad de la vegetación.....	48
3.3.6. Estructura de la comunidad .....	49
3.3.7. Estabilidad temporal.....	51
3.3.8. Ordenación de la composición de especies entre tratamientos .....	52
<i>Análisis de la variación de la composición de especies en años</i> <i>específicos</i> .....	54
<i>Descomposición de la variabilidad de la composición de especies</i> .....	55
<i>Análisis de la variación de la composición de especies a lo largo</i> <i>del tiempo</i> .....	56
3.3.9. Facilitación de la colonización (Stepping-stone).....	59
<i>Tipos de análisis efectuados</i> .....	59
<b>4. RESULTADOS</b> .....	61
<b>4.1. COMPARACIÓN ENTRE LOS TRATAMIENTOS DE MANIPULACIÓN</b> <b>DE LA DIVERSIDAD</b> .....	61
4.1.1. Supresión de especies colonizadoras .....	61
4.1.2. Supresión explicada por el tratamiento de colonización natural. ....	65
4.1.3. Dominancia de las especies sembradas .....	69
4.1.4. Rendimiento de especies sembradas .....	79
<b>4.2. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA</b> .....	87
4.2.1. Modelo de dominancia de las comunidades establecidas experimentalmente .....	87
4.2.2. Productividad.....	93
4.2.3. Relación especies perennes – especies anuales (P:A).....	97
4.2.4. Cambio temporal de la biomasa.....	99
<b>4.3. DESCRIPCIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES</b> .....	106

4.3.1. Curvas abundancia-rango de especies .....	106
4.3.2. Heterogeneidad de la vegetación .....	113
4.3.3. Diversidad de especies .....	119
4.3.4. Equitatividad y dominancia de especies .....	128
4.3.5. Estabilidad Temporal.....	137
<i>Modelo de diversidad-estabilidad</i> .....	137
4.4. ORDENACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES .....	142
4.4.1. Efecto de la manipulación de la diversidad.....	142
4.4.2. Ordenación de los tratamientos de manipulación de la diversidad .....	155
4.4.3. Variabilidad anual de la composición de especies .....	160
4.5. FACILITACIÓN DE LA COLONIZACIÓN .....	163
4.5.1. Comportamiento anual de las parcelas stepping stone .....	163
4.5.2. Efecto sobre la composición de especies .....	168
5. DISCUSIÓN .....	172
5.1. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA .....	172
5.1.1. Ensamblaje de las comunidades .....	172
<i>Especies sembradas</i> .....	172
<i>Colonización natural</i> .....	176
5.1.2. Composición de especies y de grupos funcionales .....	182
5.1.3. Diversidad de especies .....	186
<i>Diversidad de especies en relación con diferentes escalas</i> <i>espaciales</i> .....	190
5.1.4. Equitatividad de especies .....	194
5.2. RELACIONES FUNCIONALES ENTRE LA DIVERSIDAD Y LA PRODUCTIVIDAD .....	201
5.2.1. Producción de biomasa .....	201
5.2.2. Relación productividad-diversidad negativa .....	204
5.2.3. Efecto de la no retirada anual de biomasa sobre la relación productividad - diversidad.....	213
5.2.4. Efecto de muestreo y uso complementario de los recursos .....	216



[Escribir texto]

<i>Sobreproducción</i> .....	220
<b>5.3. ESTABILIDAD TEMPORAL DEL ECOSISTEMA</b> .....	<b>224</b>
<b>5.3.1. Variabilidad temporal de la biomasa</b> .....	<b>224</b>
<b>5.3.2. Relación de la abundancia (cobertura) y la diversidad de especies</b> .....	<b>229</b>
<b>5.3.3. Relaciones Funcionales Diversidad-Estabilidad Temporal</b> .....	<b>231</b>
<b>5.4. IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN</b> .....	<b>236</b>
<b>6. CONCLUSIONES</b> .....	<b>243</b>
<b>7. BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>251</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>277</b>

## INTRODUCCIÓN

El presente trabajo analiza la sucesión de las comunidades vegetales establecidas experimentalmente en tierras de cultivo abandonadas, bajo el desarrollo del proyecto CLUE (*CHANGING LAND USAGE, Enhancement of biodiversity and ecosystem functioning*), en el que participaron diferentes países europeos, entre ellos el grupo de Interacción Planta-Microorganismo del IRNASA-CSIC (van der Putten *et al.* 2000, Leps *et al.* 2001, 2007, Hedlund *et al.* 2003). Este proyecto surgió de la necesidad de restaurar la biodiversidad y los procesos naturales del ecosistema en tierras de cultivos abandonadas, cuyas áreas de extensión se incrementaron después de la aplicación de la política agraria comunitaria (PAC). Dentro de los objetivos planteados por este proyecto se encuentra el desarrollo de técnicas que permitan acelerar la restauración de las comunidades naturales desde una agricultura intensiva (monocultivo cerealista) a un ecosistema natural o semi-natural que pueda ser aprovechado en un régimen extensivo (dehesa).

Debido a la aplicación sistemática de las prácticas agrícolas modernas, la vuelta a las condiciones naturales anteriores al cultivo puede ser muy lenta y numerosos los problemas que emergen durante la restauración natural (Knops & Tilman 2000). Uno de los principales cambios que acontecen en la transformación de las tierras agrícolas abandonadas es su conversión desde un sistema alto en entradas/salidas hacia otro más bajo. Las primeras especies que van a establecerse durante la transformación del sistema son unas pocas y persistentes malas hierbas de cultivo, que dominan el banco de semillas (Bekker *et al.* 1997). Estas plantas son en su mayoría oportunistas, con una capacidad relativamente pobre de explotación de los recursos por parte de sus raíces (Grime 2001). Durante la fase inicial después del abandono del cultivo, el desarrollo de la vegetación dominada por estas especies que son buenas colonizadoras y competitivas, pero sólo cuando la disponibilidad de recursos es alta, puede retardar la sucesión durante algunos años (Guo & Rundel 1997, Hooper 1998). Ello se debe a que disminuyen los recursos del sistema y se perpetúan las condiciones iniciales al impedirse el desarrollo normal de la vegetación (Leps & Rejmánek 1991, Hansson & Hagelfors 1998).

De la misma forma, a medida que el suministro de nutrientes de las reservas naturales del suelo se hace escaso aumenta la presión competitiva entre las especies, beneficiándose

sólo aquellas con una arquitectura radical más extensa (Berntson 1994). Es por ello que la presencia de plantas generalistas en los primeros estadios de la sucesión posiblemente contribuya a estabilizar e incrementar el contenido de nutrientes, evitando la pérdida de recursos minerales y aumentando la resistencia de las plantas a los distintos tipos de estrés. La ausencia de intervención en este sentido, especialmente en los años inmediatos al abandono, favorece el lixiviado de nutrientes, constituye un reservorio de malas hierbas capaces de deteriorar campos adyacentes y altera la estética del paisaje, condicionando la decisión de la población implicada sobre la restauración de la tierra agrícola.

En tal sentido, se manipuló la diversidad a fin de contrarrestar la dominancia de especies tempranas de la sucesión secundaria (malas hierbas de cultivo), consideradas como una fuerza importante en la determinación de la dinámica de la vegetación. De tal forma que se cambiarán las fases iniciales de la sucesión mediante la siembra de especies de plantas características de estadios más tardíos. El objetivo principal de estos experimentos que manipulan un grupo de especies, es la evaluación de la asociación entre los cambios de la biodiversidad y su impacto sobre el funcionamiento o la estabilidad del ecosistema. Aunque tales asociaciones han sido sugeridas durante décadas (McNaughton 1993), estos experimentos han probado ser útiles para evaluar empíricamente estas hipótesis (Loreau 2000). Una vez que se ha establecido la existencia de esta asociación, un segundo objetivo es la determinación de los mecanismos que la hacen posible. Debido a que la biodiversidad conlleva un gran número de factores, un buen diseño experimental debe ser capaz de identificar los componentes de la biodiversidad (p.e., riqueza, grupos funcionales o identidad de especies) responsables del efecto.

Los supuestos ecológicos detrás de la manipulación de la diversidad, se basan en la teoría de la sucesión, la cual proporciona una fuerte capacidad de predicción, además de ser fuente de las hipótesis utilizadas en la restauración ecológica. Las principales cuestiones concernientes con el estudio de la sucesión de las comunidades vegetales establecidas experimentalmente, mediante la siembra de especies en baja y alta diversidad, es si su trayectoria puede ser predecible o no, y en un ámbito más práctico si esta siembra puede acelerar la sucesión que se da en condiciones naturales. Una forma para responder a estas cuestiones quizás resida en detallar las características que un estadio cualquiera de la sucesión presenta en el desarrollo del siguiente. Se ha sugerido que la concreción de un

estadio particular está determinada por el inmediatamente anterior debido a relaciones secuenciales y de causa-efecto.

La sucesión secundaria que es una consecuencia generalizada del cambio de uso de la tierra, muestra que durante el curso de la sucesión de especies con altas tasas de captura de recursos y relativo crecimiento (Bazzaz 1996), son progresivamente reemplazadas por especies con características opuestas, mientras los procesos del ecosistema tienden a desacelerarse (Garnier *et al.* 2004). Aunque tales procesos del ecosistema, así como la utilización de los recursos o la productividad, pueden ser afectados por la diversidad de las especies presentes en cada momento, hay pocas evidencias empíricas que muestren el efecto de la diversidad sobre los procesos de la sucesión (van der Putten *et al.* 2000). En conformidad con esta apreciación, en este estudio se analizaron los resultados de diversidad y composición de especies tomados durante siete años de muestreo en un campo de cultivo abandonado de la dehesa salmantina: el primer período se extendió desde el año de establecimiento de las parcelas experimentales en 1996 hasta 1999 y el segundo período desde 2002 hasta 2004.

## 1.1. LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA: UN CONCEPTO MULTIFACÉTICO

En términos prácticos, para especificar la definición y medición de la *diversidad específica*, se consideran dos componentes: la *riqueza de especies* (número de especies) y la *equitatividad* (distribución de abundancia entre especies). Al mismo tiempo, debe ser entendida como una propiedad emergente de las comunidades que proporciona información acerca de su estructura. Toda comunidad es un conjunto de especies con abundancias relativas diferentes, dentro de éstas sólo unas pocas alcanzan valores relativamente altos con relación a las demás, y son llamadas *dominantes*, porque su actividad biológica afecta directa o indirectamente, por modificaciones del ambiente, a las otras especies. Pero son estas últimas, que por analogía se llaman *subordinadas*, las que marcan el grado de diversidad de la comunidad (Grime 1998).

Los componentes de la diversidad se caracterizan por la forma en que la presencia de cada especie es ponderada por un aspecto de importancia como la abundancia o la biomasa. Tomando en cuenta la riqueza de especies, cada especie contribuye a la diversidad de forma similar sin importar su abundancia o biomasa, mientras que algunas medidas como la equitatividad pondera cada especie por su abundancia relativa o biomasa. Los índices de diversidad de especies (p.e.  $1/D$  de Simpson o  $H'$  de Shannon) representan medidas compuestas y son diseñados para que la riqueza y la equitatividad sean matemáticamente independientes (Smith & Wilson 1996). Pero otras medidas se enfocan sobre un restringido grupo de especies como los índices de dominancia (p.e.  $d$  de Berger-Parker) que valoran la importancia relativa de las especies que más contribuyen a la abundancia o biomasa total. En contraste, hay otros tipos de índices que miden la rareza de las especies (p.e. índice no paramétrico de Chao o ACE), o aquella proporción de especies que cumplen con la restricción que su abundancia o biomasa relativa sea inferior a un límite definido (p.e. abundancia o biomasa relativa promedio; o  $<1/S$ , Camargo 1992).

Además de estos dos componentes principales de la diversidad específica, Nijs & Roy (2000) proponen un tercer componente que afecta los procesos y el funcionamiento del ecosistema. El grado en que difieren las especies, según su diferente capacidad de absorber nutrientes y convertirlos en biomasa durante su crecimiento, debe ser considerado como un componente integral de la diversidad, redefiniendo de este modo la variable diversidad como un concepto de índole multifacético. De tal modo, que algunas especies se parecen

más entre sí que con otras, lo que nos lleva a definir el concepto de *grupos funcionales* y el efecto inherente en la manipulación de especies: la *identidad de especies* (Leps *et al.* 2001, O'Connor & Crowe 2005).

Por tanto, considerar la diversidad en términos más generales, como *grupos funcionales*, resulta trascendental en el estudio del funcionamiento del ecosistema, ya que de otra forma no podría ser posible entender las causas y consecuencias de la distribución de una especie en un área determinada (Tilman 1999). Un *grupo funcional* se define como un grupo de especies que responden de forma similar a un factor dado (Lavorel *et al.* 1999, Tilman 1999). Han sido muchas las aproximaciones para clasificar los grupos funcionales y es improbable que se adopte universalmente una única clasificación debido a que el criterio de clasificación claramente depende de cuestiones particulares a responder, y del estado del conocimiento de los efectos individuales de las especies sobre los procesos del ecosistema (Roy 2001, Hooper *et al.* 2002). En relación con la productividad del ecosistema, varios grupos funcionales han sido identificados en base a la fisiología de las especies (C<sub>3</sub> vs. C<sub>4</sub>, fijadores de N vs. No fijadores), o su fenología (especies tempranas vs. tardías, anuales vs. perennes; Roy, 2001).

Las similitudes funcionales entre especies y, por tanto, su clasificación funcional tienen mucho que ver con los tipos de estrategias y formas de vida que son posibles en una región determinada. Los intentos por reconocer un pequeño número de grupos funcionales, que reflejen la existencia de relaciones entre las especies y el funcionamiento del ecosistema, se pueden clasificar dentro de dos métodos: unos que proponen dos extremos de especialización adaptativa de las plantas y otros que reconocen tres. El primero se basa en la teoría de selección *r* y *k* de MacArthur & Wilson (1967) y es expresado como un balance entre la competición y la colonización (Tilman 1990); y el segundo bajo el concepto triangular C-S-R (Grime 1997a), clasifica las especies como *competidoras* (C), *estrés-tolerantes* (S) y *ruderales* (R), en función de sus similitudes en el ciclo vegetativo y los factores (productividad y perturbaciones) que afectan a la variación en los hábitats.

La importancia del reconocimiento de estas estrategias reside en sus implicaciones ecológicas relacionadas con la estructura y la dinámica de las comunidades y los ecosistemas. Por tanto, la identificación de las estrategias ecológicas proporciona una herramienta para el entendimiento de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas

(Grime 2001), ya que éstas determinan qué especies son las apropiadas en un determinado hábitat. La clasificación de grupos funcionales se diseña alrededor de los *atributos* morfológicos, fisiológicos, de desarrollo y reproductivos, por lo que una única especie puede estar incluida en más de un grupo funcional. Smith *et al.* (1993) han expuesto claramente que el número de tipos funcionales debe ser mucho menor que el número de especies (no necesariamente menor que el número de especies dominantes), para tener aplicabilidad en el planteamiento de modelos genéricos o específicos. En teoría cabe pensar que podrían existir más grupos funcionales que número de especies, ya que cada especie puede tener varios atributos. Además dentro de una comunidad las *entidades* ecológicamente importantes, o las combinaciones de atributos, pueden exceder el número de especies. Sin embargo, la interrelación que se establece entre distintos atributos, permite suponer un reemplazo funcional entre ellos haciendo que exista un número limitado de combinaciones que pueda ocurrir en las especies totales presentes (Smith *et al.* 1993).

Al considerar las relaciones entre la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, es necesario describir claramente algunos términos que van a ser utilizados frecuentemente. *Funcionamiento del ecosistema* denota la suma total de los procesos que operan al nivel del ecosistema e incluyen, el ciclo de la materia (nutrientes) y los flujos de energía; y todos aquellos procesos que ocurren en niveles inferiores del ecosistema, pero que tienen un impacto sobre el modelo general como la interacción entre especies. Los *procesos del ecosistema* encierran los flujos de materia y energía dentro y entre comunidades (productividad primaria, inmovilización microbiana, retención de nutrientes, etc.). Aquellos procesos, tales como las interacciones entre las especies (competición, predación, mutualismo, etc.), deben ser incluidos bajo el término *procesos de la comunidad*. Otros autores (Schlapfer & Schmid 1999) usan el término *propiedades y procesos* indistintamente, al considerar que como resultado de ciertos procesos pueden diferenciarse determinadas propiedades (p.e. diversidad vs. estabilidad), aunque en ocasiones tal diferenciación entre ambos términos no queda muy clara. Los términos *modelos del ecosistema* o de la *comunidad* hacen referencia a la cuantificación y configuración de la materia y la energía en los componentes bióticos y abióticos del ecosistema, en el primer caso; mientras que la abundancia y la distribución espacial de las especies en el segundo.

## 1.2. EFECTO DE LA DIVERSIDAD SOBRE LOS PROCESOS DEL ECOSISTEMA

A partir de estudios experimentales y observacionales, dos hipótesis principales han sido propuestas para explicar como la biota en una comunidad influye en los procesos del ecosistema: 1) la hipótesis de diversidad y 2) la hipótesis de proporción de masas. La primera hipótesis propone que la diversidad de especies y la diversidad de atributos funcionales de una comunidad influyen en los procesos del ecosistema a través de varios mecanismos como el efecto de muestreo o la complementariedad de uso de los recursos (Tilman 1997a). En general, independiente del mecanismo actuante, a mayor diversidad se propone que existen mayores estrategias en el uso de los recursos, con lo cual los efectos sobre este uso, junto con los flujos de nutrientes, serán mayores que en una comunidad menos diversa (Diaz & Cabido 2001). La hipótesis de diversidad es sustentada por estudios que han observado efectos significantes de la riqueza de especies y de grupos funcionales sobre los procesos del ecosistema (p.e. Tilman *et al.* 1997, van der Heijden *et al.* 1998, Spehn *et al.* 2005).

En contraste, la hipótesis de proporción de masas propone que los procesos del ecosistema son muy determinados por los atributos funcionales de las especies dominantes en una comunidad, y son menos sensibles a la riqueza de especies menos abundantes (Grime 1998). Aunque ha recibido menos atención que la hipótesis de diversidad, la hipótesis de proporción de masas se sustenta en pocos estudios que explícitamente han probado sus predicciones (p.e. Garnier *et al.* 2004, Violle *et al.* 2006, Polley *et al.* 2007). Adicionalmente, esta segunda hipótesis es indirectamente sustentada por un incremento en el número de estudios que reflejan la gran influencia de la identidad de especies sobre los procesos del ecosistema (p.e. Downing & Leibold 2002, Hooper & Dukes 2004). Ambas hipótesis no son mutuamente excluyentes, y es posible que la diversidad de la comunidad y la identidad funcional de las especies dominantes sean efectos complementarios sobre los procesos del ecosistema pero es improbable que ambos mecanismos influyan similarmente sobre los procesos del ecosistema. A pesar de ser dos concepciones diferentes, sólo hay un estudio (Thompson *et al.* 2005) que ha comparado directamente el poder de explicación de la hipótesis de diversidad con la proporción de masas.



### **1.2.1. Diversidad y funcionamiento del ecosistema**

El debate en Ecología durante las últimas décadas se ha centrado en los efectos de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema (Thompson & Starzomski 2007). El gran número de experimentos que estudian esta relación (revisado por Hooper *et al.* 2005) refleja la alta inquietud con respecto a la pérdida de especies y el declive de la biodiversidad. Este tipo de estudios comparan comunidades con diferentes densidades de siembra, y luego correlacionan la diversidad con algún parámetro que mide el funcionamiento de estos ecosistemas como la productividad. En estos experimentos, por lo general, se encuentra alguna correlación entre las dos variables debido a que el funcionamiento del ecosistema y la diversidad se ven igualmente afectados por las condiciones ambientales (p.e. disponibilidad de nutrientes; Leps 2004a). Esta correlación puede ser negativa o positiva, dependiendo si la productividad del entorno examinado corresponde a la relación ascendente o descendente de la curva arqueada que se obtiene de la relación productividad-diversidad (Al-Mufti *et al.* 1977).

La mayoría de estudios que han encontrado que la diversidad tiene efectos positivos sobre procesos del ecosistema (Hooper & Vitousek 1998, Hector *et al.* 1999, Tilman *et al.* 2001, Callaway *et al.* 2003), han utilizado el número de especies como la única medida de diversidad y, más aún, han sugerido que este incremento puede conducir a un aumento de la productividad a través de la complementariedad de especies (Hooper 1998, Dukes 2001a, Roscher *et al.* 2005). Sin embargo, estas conclusiones se han derivado de experimentos que han utilizado un número muy bajo de especies (Kahmen *et al.* 2005) y midiendo sólo la riqueza de especies sin controlar otros componentes de la biodiversidad (Jiang *et al.* 2007). De tal forma, que la riqueza de especies por sí sola tiene poco efecto sobre procesos del ecosistema (p.e. productividad), porque incorpora poca o nula información acerca de las especies individuales (Petchey *et al.* 2004) o ignora las similitudes o diferencias entre los atributos funcionales de las especies (Hooper *et al.* 2002).

Basados en los resultados publicados hasta la fecha es claro que no hay una relación positiva universal entre la diversidad y el funcionamiento del ecosistema. Hooper *et al.* (2005) dividen las relaciones observadas en dos grupos: unos con resultados ciertos y otros con resultados muy confiables. Esta clasificación, muestra que la alta certidumbre de los

efectos de las especies sobre el funcionamiento del ecosistema se basan en los atributos funcionales de las especies, por lo que el efecto de la pérdida de especies sobre el ecosistema dependerá del tipo de especie involucrada, la comunidad en que se presenta y el tipo de función del ecosistema investigado. Mientras que la alta confiabilidad permite asegurar que la diversidad incrementa la habilidad de los sistemas en hacer frente a cambios ambientales e invasiones de especies nocivas.

Otras consideraciones deben ser tenidas en cuenta durante la interpretación de los resultados, como el hecho de que la identidad de especies juega un papel más importante que el número de especies (Mooney *et al.* 1995). A menudo, el efecto del incremento de la diversidad en estos experimentos se ve saturado por un número bastante bajo de especies. En promedio, el 90% de la productividad del tratamiento más diverso es alcanzado con 5 especies (Roy 2001). Es posible, por tanto, que muchos de los efectos de la diversidad, como los de otros factores intrínsecos a la comunidad, puedan ocultarse en el contexto de simples experimentos si los comparamos con las complicadas comunidades naturales, donde las interacciones y las fuerzas competitivas han actuado desde siempre (Leps *et al.* 2001). Sin embargo, resulta claro que la comparación de comunidades naturales que difieran en su riqueza, conlleva muchas limitaciones debido a los fuertes efectos de la productividad sobre la diversidad (Al-Mufti *et al.* 1977).

Asimismo, la variabilidad de las propiedades del ecosistema dentro de niveles de especies o riqueza funcional puede ser atribuida también a diferencias en especies o composición funcional (Cardinale *et al.* 2000). Hooper *et al.* 2005, recopilando información de varios estudios experimentales, sugieren que la composición de la comunidad (cuáles especies o grupos funcionales están presentes) son tan importantes como las especies o grupos funcionales por si solos (cuántas especies o grupos funcionales están presentes). Por ejemplo, muchos procesos del suelo parecen estar influenciados principalmente por características funcionales de las especies dominantes que por el número de especies presentes (Zak *et al.* 2003). La descomposición, dinámica de la materia orgánica del suelo, toma de nutrientes por microorganismos del suelo y retención de nutrientes, por ejemplo, están principalmente influenciados por diferencias en atributos funcionales (química foliar, fenología) de las plantas dominantes que por la diversidad de

especies (Hooper & Vitousek 1997, 1998, Wardle *et al.* 1997a, b, 1999, Bardgett & Shine 1999, Hector *et al.* 2002, Korthals *et al.* 2001).

Los efectos de la diversidad específica (como número de especies o identidad de especies), o de la diversidad funcional (número de grupos funcionales), sobre el funcionamiento de los ecosistemas tienden a incrementarse con la magnitud de las diferencias entre las especies o grupos funcionales (Loreau 2000). Además, y por definición, las diferencias funcionales pueden ser más acusadas entre grupos funcionales que entre especies. Así se ha encontrado que la diversidad de grupos funcionales tiene un mayor impacto sobre los procesos de los ecosistemas que la propia diversidad de especies (Tilman *et al.* 1997a, Hector *et al.* 1999, Loreau 2000). De este modo, las respuestas de los ecosistemas pueden ser erróneamente interpretados como consecuencia de esta composición diferencial de especies.

En general, cuando la diversidad de especies se usa como la única medida de biodiversidad, implícitamente se asume que todas las especies son igualmente diferentes (ignorando la identidad de gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, leguminosas, compuestas-otras) y que la contribución de cada especie al funcionamiento del ecosistema es igualmente importante. Sin embargo, hay a menudo grandes rangos de diferencias de los atributos entre las especies, y unas pocas especies claves pueden informar por una fracción grande del funcionamiento del ecosistema (Chapin *et al.* 1996). Estas diferencias de atributos y abundancias conducirán a respuestas no lineares al incremento de la diversidad de especies. En el estudio de Kahmen *et al.* (2005), por ejemplo, se confirma que la composición de especies es el parámetro más importante en la conducción de las relaciones de la diversidad con la productividad. De la misma forma, los factores ambientales y tipo de manejo utilizados tienen efectos importantes sobre el funcionamiento del ecosistema, pero su influencia sobre la productividad es indirecta y a través de la composición de la comunidad. El modelo asumido por estos autores, por tanto, indica que la composición de especies, los atributos funcionales de especies individuales, así como las interacciones entre especies, necesitan ser tomadas en cuenta para que el funcionamiento del ecosistema pueda ser fielmente entendido.

Aunque se ha escrito mucho sobre la importancia de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema, se mantiene un debate abierto sobre la relevancia de la

diversidad en ecosistemas naturales maduros (Aarssen 1997, Huston 1997, Grime 1998, Hector *et al.* 1999, Huston *et al.* 2000, Loreau 2001, Huston & Mcbride 2002, Thompson *et al.* 2005). Otro elemento clave en el debate sobre la relevancia de esta relación, es la aparente dicotomía entre las conclusiones derivadas de estudios experimentales (dentro del mismo sitio), que utilizan ensamblajes pequeños de especies y aquéllas que emergen de estudios observacionales (entre diferentes sitios) de comunidades maduras. La mayoría de experimentos han encontrado que un aumento de la diversidad incrementa la productividad, al menos en niveles de diversidad bajos (Tilman *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Roscher *et al.* 2005, Spehn *et al.* 2005). En contraste, se ha encontrado que la producción en comunidades naturales es más flexible a cambios en la diversidad de especies (Smith & Knapp 2003, Smith *et al.* 2004, Wardle & Zackrisson 2005, Suding *et al.* 2006).

### ***Relación productividad-diversidad***

Recientes estudios experimentales han mostrado que, en comunidades creadas artificialmente, la productividad toma diversos patrones en relación con la riqueza de especies (Aarssen *et al.* 2003). Mientras unos estudios encuentran relaciones positivas, entre ellas (van der Putten *et al.* 2000, Leps *et al.* 2001, Loreau & Hector 2001), otros las encuentran negativas (Wardle *et al.* 1997a, Grime 1998) o inconsistentes (Hooper & Vitousek 1997, Hooper 1998). Estos experimentos han articulado la hipótesis de que la pérdida de especies puede afectar al funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, la variabilidad de sus resultados ha provocado un intenso debate dentro de la ecología terrestre (Aarssen 1997, Grime 1997b, Hector, 1998, Chapin *et al.* 1998, Schwartz *et al.* 2000, Wardle 2001a). Al mismo tiempo, la mayoría de estos estudios han sido criticados por no separar los efectos debidos a probabilidades metodológicas del muestreo de otros efectos más biológicos (Spaekova & Leps 2002). Por tanto, existe una gran variedad de escenarios abiertos según se consideren los diferentes estudios (Fridley 2002).

Los experimentos de manipulación de la diversidad tienden a mostrar entonces una fuerte relación positiva que se debilita a altos niveles de diversidad, mientras que la mayoría de estudios observacionales muestran una relación arqueada (Aarssen 1997). Schwartz *et al.* (2000), en su revisión de estudios que estudiaron esta relación hasta 1998,

encontraron que siete de doce estudios observacionales mostraron efectos positivos de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema, mientras que los cinco restantes encontraron una relación negativa o nula. En el caso de los estudios experimentales, 17 encontraron un efecto positivo, y 11 un efecto negativo o nulo. La revisión reciente hecha por Thompson & Starzomski (2007) muestra que de 51 nuevos estudios, 29 presentan una clara relación positiva, 4 una relación negativa y 18 muestran resultados ambiguos. Estos datos indican que la relación positiva entre la diversidad y el funcionamiento del ecosistema ha sido exagerada por muchos autores y que se necesitan nuevas aproximaciones para clarificar la justificación de proteger la biodiversidad.

Pese a que la relación productividad-diversidad es inherente a cualquier comunidad natural, no puede ser interpretada como un efecto causal de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema (Leps 2004b). De tal forma, que en los experimentos que manipulan la diversidad, se considera a la diversidad de especies como una variable independiente con diferentes niveles de manipulación y el funcionamiento del ecosistema como una variable dependiente, que puede ser medida generalmente a través de la productividad. Además, las comunidades creadas experimentalmente con bajo número de especies contienen combinaciones aleatorias del conjunto de especies utilizadas para formar comunidades más diversas. De acuerdo con estas cuestiones metodológicas, casi siempre se encuentra un efecto positivo de la diversidad sobre la productividad, aunque no es sorprendente que se alcancen resultados diferentes ya que como destaca Loreau (2000), la carencia de un marco teórico sólido parece ser una de las razones de la discrepancia creada a la hora de interpretar el efecto de la biodiversidad sobre el funcionamiento del ecosistema.

Por consiguiente, a pesar de que la mayoría los experimentos de diversidad han probado las relaciones positivas entre la productividad y la diversidad (Tilman *et al.* 1996, 1997, 2001, 2002, Hector *et al.* 1999, Loreau & Hector 2001, Niklaus *et al.* 2001, Fridley 2003), la mayoría de análisis en esta relación se ha confiado, por lo general, a métodos univariados (ANOVAS, regresiones; Gross *et al.* 2000, Mittelbach *et al.* 2001, Thompson *et al.* 2005) y no han controlado los factores ambientales que pueden producir efectos idénticos a la diversidad (Hooper *et al.* 2005), ni tampoco se han considerado las interacciones recíprocas entre la productividad y la diversidad (Grace *et al.* 2007).

Asimismo, pocas investigaciones han examinado modelos más complejos involucrando influencias bióticas y abióticas sobre la diversidad (Grace & Pugsek 1997, Weiher 2003, Harrison *et al.* 2006), pero tales modelos no han previsto direccionar el impacto potencial de la diversidad sobre la productividad en sistemas naturales. Recientemente Kahmen *et al.* (2005) no encontraron efectos de la diversidad sobre la producción en vegetación montana madura utilizando modelaciones multivariadas.

La conclusión general que emerge de estos estudios experimentales sobre la relación productividad-diversidad, explica que la productividad es promovida por la diversidad, pero sólo ha sido posible demostrarse para un rango de la diversidad entre bajo a moderado. Por tal motivo, muchos autores hablan de la necesidad de cuantificar el grado del efecto de la diversidad sobre la productividad en sistemas naturales si estos resultados van hacer tomados posteriormente en prioridades de conservación (Chapin *et al.* 2000, Loreau 2001, Hooper *et al.* 2005, Stevens 2006). Como algunos autores han puntualizado (Wardle 2001, Kahmen *et al.* 2005), una expansión del entendimiento de esta relación dependerá de la reconciliación de los datos experimentales con los observacionales. Los nuevos experimentos se enfrentan con el reto de controlar los múltiples y simultáneos procesos del ecosistema de relevancia, que se encuentran dentro de los límites de sistemas naturales. En otras palabras, Hooper *et al.* (2005) han enfatizado que tal reconciliación requerirá una consideración integrada de controles abióticos y bióticos hasta ahora no tenidos en cuenta en la mayoría de experimentos que manipulan la diversidad.

### ***Equitatividad***

Los experimentos que estudian la relación diversidad-funcionamiento del ecosistema generalmente han manipulado el número o composición de especies, o grupos funcionales en las comunidades creadas (Mulder *et al.* 2004). Pero hasta la fecha, pocos son los estudios que han investigado los efectos del segundo componente de la diversidad, la equitatividad, sobre el funcionamiento del ecosistema (Wilsey & Potvin 2000, Wilsey & Polley 2002, Polley *et al.* 2003). La mayoría de experimentos crean comunidades de plantas que difieren en el número de especies, pero la abundancia proporcional de todas las especies constituyentes es similar (Tilman 1996, Hooper & Vitousek 1998, Hector *et al.*

1999, Mulder *et al.* 2001). Sin embargo, la biomasa y el número de especies casi nunca son distribuidos uniformemente entre las especies (Wilson *et al.* 1996, Weiher & Keddy 1999).

Los estudios de la relación entre la equitatividad-productividad en comunidades naturales intentan predecir qué pasa si una especie desaparece de una comunidad. Antes de desaparecer completamente una especie primero pasa por una serie de estados de baja abundancia (Chapin *et al.* 2000, Wilsey & Potvin 2000), de tal forma que la equitatividad puede disminuir mucho antes que la riqueza de especies (Mulder *et al.* 2004). Estos estudios también intentan conocer qué tipo de especies desaparecen y si pertenecen a un grupo aleatorio de todas las especies presentes en la comunidad. Los pocos estudios disponibles sugieren que las especies provienen de grupos no aleatorios de especies y que, además, tienden a ser especies de relativa baja abundancia y muy vulnerables (Gonzalez & Chaneton 2002). El conocimiento de los efectos de la equitatividad sobre la productividad enriquecerá directa o indirectamente la habilidad en predecir los cambios de productividad en sistemas naturales ante pérdidas de especies.

### **1.2.2. Mecanismos asociados con la relación diversidad-productividad**

Un problema asociado con los experimentos de diversidad radica en la correlación existente entre la diversidad y otros factores físicos o biológicos, que puede tener un fuerte efecto en la respuesta experimental observada (Huston 1997). Ciertos *tratamientos ocultos* no controlados pueden producir ciertas respuestas biológicas que son a menudo atribuidas a la diversidad cuando, en realidad, se deben a la combinación de varios factores. Resulta común, por tanto, confundir el efecto de la *identidad de las especies* con el efecto de la diversidad *per se* (Huston 1997), cuando se evalúa la semejanza entre especies, en relación con su papel y su capacidad de *impacto* en los procesos del ecosistema. Por ejemplo, la dinámica de los nutrientes es crucial para determinar la relación entre la diversidad y la productividad (Al-Mufti *et al.* 1977), ya que esta última depende de la adquisición de los elementos minerales esenciales como recurso y de las características morfológicas que determinan la diferente disposición y desarrollo de la biomasa radical en el suelo. Esta estructura morfológica está a su vez directamente relacionada con la *identidad de especies* presentes, particularmente cuando las especies cumplen diferentes funciones dentro del ecosistema (O'Connor & Crowe 2005).

Dos mecanismos se han propuesto para explicar por qué las comunidades más diversas presentan mayor productividad, uno es el efecto de la complementariedad de nicho (uso complementario de los recursos), y el otro es el efecto de muestreo (Tilman 1999). La respuesta del ecosistema a la riqueza de especies puede ocurrir mediante el uso complementario de los recursos si las plantas difieren en la forma en que capturan los nutrientes, la luz y el agua (Hooper & Vitousek 1997, Loreau 2000, van Ruijven & Berendse 2003). Si los nutrientes están limitados en el suelo, las plantas no pueden ser capaces de expresar diferencias en la captura de recursos y su utilización. Bajo tales circunstancias (condiciones de estrés) la relación entre la diversidad y la productividad está muy limitada. Por eso es que últimamente se argumenta que la identidad y el número de especies dentro de una comunidad afectan tales procesos del ecosistema (Hooper & Vitousek 1997, Hector *et al.* 1999, Spehn *et al.* 2000).

El *efecto de muestreo o selección* asume que sólo una o pocas especies, que podemos definir como *especies clave*, presentan importantes efectos sobre el ecosistema en virtud de sus atributos únicos. Debido al papel dominante de estas especies, tendrán mayor probabilidad de presentarse en ecosistemas más diversos, debido simplemente a un promedio estadístico. Este efecto fue propuesto por Tilman (1997a) quien asumió la competición entre todas las especies por un único recurso limitante y, simultáneamente, fue propuesto por Huston (1997) bajo el nombre de *efecto de la probabilidad de selección*. Huston (1997) lo interpretó como un mero artefacto estadístico o *tratamiento oculto* que invalidó los resultados explicados por este efecto, a diferencia de Tilman (1997a) quien sí lo consideró como un efecto válido de la diversidad.

Se ha sugerido, por el contrario, otro tipo de mecanismos para explicar el efecto positivo de la diversidad de especies. El *uso complementario de los recursos* permite que las comunidades más diversas puedan explotar mejor una amplia proporción de los recursos del ecosistema (Loreau 1998). La diversidad conlleva a una mayor diversificación de nichos en un ecosistema dado que, a su vez, bajo condiciones de intensa competición, muestra un contrastado y complementario uso, en el tiempo y en el espacio, de los recursos (Tilman 1999). Por tanto, comunidades con este tipo de mecanismo son menos sensibles a la pérdida de especies ya que pueden ser reemplazadas por otras (Lawton & Brown 1993, Hooper & Vitousek 1997). Un experimento debe ser capaz de distinguir el efecto de



muestreo de otros efectos más biológicos, como el uso complementario de los recursos (Loreau, 1998). El *efecto de sobreproducción* propuesto por Tilman (1999), es una medida que puede ser considerada como una prueba de que mecanismos diferentes al efecto del muestreo están involucrados (Garnier *et al.* 1997, Spaekova & Leps 2002).

Los experimentos muestran que el incremento de la diversidad funcional conduce a un incremento de la productividad del ecosistema conocido como *sobreproducción* (Hooper *et al.* 2005, Gross *et al.* 2007). Este efecto puede ser causado por el incremento de la complementariedad funcional y/o facilitación. Si las especies son capaces de utilizar diferentes recursos, o si pueden usar el mismo recurso, temporal o espacialmente, entonces la complementariedad puede incrementar la utilización de los recursos. Similarmente, la facilitación también promueve la productividad de un ecosistema, si algunas especies aminoran las condiciones abióticas extremas y como resultado contribuyen al aumento de la disponibilidad de recursos para otros grupos.

Sin embargo, en la mayoría de experimentos, la sobreproducción ha sido relacionada con los efectos de las leguminosas fijadoras de nitrógeno y no es claro que pueda presentarse en otros grupos funcionales (van Ruijven & Berendse 2003, 2005). De esta forma, aunque varios experimentos destacan la importancia de la complementariedad de nicho como un mecanismo que promueve la relación productividad-diversidad (Smith & Knapp 2003, Smith *et al.* 2004, Kahmen *et al.* 2005, Wardle & Zackrisson 2005, Suding *et al.* 2006, Grace *et al.* 2007), al mismo tiempo sugieren que no pueden ser extrapolados a comunidades naturales, ya que las mayores interacciones competitivas reducen los efectos de complementariedad de nicho (Yachi & Loreau 2007).

### **1.2.3. Diversidad y estabilidad del sistema**

El efecto de la diversidad sobre el mantenimiento de la estabilidad ha sido examinado por varias hipótesis que utilizan diversas analogías para ilustrar el papel potencial de las especies en un ecosistema. La primera hipótesis (*rivet hypothesis*; Ehrlich & Ehrlich 1981) sugiere que cada especie juega un papel en la función del ecosistema y que todas las especies tienen un efecto igual y aditivo en función; por lo tanto, todas las especies importan. Schwartz *et al.* (2000) encontraron poco sustento para esta hipótesis, ya que sólo 3 de 20 estudios evaluados mostraron algún tipo de relación. Una segunda hipótesis

(*drivers & passengers hypothesis*; Walker 1992) asume, por el contrario, que en la mayoría de ecosistemas ciertas especies tienen un papel desproporcionado en la estabilidad del sistema (*drivers*), mientras otras especies tienen un efecto muy bajo (*passengers*). Esta hipótesis predice que la pérdida de un alto número de especies tendrá un efecto bajo, pero que la pérdida de algunas especies conducirá a una gran desestabilización del sistema. Esta valoración ha servido para que la mayoría de esfuerzos de conservación se concentren en aquellas especies raras, que no interactúan con otras especies del ecosistema y que no son capaces de substituir el efecto de una especie dominante (Smith & Knapp 2003).

En adición al papel de la diversidad en la estabilidad del sistema en un momento dado, la diversidad también puede contribuir a la estabilidad a través del tiempo. Esto es conocido como el *efecto de la cartera de valores* (*portfolio effect*; Doak *et al.* 1998), el cual supone que una comunidad con múltiples especies es equivalente a tener una cartera de valores con múltiples acciones para invertir, de tal forma que la comunidad cuenta con un seguro biológico en caso que cualquier variabilidad ambiental afecte a especies particulares. Tilman (1999) propuso la existencia teórica de este efecto, que ha sido corroborada posteriormente por estudios teóricos (Lhomme & Winkel 2002) y empíricos (Ives *et al.* 1999, Scheffler *et al.* 2001). En las condiciones actuales de cambio climático global, el estudio de la habilidad que tienen los ecosistemas de amortiguar las perturbaciones a cambios extremos ha crecido en importancia. A escala global, cobra cada día más relevancia el papel de la biodiversidad sobre el incremento de la resistencia a cambios ambientales expeditos, como la eutrofización y el calentamiento global (Hooper *et al.* 2005). Por lo tanto, la pérdida de especies puede no ser tan importante en términos del papel actual de las especies, sino más bien en términos del papel que una especie pueda funcionalmente cumplir en un ambiente futuro (Thompson & Starzomski 2007).

La estabilidad de un sistema ecológico, también se ha entendido como el cambio de la resistencia de una comunidad a invasiones de especies exóticas o no deseables. Sin embargo, la evidencia del efecto de la diversidad sobre la invasión de especies exóticas permanece contradictoria. Por ejemplo Sax & Graines (2003) han demostrado que la diversidad cambia de modo diferente dependiendo de la escala espacial evaluada; por lo tanto, parece que existe un efecto diversidad-invasibilidad dependiente de la escala espacial (Thompson & Starzomski 2007). A escalas locales, la diversidad incrementa el

suceso de la invasión de especies (Levine & D'Antonio 1999), mientras a escalas más grandes, el aumento de la diversidad puede repercutir negativamente sobre la efectividad de las invasiones (Levine 2000). La mayoría de estudios de invasibilidad soportan la idea que comunidades más diversas excluyen más especies invasoras que comunidades menos diversas (Dukes 2001b, 2002, Kennedy *et al.* 2002, Levine *et al.* 2004). Sin embargo, se ha demostrado que la identidad funcional de las especies en lugar de la riqueza de especies per se, puede ser el factor más importante en la exclusión de especies invasoras (Crawley *et al.* 1999, Dukes 2001b, Hooper *et al.* 2005).

La estabilidad temporal (ET) mide el grado de constancia en una variable relativa con su media. ET se define como  $\mu/\sigma$ , donde  $\mu$  es la media para un periodo de tiempo y  $\sigma$  es su desviación estándar sobre el mismo intervalo. Muchos factores pueden causar que la abundancia y productividad primaria de las especies varíen, incluyendo la precipitación, temperatura, historias de vida e interacciones con otros organismos. Una mayor estabilidad temporal a mayor diversidad significa que existe menor cambio proporcional en la producción anual de la biomasa en parcelas con mayor diversidad de plantas (Tilman *et al.* 2006). Esta alta estabilidad de comunidades más diversas ha sido llamada el *seguro biológico* de la biodiversidad. Sin embargo, la consistencia y fortaleza de los efectos estabilizadores, a largo plazo, de la diversidad sobre la productividad del ecosistema contrasta con los efectos mezclados que se observan cuando perturbaciones, como la sequía, de corto plazo, afectan la diversidad (Pfisterer & Schmid 2002). La sequía, por ejemplo, afecta la proporción de la biomasa y siendo un factor independiente de la diversidad, indica que a corto plazo, la diversidad no tiene efecto sobre la resistencia proporcional de la estabilidad.

Diferentes experimentos en escala de las intermediaciones de plantas encontraron que con un incremento de la riqueza de especies la resistencia a la invasión también lo hace (Knops *et al.* 1999, Hector *et al.* 2001). Pero estos estudios experimentales son cuestionados, ya que mayor resistencia a la invasión en parcelas más diversas resulta de la complementariedad del nicho (Knops *et al.* 1999, Naeem *et al.* 2000). Aquellas parcelas con más especies son más eficientes en el uso de recursos, tales como la luz y nutrientes, dejando pocas oportunidades potenciales para las invasoras (Fargione *et al.* 2003, Fargione & Tilman 2005). En contraste, Crawley *et al.* (1999) y Wardle (2001b) han expuesto que

los modelos observados son en realidad el resultado del efecto de muestreo, o la mayor probabilidad de que parcelas más diversas contengan una de las pocas especies agresivas que dirigen la habilidad para resistir la invasión. Ahora es muy aceptado que estas interpretaciones no son mutuamente excluyentes, y que la complementariedad de nicho y el efecto de muestreo pueden actuar al mismo tiempo (Hooper *et al.* 2005).

#### **1.2.4. Efecto de la hojarasca sobre procesos del ecosistema**

En ecosistemas seminaturales, el grado de disturbio y el tipo de manejo se relacionan a menudo con la facilitación del reclutamiento de plántulas, ya que permiten la presencia de un alto número de micro sitios favorables (Bullock *et al.* 1994). En particular, en comunidades con una alta cantidad de follaje en pie, los disturbios regulares deben ser importantes para reducir la interferencia a nivel de las inmediaciones de las plantas (Tilman 1993, Krenová & Leps 1996, Foster & Gross 1998, Leps 1999). El corte, por ejemplo, reduce la inhibición de las plántulas por la biomasa de las plantas vivas y muertas (Foster 1999, Jensen & Gutkunst 2003), y proporciona intervalos abiertos en el follaje que pueden favorecer el establecimiento de plántulas (Hutchings & Booth, 1996, Kotorová & Leps 1999). Además, las diferencias en el lapso y frecuencia de los disturbios crean espacios para la germinación en diferentes estaciones y bajo condiciones ambientales variables (Lavorel *et al.* 1994).

Asimismo, la composición de estos pastizales seminaturales está muy influenciada por la recurrencia de la siega y el pastoreo. Después del abandono de los sitios, la sucesión secundaria conduce a un incremento en la productividad total del sistema y hojarasca, a cambios en la composición de la vegetación y a menudo en la disminución de la riqueza de especies (Jensen & Meyer 2001). Por ejemplo, la masa de la hojarasca en estos pastizales se incrementa desde 200 g/m<sup>2</sup> en estadios medios hasta cerca de 600 g/m<sup>2</sup> en estadios de sucesión más tardíos (Jensen & Gutkunst 2003). La hojarasca tiene diversos efectos sobre el rendimiento de plantas individuales (Violle *et al.* 2006). Puede facilitar el crecimiento temprano de las especies mediante el amortiguamiento de heladas letales, conservar el agua durante la sequía o adicionar nutrientes (Facelli & Pickett 1991a). Por el contrario, puede limitar la biomasa final de las plantas actuando como una barrera física, luz interceptada (Facelli & Pickett 1991b) o producción de toxinas (Foster & Gross 1997).

Además, la biomasa, generalmente, tiene efectos negativos sobre el rendimiento de las plantas después del establecimiento inicial, debido a la competencia por recursos (Suding & Goldberg 1999). Por lo tanto, el balance entre la influencia relativa de la hojarasca y la biomasa en el rendimiento variará durante la vida activa de las plantas.

El balance entre los efectos positivos y negativos de las plantas, generalmente refleja intercambios entre factores abióticos (Callaway & Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). La facilitación, por ejemplo, en condiciones secas cuando las relaciones planta-agua se conservan bajo la cobertura, excede el costo causado por bajos niveles de luz. Aquí, la hojarasca tiene un efecto positivo sobre la disponibilidad de agua y no tiene efecto sobre la luz transmitida a las especies importantes en estado adulto, probablemente explicando los efectos positivos en estas especies claves. Otros efectos indirectos de la hojarasca, como el aumento de la humedad del aire y la prevención de las fluctuaciones de temperaturas extremas, puede tener alguna influencia sobre el crecimiento de plántulas ocurriendo al final del invierno y la producción de semillas ocurriendo durante el verano seco (Holmgren *et al.* 1997, Eckstein & Donath 2005).

El tipo y la frecuencia de corte que se proponga como una medida de restauración de las tierras de cultivo abandonadas, dependerá de los procesos que naturalmente están determinando la composición de la comunidad en las zonas degradadas, así como del éxito de la siembra de especies tardías de la sucesión en comunidades compuestas por especies anuales altamente invasivas que repercuten negativamente sobre la estabilidad del ecosistema. De esta forma, el ensamblaje de las comunidades tiene implicaciones ecológicas para la restauración. Si las condiciones locales por sí solas determinan la composición de la comunidad, luego los esfuerzos de restauración deben enfocarse en retornar las condiciones locales (niveles de productividad, tasas de perturbaciones) a su estadio anterior. Sin embargo, si los procesos regionales o una combinación de condiciones locales y procesos regionales están determinando la composición de la comunidad, entonces las condiciones locales y procesos regionales necesitan ser restaurados para lograr la comunidad deseada (Young 2000).

## 2. OBJETIVOS

El objetivo principal de este estudio es analizar sí, después de siete años, la manipulación de la diversidad con siembra de especies tardías de la sucesión, en tierras de cultivo abandonadas influye en el desarrollo de la vegetación inicial, diversidad y abundancia de los grupos de especies no manipuladas, así como en los procesos del ecosistema (interacción de la diversidad con la productividad y estabilidad del ecosistema). De esta forma, se quiere probar, experimentalmente, el efecto que tiene la diversidad de especies *per se* sobre el funcionamiento de las comunidades de herbáceas creadas artificialmente. Para ello se han establecido diferentes objetivos parciales:

1. Establecer un seguimiento detallado de la dinámica de la vegetación, analizando el efecto de las mezclas de diversidad de especies de plantas de estadios de sucesión tardíos sobre la supresión de especies más tempranas en la sucesión (malas hierbas de cultivo). Se trata de valorar el efecto de la siembra de especies sobre el establecimiento y el desarrollo de las primeras plantas que ocupan el cultivo abandonado durante todo el período de experimentación.
2. Identificar el impacto de las diferentes comunidades establecidas (cuya diversidad inicial ha sido manipulada) sobre el funcionamiento del ecosistema, lo cual puede ser valorado mediante la relación entre la diversidad y la productividad anual.

En estos dos objetivos específicos, se prueba experimentalmente si las mezclas de especies sembradas en alta diversidad son más eficientes en la supresión de malas hierbas de cultivo presentes en el banco de semillas del suelo, y si en este proceso desarrollan mayor biomasa, por tanto, si existe una relación positiva entre la diversidad y la productividad. El diseño experimental utilizado también permite comprobar las diferencias entre los promedios de los tratamientos de manipulación de la diversidad, así como si las mejores réplicas obtenidas de un tratamiento de baja diversidad son comparativamente iguales con aquellas réplicas obtenidas de una siembra en alta diversidad, con lo cual se pueden identificar los mecanismos ecológicos responsables de esta relación.

3. Demostrar la importancia del efecto de la identidad de especies de aquéllas sembradas en el experimento, y así clarificar el grado de importancia del efecto de la diversidad *per se* sobre el funcionamiento del ecosistema.
4. Examinar si la facilitación de la inoculación de suelo proveniente de un ecosistema natural maduro, puede ser utilizado para aumentar la colonización de especies tardías en la sucesión y de esta forma acelerar la restauración o sucesión secundaria de las tierras de cultivo abandonadas.

La hipótesis fundamental del trabajo a contrastar es si la manipulación de la diversidad resulta beneficiosa para el desarrollo de comunidades de herbáceas maduras en un ecosistema del tipo dehesa, partiendo de la premisa que el aumento de la diversidad durante la sucesión aparece como un hecho relevante durante la misma. Debido a que la sucesión está manipulada experimentalmente desde su inicio, siendo este un momento crucial, y dado que consiste en una modificación irremediamente dual: por un lado modificamos la diversidad inicial como tal (riqueza), y por otro la composición de especies al incluir las de estadios tardíos y maduros del ecosistema. Además, se espera que hayan sido modificados los mecanismos que rigen la comunidad en desarrollo.

En definitiva, se quiere probar si el efecto de la diversidad *per se* es el principal responsable de estas modificaciones, o por el contrario, se deben atribuir, en un sentido más amplio, a una serie de factores que modifican el componente inicial de especies involucrado. La interpretación adecuada de la manipulación efectuada será clave para dilucidar si el efecto que se está midiendo, la mejora o no de las funciones y parámetros que caracterizan el ecosistema, puede ser atribuido a cualquiera de las causas mencionadas, o a una combinación de todas ellas.

### **3. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.1. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO**

##### **3.1.1. Situación Geográfica y Topográfica**

Las parcelas de 10 x 10 m, que se dispusieron para el estudio, están emplazadas en la Finca experimental Muñovela, propiedad del IRNA-CSIC, situada en el término municipal de Barbadillo (C.S.I.C., 40°54'00''N, 5°45'30''W), a 15 km de la ciudad de Salamanca, cuya altitud es de 850 m.s.n.m. Todos los trabajos relacionados con la preparación de las parcelas y la puesta en marcha del núcleo que constituye el diseño experimental, fueron realizados en abril de 1996. Estas parcelas se prepararon e instalaron sobre un suelo de tipo luvisol crómico, en una zona de la finca que forma parte de antiguos campos de cultivo dedicados, desde tiempo inmemorial, al monocultivo cerealista exclusivamente, o de manera excepcional a la rotación de monocultivos. El cultivo cerealista precedente fue abandonado al inicio de la experimentación, y el suelo utilizado fue previamente igualado, mediante el empleo de un cultivador.

##### **3.1.2. Climatología**

La Finca experimental Muñovela dispone de una estación meteorológica automática montada en 1974. La estación está situada a 830 m de altitud en una llanura que forma parte de la Rivera de La Valmuza, encontrándose a 50 m del arroyo del mismo nombre, lo que puede suavizar en parte el clima seco y continental. Las características climáticas siguientes (tabla 3.1, figura 3.1) proceden del registro de datos del IRNA-CSIC de Salamanca. Parte de este registro, el correspondiente al periodo 1977-1987, ya fue presentado en el trabajo de Blanco *et al.* (1989).

En cuanto a las precipitaciones, la finca experimental Muñovela cuenta con un aporte anual cercano a los 500 mm. La estación estival es típicamente continental; en otoño comienza a tener efecto la influencia atlántica, manifestándose por la aparición de las primeras lluvias en septiembre, las cuales se intensifican y se mantienen a niveles altos en

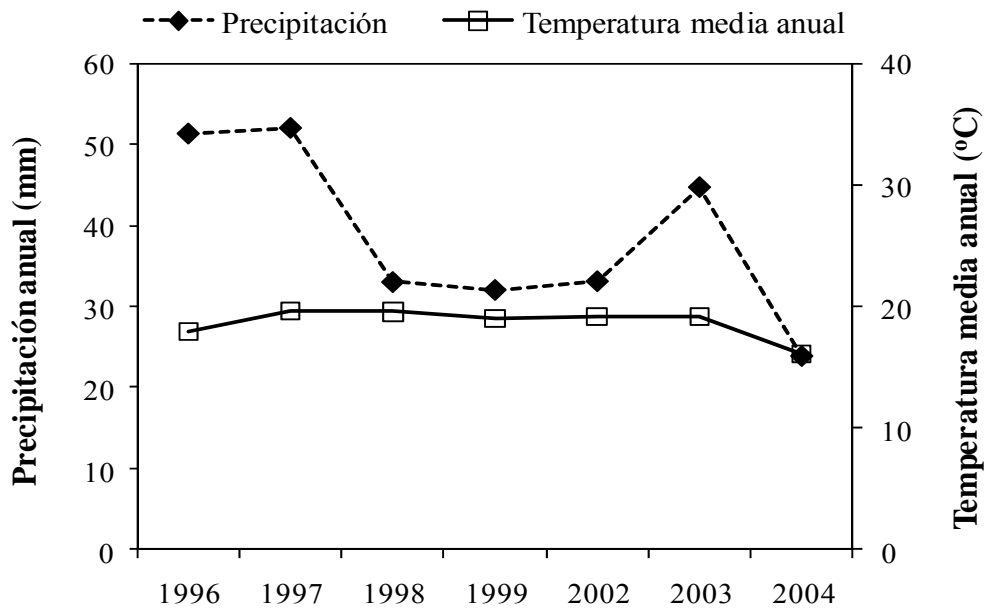


los meses sucesivos, alcanzando el máximo en cualquiera de estos últimos meses del año; en el mes de febrero aparece otro máximo menos marcado. Durante los meses de marzo, abril y mayo se mantienen unos niveles medios altos; aunque con oscilaciones interanuales muy marcadas, produciéndose posteriormente un acusado descenso de carácter tormentoso y esporádico con el mínimo en el mes de agosto.

**Tabla 3.1.** Precipitación anual (mm) y temperatura media anual (°C) del periodo 1996-1999 y 2002-2004.

<b>Precipitación anual (mm)</b>													
<b>Año</b>	<b>E</b>	<b>F</b>	<b>M</b>	<b>A</b>	<b>My</b>	<b>J</b>	<b>Jl</b>	<b>Ag</b>	<b>S</b>	<b>O</b>	<b>N</b>	<b>D</b>	<b>Anual</b>
<b>1996</b>	127	18,5	49,9	29,8	116	17,6	8,1	0	49,5	23,2	35,2	140	<b>51,2</b>
<b>1997</b>	54,9	3,4	0	31,8	60,5	66,6	11,8	28	23	39,8	206	97,2	<b>51,9</b>
<b>1998</b>	17,6	18,2	9,2	52,8	75,9	6	0	17,8	112	17,7	27,8	41,2	<b>33,0</b>
<b>1999</b>	28,8	29	23	19,6	46,2	9,6	0	0	76,4	101	1,4	49,2	<b>32,0</b>
<b>2002</b>	46,2	10,6	47,8	36,6	33,3	16,6	0,6	36,4	8,4	39,6	74,7	46,2	<b>33,1</b>
<b>2003</b>	93,7	49,8	31,2	52	20,3	16	12,4	16,9	52,4	108	57,8	25,4	<b>44,6</b>
<b>2004</b>	20	20	31	20,4	41,8	2	0	14,6	15	84,4	16,6	21	<b>23,9</b>
<b>Temperatura media anual (°C)</b>													
<b>Año</b>	<b>E</b>	<b>F</b>	<b>M</b>	<b>A</b>	<b>My</b>	<b>J</b>	<b>Jl</b>	<b>Ag</b>	<b>S</b>	<b>O</b>	<b>N</b>	<b>D</b>	<b>Anual</b>
<b>1996</b>	9,8	8,8	13	17	16,1	28,5	28,9	28,4	22,2	19,9	13,4	9,4	<b>18,0</b>
<b>1997</b>	12,3	14,4	14,3	21,8	20,3	20,7	29,1	30,8	28,8	21,4	12,7	9,2	<b>19,7</b>
<b>1998</b>	10,4	146	17,8	13,7	19,8	27,1	31,6	32,8	25,5	18,7	13,7	9,4	<b>30,5</b>
<b>1999</b>	10	11,3	14,5	18	22,3	28,1	32,8	28,4	24,1	17,7	10,9	10,3	<b>19,0</b>
<b>2002</b>	9,9	13,4	14,9	17,2	19,4	27,9	29,9	28,7	29	17,4	11,9	10,2	<b>19,2</b>
<b>2003</b>	7,7	8,7	16,2	16,4	22,8	30,4	30,7	32,8	26,3	16,5	13,1	8,7	<b>19,2</b>
<b>2004</b>	10,2	9,9	9,3	19,4	18,9	25	21,7	28,7	22,8	9,3	9,9	7,9	<b>16,1</b>

La temperatura media anual de la estación es de 20,2 °C, se ve afectada, tanto por su situación geográfica como por su altitud y orografía. Después de un verano con marcado carácter continental y como consecuencia de la penetración de masa de aire de origen atlántico, en septiembre se presentan temperaturas más frescas para alcanzar las mínimas en el mes de enero. A partir de febrero existe un suave ascenso de temperatura hasta el mes de mayo, que se hace brusco en los meses de julio y agosto. La temperatura media mensual más baja se produce en los meses de diciembre-enero (9,3-10 °C) y la más alta en los meses de julio-agosto (29,2-30,1 °C). En general, puede decirse que el invierno es frío y largo, la primavera corta y cambiante, el verano corto y caluroso, y el otoño suave.



**Figura 3.1.** Precipitación anual (mm) y temperatura media anual (°C) del periodo 1996-1999 y 2002-2004.

### 3.1.3. Tipificación bioclimática

De acuerdo con la tipificación bioclimática de Blanco *et al.* (1989), basado sobre diagramas ombrotérmicos de Bagnouls y Gaussen, la zona de estudio presenta un número de días secos efectivos (ST) entre 100 y 125, por lo que el clima se define como **termo-mediterráneo** atenuado y en función de los parámetros climáticos fundamentales de precipitación y temperatura media anual se añaden los calificativos de **semiárido** (400-600 mm) y **frío** (10-12 °C).

Siguiendo el método fitoclimático de la ficha hídrica de Thornthwaite se obtiene la clasificación climática de la estación según los siguientes criterios (Blanco *et al.* 1989):

*Índice hídrico anual:* Seco subhúmedo ( $C_1$ ), entre 0 y -20

*Eficacia térmica* (valorada por la ETP): Mesotérmico de tipo I ( $B'_1$ ), ETP = 651

*Índice de aridez* (Ia): y *de humedad* (Ih): para climas con Ia = 0 considerados secos, hay que emplear el índice de humedad en invierno Ih = 27.9, por lo que le corresponde el símbolo S<sub>2</sub>.

*Concentración estival de la eficacia térmica:* C = ETP estival/ETP anual = 51.1% ( $b'_4$ ).

El clima de la estación tipifica como C<sub>1</sub>B'1S<sub>2</sub>b'4, y por tanto se clasifica como **seco subhúmedo**, con eficacia térmica del tipo **Mesotérmico I**, con superávit de agua en invierno relativamente alto y con una concentración en verano de la eficacia térmica del 51%.

### 3.1.4. Suelos

Los suelos de la finca se encuentran principalmente desarrollados sobre materiales del Mioceno Medio, formado por conglomerados rojos con matriz arcillosa muy abundante. Los clastos son de naturaleza variable: cuarzo, cuarcita, y esquistos inmersos en una matriz de arena fina o gruesa que en algunos puntos predomina sobre el conjunto de conglomerados.

De las diferentes zonas en las que edáficamente se puede distinguir la finca, las parcelas experimentales están situadas en la zona alta, en la que está asentado el secano y el monte, predominando suelos con horizonte Bt (argílico), es decir luvisoles, predominando los crómicos, con carácter gleico, por hidromorfismo estacional. Son suelos arenosos en superficie, con cambio textural fuerte, pasando a arcilloso-arenosos o arcillosos en profundidad; ácidos en superficie, aumentando el pH con la profundidad hasta llegar a ser neutros o ligeramente alcalinos; dado que la descarbonatación es previa a la evolución y formación de estos suelos, lo normal es la ausencia de carbonato cálcico en los horizontes superficiales A y Bt, aunque en profundidad se pueden encontrar horizontes con acumulación de caliza.

**Tabla 3.2.** Análisis químico del suelo de las parcelas del experimento de diversidad, ubicadas en la finca “Muñovela”.

<b>Muestra</b>	<b>PH</b>	<b>MO (%)</b>	<b>C (%)</b>	<b>N (%)</b>	<b>C/N</b>	<b>P (ppm)</b>	<b>K (ppm)</b>	<b>Ca (ppm)</b>
<b>1</b>	7.58	0.64	0.37	0.062	5.93	27.50	239	1580
<b>2</b>	7.40	0.45	0.26	0.052	5.01	26.00	208	1540
<b>3</b>	7.58	0.77	0.45	0.083	5.44	42.00	277	1460
<b>4</b>	7.56	0.60	0.35	0.047	7.46	27.50	226	1620
<b>5</b>	7.16	1.11	0.64	0.086	7.43	29.50	363	1800
<b>media</b>	<b>7.46</b>	<b>0.71</b>	<b>0.41</b>	<b>0.066</b>	<b>6.25</b>	<b>30.50</b>	<b>263</b>	<b>1600</b>

Son suelos muy pobres en materia orgánica y nitrógeno, con bajo contenido en fósforo asimilable, medio en potasio y variable en calcio asimilable, aunque bajo en superficie. Las características biogeoquímicas más relevantes de las parcelas experimentales, en el horizonte de 0-27 cm de profundidad se describen en las tablas 3.2 y 3.3, como resultado del análisis efectuado en el IRNA-CSIC Salamanca.

**Tabla 3.3.** Análisis granulométrico del suelo de las parcelas del experimento de diversidad, ubicadas en la finca “Muñovela”. Datos en (%).

Muestra	Arena gruesa	Arena fina	Limo	Arcilla
<b>1</b>	19.0	52.5	6.30	20.6
<b>2</b>	20.0	52.0	6.30	21.7
<b>3</b>	13.5	55.0	7.40	23.7
<b>4</b>	16.5	54.0	7.40	20.5
<b>5</b>	15.5	47.5	7.80	27.2
<b>media</b>	<b>16.8</b>	<b>52.2</b>	<b>7.04</b>	<b>22.7</b>

El tipo de perfil del suelo característico de la zona donde se instalaron las parcelas experimentales es el siguiente:

**Situación:** Finca muñovela

**Topografía:** ladera 4% parte baja

**Geología:** Mioceno Medio

**Drenaje:** Externo malo, interno regular

**Agricultura:** Cereales

**Tipo de suelo:** Luvisol crómico

**Descripción:**

Prof. (cm)	Horizonte	Observaciones
0-27	<b>Ap</b>	Rojo amarillento 5YR 5/8 (seco); arenoso; de estructura moderada, subangular, mediana; lig. Adherente, no plástico, firme y ligeramente duro en seco; frecuentes poros finos, discontinuos, caóticos, inped; frecuentes gravas redondeadas de cuarcita, no meteorizadas; pocas raíces finas y muy finas; transición brusca y plana.
27-70	<b>Bt1</b>	Rojo oscuro 2.5YR 3/6 (seco); arenoso-arcilloso; de estructura subangular, fuerte, gruesa a muy gruesas; adherente, plástico; firme y duro en seco; cutanes discontinuos, delgados,

		probablemente de minerales arcillosos; frecuentes poros finos y muy finos, discontinuos, caóticos, inped; frecuentes gravas redondeadas de cuarcita; frecuentes nódulos ferruginosos, pequeños, duros y blandos, esféricos, negros; abundantes raíces finas y medianas; transición gradual y plana.
70-120	<b>Bt2</b>	Rojo oscuro 10YR 3/6 (seco); arcilloso; de estructura angular a columnar, fuerte, gruesa y muy gruesa; adherente, plástico, firme y duro en seco; cutanes continuos, espesos, entre agregados, probablemente de minerales arcillosos; frecuentes poros finos y medianos, discontinuos, caóticos, inped; abundantes raíces finas y muy finas; transición difusa y plana.
120-170	<b>B/C1</b>	Igual al horizonte anterior pero con la estructura subangular, moderada, mediana.

### 3.1.5. Caracterización de la vegetación

La finca está incluida en la provincia corológica CARPETANO-IBERICO-LEONESA, sector SALMANTINO. La vegetación potencial de esta provincia corresponde a asociaciones terminales de la serie supramediterránea salmantina silicícola de la encina (*Genisto hystricis* – *Querceto rotundifoliae sigmetum*). Esta tendencia, sin embargo, se encuentra claramente modificada por la intervención antrópica, apreciándose la existencia de una notable degradación, que combinada con las diversas situaciones morfológicas existentes, generan una gran heterogeneidad. Esta heterogeneidad se refleja en las comunidades de plantas que se establecen, salvo particularidades, como un continuo, lo que dificulta la posibilidad de definiciones con alto grado de precisión. Cabe destacar, por su singularidad, la presencia de especies con clara tendencia basófila, tales como: *Thymus zygis* L., *Brachipodium distachyum* (L.) Beauv., *Salvia verbenaca* L., *Bromus madritensis* L. y *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., entre otras. En la actualidad, la superficie no dedicada al cultivo se restringe a zonas de ladera o monte y prados-pastizales situados en las zonas de vaguada cerca del arroyo.

La superficie dedicada al monte está ocupada por la encina (*Quercus rotundifolia* Lam.), en sistema de monte aclarado, matorral de la misma y submatorral de *Dorycnium pentaphyllum* Scop., *Thymus zygis* L. y *Th. mastichina* L., con algunos ejemplares aislados

de *Crataegus monogyna* Jacq. bien desarrollados en las márgenes del arroyo. Se trata de una ladera típica de zonas adhesionadas, en la que el exceso de intervención ha provocado la coexistencia de distintos tipos de comunidades: en las partes más altas de exportación se asienta un pastizal que podría incluirse en *Brachypodium distachyae* Br. Bl. 1925 (TUBERARIETEA GUTTATAE Br. Bl. (1940) 1952 en. Riv. Mart. 1978). Esta comunidad se detecta también en las zonas de transporte, formando núcleos de distinta entidad en las que domina *Dorycnium pentaphyllum* (Aphyllantion Br. Bl. (1931) 1937, ONONIDO-ROSMARINETEA Br. Bl. 1947) y de POETEA BULBOSAE Riv. God. & Riv. Mart., en Riv. Mart. 1978, en situaciones de mayor degradación. En la zona de depósito se asientan pastizales empobrecidos de *Cynosurion cristati* R. Tx. 1947 (Arrenatheretea, R. Tx. (1937) 1970). En definitiva, existen numerosos factores incidentes que determinan la distribución de las especies, apareciendo enclaves de prado o pasto, de influencia de la encina, de erosión, de pendiente sin erosión, de rellano, etc.

Como especies relacionadas con características de fertilidad del suelo media o alta y enclaves poco pastoreados, buenas definitorias del pasto bajo los árboles, pueden citarse: *Festuca rubra* L., *Dactylis glomerata* L., *Bellis perennis* L., *Trifolium repens* L., *Poa trivialis* L., *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., *Luzula campestris* (L.) DC., *Cynosurus echinatus* L., *Campanula rapunculus* L., *Vicia lathyroides* L., *Phleum pratense* L., *Myosotis discolor* Pers. Entre las especies típicas de altos grados de erosión, con escaso pastoreo, pero denotando situaciones de oligotrofia, destacan *Th. zygis* L., *Vulpia ciliata* Dumort. etc. Del otro extremo, podemos destacar un elenco de plantas relacionadas con situaciones de alta eutrofia del suelo e intervención ganadera de apreciable incidencia: *Bromus hordeaceus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Capsella bursa pastoris* (L.) Med., *Hordeum murinum* L., *Chenopodium album* L., *Chamaemelum mixtum* (L.) All., *Carduus carpetanus* Boiss. & Reut.

Debido a la fuerte intervención, la dominancia del pastizal no se detecta de forma neta en las laderas, sino en conjunción con cierto nivel de erosión o parcialmente modificado por la ruderalización y el arbolado. En la primera tendencia, con características de fertilidad medias o bajas y efectos del ganado, que disminuyen a medida que se incrementa la erosión, aparecen especies como: *Sanguisorba minor* Scop., *Tolpis barbata* (L.) Gaertner, *Aira caryophyllea* L., *Carlina racemosa* L., y *Trifolium cherleri* L., entre otras.

**Tabla 3.4.** Especies representativas de la zona de estudio dispuestas en tres grupos funcionales (Compuestas-otras, gramíneas y leguminosas).

<b>Compuestas-otras</b>	
<i>Achillea millefolium</i> L.	<i>Herniaria scabrida</i> Boiss.
<i>Aira Caryophyllaea</i> L.	<i>Hypochoeris radicata</i> L.
<i>Alyssum granatense</i> Boiss. & Reut.	<i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill) Mérat
<i>Anthemis arvensis</i> L.	<i>Linum trigynum</i> L.
<i>Anthyllis lotoides</i> L.	<i>Logfia gallica</i> (L.) Cooson et Germ.
<i>Aphanes microcarpa</i> (Boiss. & Reut.) Rothm.	<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort
<i>Bellis Perennis</i> L.	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.
<i>Campanula rapunculus</i> L.	<i>Mantisalca salmantica</i> (L.) Briq. & Cav.
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Med.	<i>Moenchia erecta</i> (L.) P. Gaert., Meyer &
<i>Carduus carpetanus</i> Boiss. & Reut.	<i>Myosotis discolor</i> Pers.
<i>Carex chaetophylla</i> Steud	<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.
<i>Carex divisa</i> Hudson	<i>Plantago lanceolata</i> L.
<i>Carlina racemosa</i> L.	<i>Quercus rotundifolia</i> Lam.
<i>Centaurea paniculata</i> L.	<i>Ranunculus paludosus</i> Poiret
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	<i>Rumex angiocarpus</i> Murb.
<i>Chamaemelum mixtum</i> (L.) All.	<i>Rumex pulcher</i> L.
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	<i>Salvia verbenaca</i> L.
<i>Chenopodium album</i> L.	<i>Sanguisorba minor</i> Scop.
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	<i>Scabiosa stellata</i> L.
<i>Conopodium capillifolium</i> (Gauss) Boiss.	<i>Scorzonera graminifolia</i> L.
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	<i>Scorzonera rigida</i> L.
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	<i>Scleranthus annus</i> L.
<i>Daucus carota</i> L.	<i>Sedum caespitosum</i> (Cav.) DC.
<i>Eryngium campestre</i> L.	<i>Sherardia arvensis</i> L.
<i>Euphorbia falcata</i> L.	<i>Silene portensis</i> L.
<i>Galium parisiense</i> L.	<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner
<i>Galium verum</i> L.	<i>Thymus zygis</i> L.
<i>Geranium pusillum</i> L.	<i>Velezia rigida</i> L.
<i>Helianthemum aegyptiacum</i> (L.) Miller	<i>Verbascum pulverulentum</i> Vill.
<i>Helianthemum ledifolium</i> (L.) Miller	<i>Veronica arvensis</i> L.
<i>Helianthemum pilosum</i> (L.) Pers.	<i>Vicia sativa</i> L.

Tabla 3.4. Continuación.

Gramíneas	Leguminosas
<i>Aegilops neglecta</i> Req. Ex Bertol.	<i>Coronilla repanda</i> (Poiret) Guss.
<i>Agrostis castellana</i> Bois. & Reut.	<i>Ornithopus compressus</i> L.
<i>Aira caryophylla</i> L.	<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	<i>Trifolium arvense</i> L.
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Beauv. Ex C. Presl.	<i>Trifolium angustifolium</i> L.
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) Beauv.	<i>Trifolium campestre</i> Schreber
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	<i>Trifolium cherleri</i> L.
<i>Bromus madritensis</i> L.	<i>Trifolium glomeratum</i> L.
<i>Corynephorus divaricatus</i> (Pourret) Bresitr.	<i>Trifolium micranthum</i> Viv.
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	<i>Trifolium pratense</i> L.
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	<i>Trifolium repens</i> L.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Trifolium striatum</i> L.
<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf.	<i>Trifolium subterraneum</i> L.
<i>Festuca rubra</i> L.	<i>Vicia lathyroides</i> L.
<i>Holcus lanatus</i> L.	
<i>Hordeum murinum</i> L.	
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	
<i>Periballia involucrata</i> (Cav.) Janka	
<i>Phleum pratense</i> L.	
<i>Poa bulbosa</i> L.	
<i>Poa trivialis</i> L.	
<i>Poa pratensis</i> L.	
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.	
<i>Taeniatherum caput medusae</i> (L.) Nevski	
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray	
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort.	
<i>Vulpia unilateralis</i> (L.) Stace	

Todas ellas típicas de pastizales pobres, a las que podría añadirse, como nexo de unión con el otro grupo: *Vulpia bromoides* (L.) S.F. Gray, *Eryngium campestre* L., *Lolium rigidum* Gaudin, *Aegilops neglecta* Req. Ex Bertol., *Taeniatherum caput medusae* (L.) Nevski, *Trifolium arvense* L., *Anthyllis lotoides* L., *Chamaemelum nobile* (L.) All. El segundo grupo englobaría las situaciones más claras de pastizal junto con alteraciones,



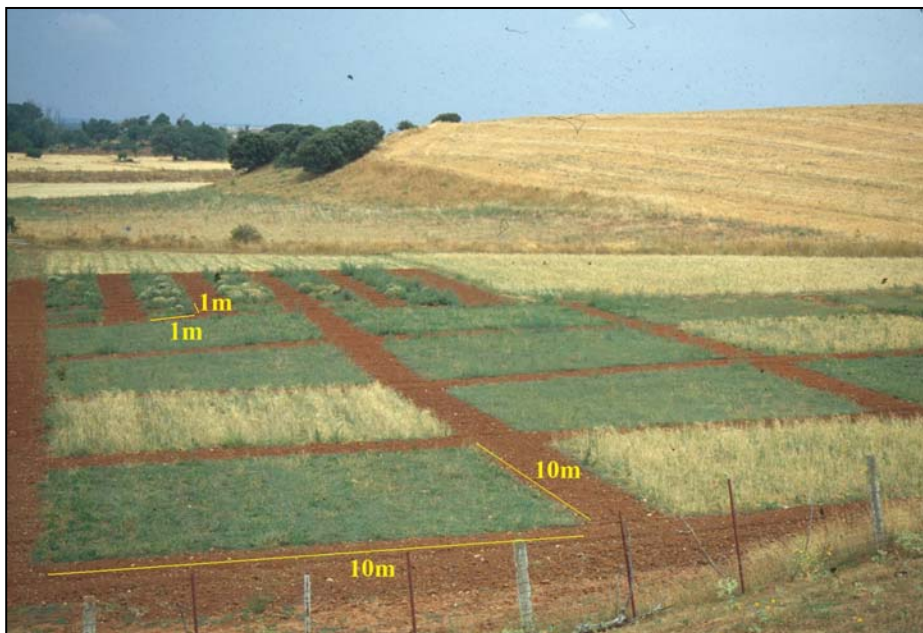
generalmente poco marcadas, originadas por ruderalización y el arbolado. El efecto del ganado es de tipo medio o alto, tendiendo la fertilidad hacia valores elevados. Las especies representativas son: *Agrostis castellana* Boiss. & Reut., *Trifolium glomeratum* L., *Trifolium campestre* Schreber, *Trifolium striatum* L., *Rumex angiocarpus* Murb., *Carex divisa* Hudson, *Geranium pusillum* L., *Trifolium pratense* L., *Poa bulbosa* L., *Plantago lanceolata* L., *Phleum pratense* L., *Cerastium glomeratum* Thuill. y *Holcus lanatus* L.

La zona más marginal dedicada a pastizales presenta como unidades características de este tipo de utilización: Un pastizal muy intervenido, situado en la proximidad de las edificaciones, que constituye una etapa avanzada de la sucesión secundaria, con tendencia hacia *Poo-Trifolion subterranei* (Riv. God. 1964) Riv. God. & Ladero 1970, con marcadas influencias de *Tuberarion guttae* Br. Bl. 1931. Un prado (vallicar húmedo), situado en la proximidad del arroyo. A pesar de la heterogeneidad existente, en las partes más húmedas se detecta la presencia de un pastizal de *Cynosurion cristati* R. Tx. 1947 (ARRHENATHERETEA), y en las zonas más secas se encuentran elementos de la alianza *Poo-Trifolion subterranei*, con influencias de *Tuberarion* de menor entidad que en la etapa sucesional. Las especies más representativas, tanto por su frecuencia como por su abundancia, se presentan en la tabla 3.4.

## 3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

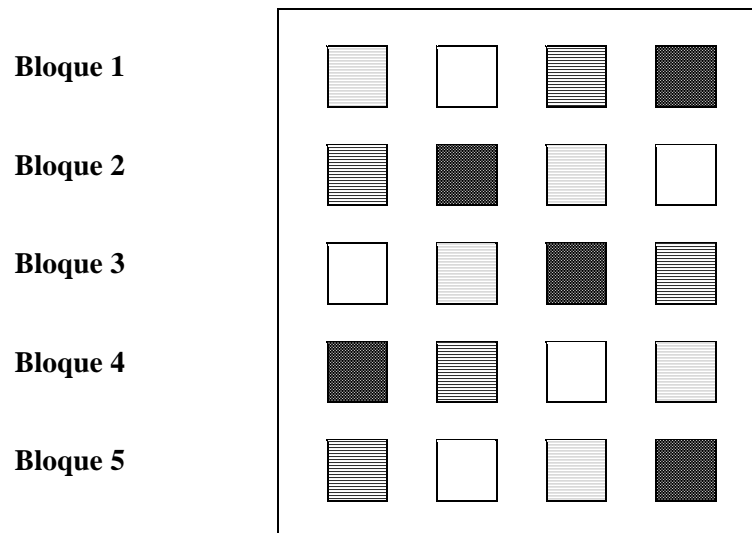
### 3.2.1. Manipulación de la diversidad específica

Se estableció un diseño de *bloques completamente aleatorizados* con el propósito de valorar el papel de la diversidad vegetal durante el cambio de uso de tierras de cultivo. Para ello y después de abandonar el cultivo precedente, el proceso de sucesión natural se manipula intencionadamente al nivel de la diversidad específica, mediante la siembra inicial de diversas especies de plantas. Este tipo de diseño experimental quizás es el más utilizado en Ecología, ya que permite controlar la heterogeneidad ambiental durante el experimento y, además, resulta muy útil para probar diferencias entre los bloques establecidos. A menudo, estas diferencias se establecen por la proximidad espacial, e implica que las parcelas dentro de un mismo bloque sean más similares entre sí que con otras parcelas de diferentes bloques. Sin embargo, ya que este tipo de experimento está limitado, tanto en espacio como en tiempo, inevitablemente se ve sometido a efectos de borde.



**Figura 3.2.** Panorámica general de las parcelas experimentales (10-m \*10-m) instaladas en la Finca experimental Muñovela, propiedad del IRNA-CSIC, situada en el término municipal de Barbadillo (C.S.I.C., 40°54'00''N, 5°45'30''W), a 15 km de la ciudad de Salamanca, cuya altitud es de 850 m.s.n.m.

En general, el experimento se constituyó de 20 parcelas (10-m\*10-m; figura 3.2), distribuidas en cinco bloques, cada una de las cuales correspondió a uno de cuatro tratamientos dispuestos para probar el efecto de la diversidad, éstos fueron: *monocultivo continuo* -MC, *colonización natural* -CN, *mezcla de especies en baja diversidad* -BD y *mezcla de especies en alta diversidad* -AD. MC no será discutido a través de este documento. Tal como se observa en la figura 3.3, dentro de un bloque a cada parcela se le asignó aleatoriamente uno de los tratamientos de siembra, siguiendo el método de los cuadrados latinos (Leps y Smilauer 2003). Además, se observa como los bloques toman una forma rectangular (disposición de las parcelas), con lo cual se obtiene una mayor homogeneidad entre ellos, con el lado mayor ubicado perpendicularmente a un gradiente ambiental (figura 3.4).



**Figura 3.3.** Diseño de bloques completamente aleatorizados con cuatro parcelas distribuidas aleatoriamente en cinco bloques. Monocultivo Continuo, -MC (□), Colonización Natural -CN (□), y siembra de especies de estadios tardíos de sucesión en Baja Diversidad -BD (⊞) y Alta Diversidad -AD (■).

En nuestro experimento, el número de bloques puede entenderse como el número de réplicas para dos de los tratamientos (NC y HD), pero deben ser considerados independientes entre sí en LD, ya que cada bloque en este tratamiento, constituye una mezcla diferente de especies sembradas. A modo de resumen, se han establecido de manera aleatoria dos parcelas de siembra en 5 réplicas (bloques), manipulando de este modo el proceso de sucesión natural. Por un lado se siembran 4 especies de pantas (2 gramíneas, 1 leguminosa y 1 compuesta-otra) en combinaciones diferentes por réplica, y

por otro lado la siembra incluye a 15 especies de plantas (5 por cada grupo funcional). De este modo es posible valorar el efecto de manipular la diversidad inicial en dos intensidades o tratamientos (baja y alta diversidad) sobre el proceso de colonización natural, que sirve de control.

### ***Instalación de los tratamientos***

El tratamiento de Alta Diversidad se estableció mediante la siembra de quince especies de plantas (5 gramíneas, 5 leguminosas y 5 compuestas-otras) y el de Baja Diversidad consistió en la siembra de diferentes combinaciones de cuatro especies: 2 gramíneas, 1 leguminosa y 1 compuesta-otra, obtenidas de las 15 especies utilizadas en AD. La densidad de mezcla en las parcelas AD fue de 500 semillas.m<sup>-2</sup> para cada especie de gramíneas y de 100 semillas.m<sup>-2</sup> para cada especie de leguminosas y compuestas. En las parcelas BD, la densidad de siembra por cada especie de gramínea fue de 1250 semillas.m<sup>-2</sup> y de 500 semillas m<sup>-2</sup> para la especie de leguminosa y compuesta-otra. Consecuentemente, el número total de semillas de cada especie sembrada en las parcelas BD fue exactamente la misma a la empleada en AD, teniendo una densidad total de 2500 semillas.m<sup>-2</sup> para las gramíneas, y para las leguminosas y compuestas-otras de 500 semillas m<sup>-2</sup> (tabla 3.5).



**Figura 3.4.** Instalación de las parcelas experimentales de 10-m\*10-m.

**Tabla 3.5.** Densidad de semillas (m<sup>-2</sup>) sembradas en los 5 bloques del tratamiento de baja diversidad (BD1 a BD5) y en las parcelas del tratamiento de alta diversidad (AD). Se presenta la forma de abreviación de cada especie que se utilizará durante todo el texto.

Gramíneas		BD1	BD2	BD3	BD4	BD5	AD
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	BromIner		125	125			500
<i>Festuca rubra</i> L.	FestRubr	125				125	500
<i>Phleum pratense</i> L.	PhlePrat	125	125				500
<i>Poa pratensis</i> L.	PoaPrat				125	125	500
<i>Poa trivialis</i> L.	PoaTriv			125	125		500
Leguminosas							
<i>Lotus corniculatus</i> L.	LotuCorn	500					100
<i>Medicago lupulina</i> L.	MediLup			500			100
<i>Trifolium fragiferum</i> L.	TrifFrag					500	100
<i>Trifolium pratense</i> L.	TrifPrat		500				100
<i>Trifolium</i>	TrifSubt				500		100
Compuestas-otras							
<i>Achillea millefolium</i> L.	AchiMill			500			100
<i>Galium verum</i> L.	GaliVeru				500		100
<i>Matricaria</i>	MatrCha					500	100
<i>Plantago lanceolata</i>	PlanLanc	500					100
<i>Sanguisorba minor</i>	SangMin		500				100

La elección de las especies de plantas utilizadas en los tratamientos de siembra dependió de las siguientes consideraciones:

1. Dentro de las especies utilizadas en la siembra se incluyeron especies potenciales de comportarse como dominantes o subordinadas en la comunidad a establecerse, las gramíneas pertenecieron al primer grupo y las compuestas-otras al segundo.
2. Las leguminosas se consideraron como un grupo funcional aparte debido a su asociación con simbiontes nitrificantes.
3. Las especies utilizadas se desarrollan naturalmente en estadios tardíos de vegetación de la sucesión secundaria en nuestra zona de estudio, donde fueron obtenidas las semillas para la siembra, ya fuera comercialmente o por colección local.
4. Debido a que la siembra de un alto número de especies, aumenta la probabilidad de incorporar una especie más productiva en la mezcla AD que en BD (Huston 1997), cada una de las réplicas en BD consistió en una mezcla diferente de cuatro especies utilizadas en AD: dos gramíneas, una leguminosa y una compuesta-otra. Se eligieron

dos gramíneas para evitar el riesgo que una de ellas fallara en establecerse como una especie dominante. Dentro de las réplicas de BD, además, nunca se utilizó la misma combinación de gramíneas, así como tampoco tuvieron en común la misma especie del grupo de leguminosas o compuestas-otras (tabla 3.5).

### ***Muestreo de la vegetación***

Durante el período de máximo desarrollo de la vegetación, se realizó el inventario del número de especies en cada parcela de 10-m\*10-m, mediante el muestreo de 12 subparcelas de 1 m<sup>2</sup>. En cada una de estas subparcelas se estimó el porcentaje de cobertura vegetal del área muestreada y la cobertura relativa a cada especie presente. Adicionalmente, durante el análisis de los datos de cada subparcela, se extrajo la información necesaria para determinar la composición de especies, de parámetros como el número de especies tanto sembradas como colonizadoras naturales, el número de especies perennes o anuales, y el número de especies dominantes y subordinadas de acuerdo con el índice de dominancia de Camargo (1992).

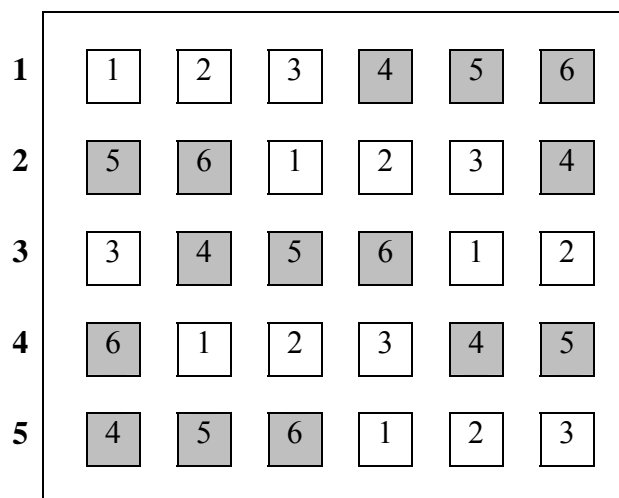
Por otro lado, y con el fin de establecer las posibles relaciones con la diversidad, se estimó la biomasa aérea mediante seis cortes de la vegetación de 25cm<sup>2</sup> cada uno. La biomasa recogida en cada uno de los cortes de vegetación constituyó una única muestra, sin diferenciarla por especie de planta, que luego fue separada, en el laboratorio, por grupos funcionales (gramíneas, leguminosas y compuestas-otras). Las muestras se secaron en una estufa con corriente de aire forzado durante 24 horas a una temperatura de 80 °C, para tener una misma base de referencia (peso seco) y como medida de conservación de las muestras, tras lo cual se pesaron en una balanza. Seguidamente se molieron en un molino modelo MF Culatti (Janki & Kunkel Ika-Labortechnik), quedando así dispuestas para el análisis químico-mineral, y se introdujeron en recipientes de plástico hasta el momento de realizar el mismo.

### **3.2.2. Facilitación de la colonización**

Un segundo experimento consistió en la inoculación con suelo maduro de un encinar próximo, y con la introducción en las parcelas de monolitos bien encespedados de dicho

encinar en parcelas de 2m<sup>2</sup> (figura 3.5) situadas al lado de las parcelas grandes de 10m<sup>2</sup> (figura 3.2). Se pretende valorar el efecto de este tipo de manejo acelerando la sucesión al favorecer artificialmente la colonización de especies propias de los estadios más tardíos. La inoculación de suelo se realizó sobre los tres tratamientos empleados en el experimento anterior. Igualmente, se cuenta con cinco bloques, de tal manera que las parcelas de colonización natural (parcelas 1), baja (parcelas 2) y alta diversidad (parcelas 3), constituyen a su vez los controles de los mismos tres tratamientos pero con adición del stepping-stone (parcelas 4, 5 y 6 respectivamente). Los monolitos de 25 cm de lado y 20 cm de profundidad fueron emplazados a razón de 4 por parcela, los que se situaron en las esquinas de las mismas a 15 cm de separación de los bordes.

Se determinó la presencia de especies procedentes del inóculo del suelo y de los monolitos a través del muestreo de la vegetación en el área de 1-m<sup>2</sup> en cada una de las parcelas de 2-m x 2-m. Los datos tomados para estos muestreos anuales fueron los mismos que en el experimento precedente y se procedió a su análisis de igual modo.



**Figura 3.5.** Diseño experimental de inoculación del suelo en 6 parcelas distribuidas aleatoriamente en 5 bloques. 1-3 corresponden a Colonización Natural –CN, Baja –BD y Alta Diversidad –AD, y 4-6 a los mismos tratamientos en igual orden con inoculación de monolitos de suelo de un encinar cercano (*Stepping Stone* SS). +SS (■), -SS (□).

### 3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

#### 3.3.1. Descripción del modelo ANOVA utilizado en el experimento

La utilización de bloques en el experimento da como resultado que los tratamientos agrupados en un bloque determinado sean más similares entre sí que con otros. Teniendo en cuenta estas diferencias intrínsecas entre tratamientos, se obtiene un error experimental más pequeño y, por lo tanto, se logra optimizar la precisión con la cual se estima el efecto debido a los tratamientos (Newman *et al.* 1997). De tal forma que estadísticamente, los tratamientos se agrupan en diferentes bloques para remover la variación intrínseca que cada uno de ellos posee antes de probar las hipótesis que conciernen al experimento.

Para probar las diferencias entre los tratamientos se utiliza un ANOVA mixto, tomando los tratamientos como el factor fijo y los bloques como el factor aleatorio. Para entender mejor cuál es el raciocinio detrás de la utilización de un factor aleatorio para probar las diferencias entre las poblaciones de los tratamientos en este tipo de ANOVA, es necesario precisar primero que este tipo de análisis trata de aislar la varianza debida a los tratamientos de aquella debida a otras fuentes de variación en el experimento. Cuando se tiene claro lo anterior, se procede a hallar la correspondiente relación de cuadrados medios (relación F), con la cual se prueba si la varianza debido a un tratamiento en particular es igual a cero:

$$\frac{E [CM_x]}{E [CM_y]} = \frac{(\text{varianza tratamiento} + \text{varianza otras fuentes})}{(\text{varianza otras fuentes})}$$

donde E es el término de error y CM los cuadrados medios del tratamiento ( $CM_x$ ) y el residual ( $CM_y$ ).

Cuando la varianza debida a *otras fuentes* es la misma, tanto en el numerador como en el denominador, la proporción F acepta la hipótesis nula que *la varianza debida al tratamiento es cero*. Por el contrario, si no son las mismas, entonces las diferencias estadísticas indican que no necesariamente son debidas al efecto del tratamiento. Por esto, es importante elegir el correcto denominador para probar la hipótesis nula, que debe ser aquel que contenga la misma varianza de *otras fuentes* que en el numerador. Esta elección



dependerá si nuestros factores son fijos o aleatorios, además de otras consideraciones propias de una investigación específica.

El empleo de factores aleatorios (bloques) en un modelo de ANOVA, tiene como resultado que la interacción de su efecto con el factor fijo (tratamientos), tratamiento\*bloque, sea usado como el cuadrado medio en el denominador para probar la hipótesis nula (Leps & Smilauer 2003). Aunque generalmente se prefiere utilizar el error residual para probar la hipótesis nula (*no hay efecto del tratamiento en ningún bloque*), ya que utiliza mayor número de grados de libertad, se sugiere que no se utilice en modelos mixtos, a menos que no exista una interacción aparente entre los tratamientos y bloques. En este último caso la hipótesis nula sería que *el tratamiento puede tener un efecto en cada bloque*, pero cuando se promedia a través de toda la población, de la cual el bloque representa una muestra aleatoria, el efecto es cero. Esto es uno de los supuestos cuando se trabaja con diseños completamente aleatorizados, que sí asumen la existencia de la interacción tratamiento\*bloque.

### **3.3.2. Descripción de la diversidad y equitatividad**

Los muestreos de diversidad de especies cada año se realizaron en doce subparcelas permanentes de  $1\text{-m}^2$ , en cada una de las parcelas de siembra ( $10\text{-m}\times 10\text{-m}$ ). Es de suma importancia resaltar que para el análisis de las diferencias de la diversidad entre los tratamientos por medio de ANOVAS simples, se utilizan los valores promediados de las doce subparcelas permanentes ya que el interés principal es la comparación de las parcelas como muestras separadas. Este arreglo de los datos para su análisis, se diferencia claramente cuando se llevan a cabo análisis multivariados, en los cuales se comparan los inventarios de  $1\text{-m}\times 1\text{-m}$  en un bloque determinado. En otras palabras, cada una de estas subparcelas debe ser presentada como una muestra separada.

Los datos de riqueza de especies se expresan por  $\text{m}^2$ , siendo el promedio de los 12 inventarios de  $1\text{-m}\times 1\text{-m}$  realizados en cada parcela ( $10\text{-m}\times 10\text{-m}$ ). Para el cálculo de los ANOVAS detallados a continuación, se utilizaron estos datos, en lugar de su promedio. Varios ANOVAS se llevaron a cabo para comparar la riqueza de especies entre los tres tratamientos de diversidad (CN, BD y AD), con datos no transformados del número de especies inventariadas ( $\text{m}^2$ ). Estos análisis involucran en una primera comparación, el

número total de especies ( $m^2$ ), que incluye tanto a las especies sembradas como colonizadoras, y una segunda donde se comparan solamente el número de especies colonizadoras ( $m^2$ ). Así mismo, se resaltaron las mismas diferencias pero esta vez distinguiendo grupos funcionales.

Una primera forma de representar la diversidad de especies es representar gráficamente el logaritmo de la abundancia de cada especie *vs* el rango de la especie (desde la más a la menos abundante). Esta representación de la diversidad puede ser considerada como un buen elemento estimativo de la tendencia central de los datos (la cobertura usualmente presenta una distribución log-normal). Aunque no produce un número simple para propósitos de comparación, quizás esta forma de representación de la diversidad es la que conlleva mayor información ya que muestra dos componentes de la diversidad de especies: la riqueza en la ordenada y la equitatividad en la pendiente de la curva. Cuando se obtiene una alta pendiente, menor es la diversidad y, especialmente, menor es la equitatividad en la muestra. Por el contrario, cuanto más suavizada sea la pendiente, mayor será la equitatividad de la muestra. Se muestran los perfiles de abundancia-rango de especies de los tres tratamientos de siembra para cada uno de los siete años de muestreo.

Para complementar el estudio de la diversidad de especies y permitir la comparación entre los tratamientos de siembra y con otras variables que permitan conocer el funcionamiento del ecosistema, se analizaron varios índices de diversidad descritos por Magurran (1988) basados en la riqueza de especies (Shannon, Camargo y estadístico Q) y otros basados en la abundancia proporcional de las especies (Shannon y Berger-Parker), que pueden a su vez subdivididos acorde a si se ven afectados a los cambios de equitatividad y dominancia. Los índices de dominancia pueden expresar también la diversidad a través de su recíproco y en particular, se ha propuesto que al dividir el recíproco del índice de Simpson por la riqueza se obtiene una mejor forma de representar la equitatividad ya que es un índice que se ve muy afectado por la riqueza de especies (Smith & Wilson 1996). La descripción y la fórmula del cálculo de cada uno de los índices se presentan en la tabla 3.6.

**Tabla 3.6.** Descripción de los índices de diversidad y equitatividad.

Índice	Fórmula	Descripción
<b>Índices de riqueza de especies</b>		
Índice de Shannon	$H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$	$p_i = n_i/n$ , $n_i$ es la abundancia de cada especie de planta $i$ y $n$ es el número total de especies en cada parcela.
Estadístico Q	$Q = \frac{1/2 S_{q1} + \sum S_Q + 1/2 S_{q2}}{\ln n_{q2} - \ln n_{q1}}$	$1/2 S_{q1}$ : mitad del número de especies que caen en el cuartil inferior (25%) y $1/2 S_{q2}$ : en el cuartil superior (75%) del número acumulado de especies. $\Sigma$ es el número total de especies entre los cuartiles inferior y superior. $n_{q1}$ y $n_{q2}$ : son los números de individuos en cada uno de los cuartiles.
Índice de Camargo	$D = S - \left( \sum_h^K  p_{ih} - p_{jh}  \right)$	$S$ : riqueza de especies, $p_{ih}$ y $p_{jh}$ : abundancia relativa de especie $i$ y $j$ . $K$ : interacciones entre especies.
Índice de Simpson y Berger-Parker	$D = 1 / \text{Simpson};$ $D = 1 / \text{Berger-parker}$	$D$ es la proporción al cuadrado de la suma de todas las especies en la comunidad
<b>Índices de equitatividad y dominancia</b>		
Shannon,	$E = \frac{H'}{\ln S}$	Estos tres índices de diversidad se expresan como equitatividad al ser divididos por la riqueza ( $S$ ); la equitatividad más alta se consigue cuando todas las especies tienen igual abundancia.
Camargo	$E = 1 - \left[ \left( \sum_h^K  p_{ih} - p_{jh}  \right) / S \right]$	
1/Simpson	$E = 1/D/S$	
Índice de Simpson (D)	$D = \sum_{i=1}^S \left( \frac{n_i}{N} \right)$	$n_i$ es la abundancia de la especie $i$ ; $N$ es la suma total de la abundancia de todos los individuos en una muestra y $s$ es el número total de especies.
Índice de Berger-Parker (d)	$d = A_{\max} / \sum A_i$	$A_{\max}$ es la abundancia relativa en la especie más abundante.

### **3.3.3. Funcionamiento del Ecosistema**

#### ***Productividad de la comunidad de plantas***

La biomasa se estimó en el punto máximo de producción de la vegetación mediante el empleo de 12 cuadrados de 0.25-m x 0.25-m para cada una de las 10 parcelas de 10-m\*10-m. Cada cuadrado fue colocado adyacente a los cuadrados permanentes de estimación de la cobertura de la vegetación. Las muestras fueron secadas en el horno a 80°C, pesadas, y sus valores fueron expresados como peso seco por m<sup>2</sup>. Cada año el corte de la biomasa fue realizado en diferentes subparcelas. Adicionalmente, al número de especies de plantas evaluadas en cada subparcela de 1-m\*1-m, para este análisis se tomó en cuenta el número de especies anuales y perennes que se expresó a través de un índice de incremento de las especies perennes a lo largo del tiempo (Especies Perennes /Especies Anuales).

En los años 1996-1998 y 2003, se determinó la biomasa de las raíces para tener un valor estimativo de la biomasa de la parte subterránea de las plantas. Este tipo de biomasa fue tomada en cilindros de suelo de 5 cm de diámetro y 15 cm de profundidad en el centro de cuatro subparcelas de 25-cm\*25-cm escogidas aleatoriamente en cada parcela de 10-m\*10-m. Los cilindros de suelo fueron tomados en el mismo momento del corte de la biomasa aérea y almacenada en cuarto frío (5°C) hasta su análisis. Las raíces fueron separadas del suelo mediante lavado con agua, para ser almacenadas en frascos plásticos en una mezcla de agua destilada y etanol. Posteriormente, las raíces fueron coloreadas con Violeta de Metilo, tendidas sobre un scanner para ser medida su longitud por un análisis de imagen (DT Scanjet 4c y el programa Delta-T Scan, Delta-T Devices, Cambridge, UK). Finalmente las raíces fueron secadas a 45°C por 48 horas y pesadas.

Se realizaron análisis de regresión para comparar los diferentes modelos que corresponden a algunas de las hipótesis alternativas de las relaciones diversidad-productividad. Entre estos modelos, el lineal y el cuadrático que ofrecen las expresiones más sencillas de la relación lineal y curvilínea entre la productividad y la diversidad, fueron examinados como los mejores modelos explicativos de la variabilidad en los datos.

### ***Relación entre la diversidad y la productividad***

Se analizaron los efectos de tratamientos de siembra sobre la biomasa aérea para todos los años de muestreo y la biomasa de raíces en años particulares, utilizando análisis de varianza con los tratamientos y años como factores fijos y los bloques como el aleatorio. Adicionalmente, se llevaron a cabo análisis de regresión para correlacionar el logaritmo de la producción de la biomasa y el índice especies perennes-anales (P:A) y el número de especies (S). El tipo de relación establecido entre ambas variables se examinó con un análisis de regresión múltiple paso a paso y un análisis de covarianza para separar la posible influencia de los diferentes parámetros de la diversidad (P:A, S) sobre ambos tipos de biomasa.

### ***Variabilidad temporal de la productividad***

Para examinar la variabilidad temporal de la biomasa total de la comunidad (biomasa sumada en todas las especies y por grupo funcional), se calcula el Coeficiente de Variación (CV) de la biomasa a lo largo del tiempo para cada una de las parcelas (réplicas) por separado de los cinco bloques. Posteriormente, para examinar la influencia de la covarianza de las especies sobre las relaciones de diversidad-productividad, para cada réplica por separado se calculan las covarianzas temporales (también sobre el curso de los siete años de experimentación) de las biomases totales para todas las posibles parejas de cuatro muestras por parcela (réplica) por siete años de muestreo. Estas covarianzas, al igual que las varianzas (similar cálculo que el CV) junto con la abundancia total se utilizan para calcular la estabilidad temporal de la biomasa total y por grupos funcionales de las comunidades de plantas evaluadas. Se tomó en consideración la siguiente ecuación (Lehman & Tilman 2000, Petchey *et al* 2002):

$$CV = \frac{\sqrt{(\sum \text{Varianzas} + \sum \text{Covarianzas})}}{\sum \text{Biomasa}}$$

donde el denominador es el promedio de la biomasa de la comunidad relativa a los siete años de muestreo. La varianza total ( $\sum$ varianza) es la suma de las varianzas de la biomasa de la comunidad durante los siete años de muestreo; la covarianza total ( $\sum$ covarianza) es la suma de las covarianzas entre todos los pares de especies durante los siete años del

experimento. Esta ecuación proporciona una herramienta para entender como estos tres componentes (varianza total, covarianza total y biomasa total) afectan la variabilidad temporal (Petchey *et al.* 2002) de la producción total de las comunidades establecidas y como la variabilidad temporal varía con la riqueza de especies.

Las anteriores medidas, medida de estabilidad, varianza de las parcelas y suma de las varianzas y covarianzas de la especies, junto con el promedio de la biomasa a lo largo de los siete años de muestreo fueron analizadas utilizando el ANOVA descrito anteriormente. El logaritmo binario de la riqueza de especies en algunos casos se trató como una covariable continua para probar las relaciones con la diversidad.

### **3.3.4. Comparación entre los tratamientos de siembra**

Uno de los intereses principales de la experimentación con parcelas de distinta diversidad, es la comparación entre los tratamientos de baja diversidad –BD y alta diversidad –AD, ya que la idea de que la siembra de especies de pastizales pueda inhibir la aparición de malas hierbas de los cultivos es superflua. En este estudio, hay tres comparaciones de principal interés: la comparación del rendimiento promedio de cada uno de los tratamientos (BD y AD), la comparación de las mejores réplicas de cada uno de ellos, y la comparación de las peores réplicas entre ellos. Para la primera comparación, rendimiento promedio de los dos tratamientos de diversidad, se efectuó un análisis de ANOVA (con los bloques como factor aleatorio) para cada año de muestreo. En este ANOVA, cuando todos los años se analizaron conjuntamente, la variable AÑO se tomó como un factor aleatorio.

Debido al interés principal de mostrar resultados generales del experimento, la variable AÑO se tomo como un factor con efecto aleatorio (por el contrario, si el AÑO se hubiere tomado como un efecto fijo, la población a la cual se hace la inferencia estadística, sería aquella tomada de las parcelas experimentales individualmente). Para las comparaciones de los rendimientos máximos y mínimos, no se cuenta con réplicas dentro de cada año, en especial para las parcelas BD. Por lo tanto, la variable AÑO se tomó como réplica para este tratamiento. De esta forma, se puede contar con una prueba del mismo poder estadístico al obtenido cuando se utiliza la variable AÑO como el factor aleatorio en el ANOVA realizado para los valores promedios de los tratamientos de diversidad. Además, se usaron

los rendimientos máximos, medios y mínimos en cada año como el factor DENTRO de AÑOS y se calculó un ANOVA para observar si existía una interacción entre los rendimientos y los tratamientos.

La comparación entre los tratamientos también permite vislumbrar si existe algún efecto importante debido al “efecto de la identidad de las especies”. En este sentido, como ambos tratamientos de diversidad están constituidos por el mismo grupo de especies sembradas, se espera que el rendimiento particular de un grupo de estas especies sembradas en una réplica particular del tratamiento BD, pueda ser pronosticado a partir del rendimiento de las mismas especies en las parcelas AD. Para probar este hecho, primero se calcula el valor de “importancia” promedio para cada una de las especies sembradas (lo que es lo mismo, los valores promedios de las coberturas obtenidas por las especies) tomando las 5 parcelas de AD. Segundo, para cada una de las mezclas de especies sembradas en el tratamiento BD se calcula la suma de estos mismos valores de “importancia” de las especies sembradas constituyentes de la mezcla particular. Por último, estos últimos valores se utilizan como predictores del rendimiento de cada mezcla BD individual.

La importancia de cada especie sembrada en las parcelas AD es, en general, proporcional a su habilidad competitiva y consecuentemente, la suma total de los valores de importancia para una combinación de especies en una réplica particular BD, debe ser un buen predictor de su habilidad en la supresión de otras especies colonizadoras. El poder del análisis para predecir el rendimiento de una mezcla particular BD, además, permite reflejar las diferencias en el arreglo de las especies sembradas entre las réplicas BD.

Teniendo como base la cobertura de las especies sembradas, en primer lugar, se calcula el valor de “importancia” de cada una de las especies sembradas en las parcelas AD en cada uno de los años muestreados. Este valor se obtiene del promedio de la cobertura de cada especie sembrada sobre la cobertura total de todas las especies inventariadas en una subparcela de 1-m\*1-m y expresada en porcentaje. Posteriormente, estos valores fueron promediados entre los 5 bloques AD, obteniéndose al final 12 réplicas, una por cada subparcela. Como el interés es la comparación del rendimiento de cada una de las 5 mezclas de especies utilizadas en las parcelas BD con las mismas mezclas en las parcelas AD, se procedió en este último tratamiento a sumar los valores de importancia de las especies sembradas que constituyeron una mezcla particular de especies. De tal forma que

se obtienen 5 diferentes arreglos dependiendo de la constitución de cada mezcla de especies en BD. Esta matriz final de datos se utiliza, entonces, para la comparación de los rendimientos de las especies sembradas en AD con base en los rendimientos de las mismas especies sembradas en diferentes mezclas en BD. Para tal efecto, se llevan a cabo análisis de regresión simple para cada año de muestreo por separado y agrupados. En este último caso, la variable AÑO se toma como un factor aleatorio.

Una vez que se obtiene el rendimiento total de las especies sembradas en las parcelas AD, de acuerdo con el análisis anterior, es importante encontrar las diferencias en la composición de especies de ambos tratamientos de diversidad. Si recordamos, la diferencia en la composición de especies de las especies sembradas en las parcelas AD y cualquiera de las réplicas BD es la misma (densidad de siembra de semillas equivalente en ambos tratamientos). Sin embargo, debido a las interacciones competitivas entre dichas especies (entre las especies sembradas, y entre éstas y las especies colonizadoras o “malas hierbas” de cultivo), se espera que la composición resultante en el tratamiento AD sea más similar a aquella réplica BD compuesta por los competidores más fuertes. Esto puede observarse a partir de un análisis de componentes principales (PCA, calculado utilizando el programa CANOCO, ter Braak & Smilauer 1998) en el cual se describe la similaridad de la composición de especies entre parcelas particulares.

#### ***Comportamiento de las especies colonizadoras – grado de competencia entre especies***

El número de especies colonizadoras o malas hierbas que invaden una parcela se toma como una medida del grado de poder de competición de la mezcla de especies sembradas. Estas especies sembradas no fueron incluidas dentro del número de especies que colonizan una parcela determinada, incluso en aquellas parcelas de alta o baja diversidad en las que no fueron sembradas. El número de especies colonizadoras fue estimado a partir del examen de la composición de especies que toma en cuenta las doce subparcelas permanentes inventariadas en cada una de las 10 parcelas principales de 10-m\*10-m.

A partir del tipo de respuesta de las especies que colonizan las parcelas de siembra entre los años de muestreo se puede definir el efecto de competición de las especies sembradas ya que se espera que este sea menos pronunciado si existe una especie muy dominante entre las especies que colonizan las parcelas. Consecuentemente, se calcula un índice de



dominancia para las parcelas CN, que se basa en el valor de cobertura promedio de cada especie ( $C_i$ ). Este índice de dominancia se expresa como  $D_1 = C_1/C$ , donde  $C_1$  es el grado de cobertura promedio de la especie más abundante y  $C = \sum C_i$ . Este valor de dominancia, es luego correlacionado con la disminución relativa del número de especies colonizadoras en las parcelas AD.

### 3.3.5. Heterogeneidad de la vegetación

Para analizar globalmente las similitudes y diferencias entre las comunidades establecidas en cada uno de los tratamientos de siembra, se emplearon los índices de dominancia de Simpson y Berger-Parker, así como la heterogeneidad de la vegetación (distancias euclidianas).

La similaridad en la composición de especies entre tratamientos, es un factor importante para la caracterización del incremento de la riqueza de especies de las comunidades vegetales estudiadas en las parcelas de 10-m\*10-m. Esta heterogeneidad se puede caracterizar promediando las distancias euclidianas estandarizadas o “*chord distance*” (distancia de la cuerda) entre todos los pares de subparcelas dentro de una misma parcela. Estos valores son representados, posteriormente, para cada tratamiento de siembra mediante el valor promedio de los cinco bloques que componen cada tratamiento.

La estandarización de las distancias euclidianas (DE) se calcula por la siguiente ecuación:

$$\sqrt{\sum_i x_i^2}$$

donde  $x_i$  representa la raíz cuadrada de la cobertura de la  $i$ -ésima especie dividida por la raíz cuadrada de la cobertura total de la muestra (Leps & Smilauer 2003). Si se prefiere, al sacar la raíz cuadrada de la proporción de la cobertura de la  $i$ -ésima especie (dividida por la cobertura total de la muestra) se obtiene la estandarización normal de los valores de una muestra.

Posteriormente, con estos valores estandarizados se halla una matriz de disimilaridad entre las doce subparcelas x tratamiento x año, medida por distancias euclidianas –DE.

Estas matrices tienen  $m$  especies, con el valor de la  $k$ -ésima especie en la  $i$ -ésima muestra escrita como  $Y_{ik}$ , entonces DE es la distancia euclidiana entre dos puntos:

$$DE_{1,2} = \sqrt{\sum_{k=1}^m (Y_{1k} - Y_{2k})^2}$$

DE es una medida de disimilaridad, con un valor de cero cuando las muestras son completamente idénticas y con un límite superior (cuando las muestras no tienen especies en común) que es determinado por la representación de las especies en las muestras. Consecuentemente, un DE puede ser relativamente bajo si la abundancia de todas las especies es relativamente baja, razón por la cual se recomienda la estandarización por la normal de la muestra (Leps & Smilauer 2003). Con este tipo de estandarización el límite superior que se alcanza es  $\sqrt{2}$ , valor que no se ve afectado por la riqueza de especies por lo que se evita el sesgo de que las muestras sean similares entre sí cuando el número de especies sea muy bajo.

### **3.3.6. Estructura de la comunidad**

Adicionalmente, es de especial interés el análisis del comportamiento de las especies dominantes en las diversas comunidades vegetales establecidas durante el tiempo. En este sentido, para cada muestreo en subparcelas de 1-m\*1-m, se procedió a conocer el número de especies dominantes y subordinadas mediante la medida de dominancia adoptada por Camargo (1993).

Una especie competidora  $i$  se puede considerar como dominante si su abundancia relativa  $p_i > 1/S$  y como subordinada si  $p_i < 1/S$  (Camargo 1992), siendo  $S$  el número de especies competidoras presentes en la comunidad (riqueza de especies). Los datos se representaron en una matriz de frecuencias de las especies dominantes en valores promediados para cada uno de los cinco bloques\*tratamiento\*año. Como paso final, sobre esta matriz de frecuencias se efectuó un análisis de correspondencia (CA) basado en las distancias  $\chi^2$  entre las muestras. Si la calidad de representación en los primeros ejes es alta, la distancia entre los casos (*tratamiento\*año*) en el gráfico resultante es proporcional a las diferencias en la dominancia de especies, y la distancia de cada caso al origen, de cuánto se aparta de la dominancia promedio entre los grupos. Por otra parte, una variable (especie

dominante) representada en el gráfico cerca de un caso, indica que el tratamiento en un año particular presenta con mayor frecuencia una especie dominante que los otros tratamientos.

El CA se ejecutó con los datos no transformados de las frecuencias de las especies dominantes y se eliminó del análisis la especie *Plantago coronopus* debido a la alta heterogeneidad que aportaba al tratamiento de baja diversidad –BD. Esta especie, de baja frecuencia, aparece puntualmente sólo en dos años de muestreo (1997 y 1998) y en ningún otro tratamiento, por consiguiente esta sustracción no afecta en absoluto el modelo global de comportamiento de las especies dominantes entre los tratamientos, facilitando su comparación.

Seguidamente, se procedió a comparar mediante un ANOVA el número de especies dominantes entre tratamientos, comparación que resulta válida solamente si partimos por un lado de los supuestos asumidos en la medida de dominancia adoptada, y por el otro de los supuestos en que se basa el experimento. Entre los primeros se asume que si todas las especies se presentan con la misma proporción de abundancia se obtiene un  $p_i = 1/S$  para todas las especies y por lo tanto no habrá ninguna especie dominante; además si la abundancia relativa de las especies dominantes no se reduce, la relación  $p_i > 1/S$  se incrementará a medida que el número de especies subordinadas aumente. Los supuestos del experimento no están en contraposición a los anteriores ya que la densidad de siembra inicial fue similar en ambos tratamientos, con especies que se encuentran naturalmente en la zona de estudio, por lo que podemos asumir que la abundancia relativa de las especies dominantes en los tratamientos no se ve reducida. De tal forma que las diferencias encontradas se deberán solamente al efecto de la diversidad cuando el número de especies subordinadas aumente o disminuya, cualquiera que sea el caso considerado.

Al igual que en el apartado anterior los ANOVAS realizados tuvieron en cuenta el número total de especies dominantes ( $m^2$ ) y su distinción entre grupos funcionales. Cuando se analiza la dominancia de las especies sembradas, se expresa como la proporción del número de inventarios ( $1-m*1-m$ ) en el que aparecen como dominantes sobre un total de 60 (5 bloques x 12 inventarios).

### 3.3.7. Estabilidad temporal

Se midió la variabilidad temporal mediante la evaluación de los Coeficientes de Variación (CV) de cada comunidad por separado. Los CV son útiles debido a que estandarizan las diferencias de las abundancias entre las especies que constituyen una muestra (Cottingham *et al.* 2001). La variabilidad de la comunidad se realiza para cada uno de los cinco bloques que componen un tratamiento de siembra (CN, AD y BD) y agrupando los datos de los siete años de muestreo para cada bloque. De esta forma, se quiere observar la variabilidad de la misma comunidad ( $CV_{com}$ ) a lo largo del tiempo y se obtiene dividiendo la desviación estándar de la abundancia total de las especies que aparecen durante los siete años de muestreo por la media de esta abundancia.

La agrupación de la abundancia de especies a lo largo del tiempo además permite medir la estabilidad temporal de las comunidades establecidas. Esto se logra sumando las varianzas y abundancias sobre la totalidad de especies en la comunidad, y sumando las covarianzas sobre todos los pares de especies. Para examinar los efectos que afectan la estabilidad, se utiliza el método de Lehman & Tilman (2000) para calcular la estabilidad temporal ( $E_T$ ) de la comunidad, mediante la siguiente ecuación:

$$E_T = \frac{\sum \text{Abundancia}}{\sqrt{(\sum \text{Varianzas} + \sum \text{Covarianzas})}}$$

Adicionalmente, por separado, cada una de las mediciones que componen la estabilidad temporal, ofrecen una aproximación en sentido amplio para probar diferentes efectos de la diversidad sobre los procesos ecosistémicos propuestos por Tilman (1999). Acorde con Lehman & Tilman (2000), la medida de estabilidad temporal se incrementa con la diversidad, así que comunidades más diversas (comparándolas con menos diversas) tendrán abundancias más altas (más individuos o el *efecto de sobreproducción*); tendrán baja suma de varianzas (*efecto de la cartera de valores*); o tendrán bajas sumas de covarianzas (efectos debidos a la *competición* o al *seguro biológico*).

### 3.3.8. Ordenación de la composición de especies entre tratamientos

Dentro de los métodos de ordenación utilizados para conocer la variabilidad de la composición de especies, se utilizan los *análisis directos del gradiente*, cuyo fin es encontrar la variabilidad de las especies que pueda ser explicada por las variables ambientales medidas. Mientras que en los *análisis indirectos del gradiente* se busca la mejor variable que explique la composición de especies, para ser tomada como los ejes de la ordenación. Estos ejes corresponden a la dirección de la más alta variabilidad dentro del conjunto de datos. En los *análisis directos del gradiente*, los ejes de la ordenación son la suma ponderada de las variables ambientales y corresponden a la dirección de la más alta variabilidad del conjunto de datos que pueda ser explicada por las variables ambientales.

Según la metodología utilizada por el programa CANOCO, los tres tratamientos de siembra son definidos como variables *explicativas* o *ambientales*, ya que predicen los valores de cobertura (abundancia) de las especies en el modelo de ordenación. Los bloques, que caen dentro de este mismo grupo, se definen como *covariables*, ya que no queremos interpretar su efecto, sino solamente tenerlo en cuenta cuando juzgamos los efectos de las otras variables *ambientales (explicativas)*, que son las que mayor interés presentan.

Cuando se utilizan estas variables *ambientales* en el programa CANOCO, deben ser tratadas como cualitativas, de tal forma que deben codificarse en una serie de variables (*variables dummy*), una variable codificada por cada variable ambiental. Si en la matriz de datos (especies x inventarios de  $1-m \times 1-m$ ), un inventario pertenece a un determinado tratamiento, tomará un valor de 1 en su correspondiente variable codificada y como no pertenece a ninguno de los otros dos, entonces sus respectivas variables codificadas tomarán el valor de 0 para el mismo inventario y así sucesivamente.

Es importante resaltar que el uso de variables y covariables utilizadas con un esquema apropiado de permutación en la prueba de Monte Carlo, permite construir pruebas análogas para probar las significancias de términos particulares, al igual que en un ANOVA donde todos los efectos se prueban simultáneamente. En los análisis multivariados se utilizan análisis separados para probar cada efecto, eliminando primero el efecto debido a las

covariables y posteriormente la variación residual es relacionada con las variables *explicativas* (comparable con las covariables en un análisis ANCOVA).

Para decidir qué tipo de ordenación se ajusta mejor a los datos de composición de especies, primero se utiliza un Análisis de Correspondencia sin Tendencias (DCA: Detrended Correspondence Analysis) exploratorio para conocer la longitud del gradiente de la variabilidad de los datos. En el programa CANOCO, se utilizan los siguientes parámetros: eliminación de tendencias mediante la técnica de segmentos, transformación de los datos (logaritmo), preservación de las distancias  $\chi^2$  entre muestras y definición de la interacción *tratamiento\*año*. Para evitar la influencia excesiva de las especies raras sobre la ordenación se utilizó la opción “*down weighing*” de las mismas.

El análisis DCA extrae los ejes que contengan la máxima variación en composición de especies, para solo luego ajustar las variables ambientales. El resultado más importante que se extrae es la longitud del gradiente que mide la diversidad beta en la composición de la comunidad a lo largo de un gradiente de ordenación. Si esta longitud es mayor que 4.0 se utilizan métodos unimodales (*análisis indirectos*), para extraer la información de las variables ambientales. Por otra parte, si la longitud del gradiente es más corta que 3.0, la mejor opción es un método lineal (*análisis directos*). En el rango entre 3 y 4, ambos métodos de ordenación trabajan razonablemente bien (Leps & Smilauer 2003).

El programa CANODRAW (adjunto al CANOCO 4.5) se utilizó para la representación gráfica de los resultados de las ordenaciones obtenidas para cada uno de los análisis realizados con CANOCO. En estos diagramas, no se muestran todas las especies inventariadas, sino sólo aquellas que después de un ajuste automático de los valores “proyectados” obtengan un 15% del porcentaje total de la variabilidad del ajuste de la correcta posición de la especie en el diagrama, de tal forma que se reflejaron las especies con mejores relaciones de abundancias con las variables “explicativas” (aproximadamente 30 especies). La posición de una especie en el diagrama con respecto al origen, nos indica la tasa de cambio del ajuste de la abundancia de la especie a lo largo de los ejes de la ordenación.

***Análisis de la variación de la composición de especies en años específicos***

En primer lugar, se realizan análisis exploratorios y adicionales a la investigación de las diferencias entre los factores experimentales en el cambio de la composición de especies. El análisis de componentes principales (PCA) es una herramienta estadística que reduce muchas variables (especies) en un número pequeño de nuevas variables que resumen la información original (Leps & Smilauer 2003). Los dos primeros ejes del análisis explican la mayor variabilidad en la composición de especies analizada, e informan > 50% de la variabilidad total.

A continuación, se procede con análisis realizados año por año, que se toman como base para responder preguntas propias a la investigación y para visualizar la variabilidad en la composición de la especies más específicamente. Por medio de análisis parciales de componentes principales (RDA) se pretende conocer el rendimiento absoluto y relativo de las especies que colonizan las parcelas de forma natural y su condicionamiento debido a la introducción de especies de estadios tardíos de la sucesión. El (RDA) es un método basado en la respuesta lineal de las especies y se prefirió porque la composición de especies en los inventarios fue más o menos homogénea. RDA se utilizó con las siguientes opciones en cada una de las ventanas que componen el módulo de análisis cuando se ejecuta el programa CANOCO (ter Braak y Smilauer 1998):

1. Se escogen las medidas de comparación basadas en especies y, por lo tanto, los diagramas producidos muestran medidas de correlación entre especies. Además se prefiere la opción de dividir los valores “proyectados” de dichas especies por su desviación estándar, después de la extracción de los ejes, para que en los diagramas de ordenación se muestren datos estandarizados de las especies y las correlaciones entre ellas. Con lo cual, la longitud de las flechas de las especies es, entonces, una medida ajustada de su posición dentro del diagrama. Esta opción es importante porque hacen que los valores *proyectados* sean proporcionales a la desviación estándar en cada especie, de tal forma que aquellas especies con una gran varianza (dominantes) no minimicen la importancia de otras especies (subordinadas).
2. Transformación de los datos originales de especies y muestras. La opción centrar por especie es obligatoria para los métodos lineales directos, para que cada especie entre

con igual peso en el análisis. No se utilizó la opción estandarizar por especie ya que en situaciones en que las especies difieren sustancialmente en su abundancia, le da mucho peso a las especies raras, el resultado sería que cada muestra o especie tuviera media cero y varianza uno.

3. Pre-transformación de los datos originales. Los valores de abundancia en nuestros datos se caracterizan por ser muy altos para pocas especies y muy bajos para la mayoría, por lo tanto, para eliminar el efecto de los valores de abundancia en la ordenación es preferible transformar los datos por su logaritmo previa adición de un valor bajo a los datos.
4. La prueba de permutación no paramétrica de Monte Carlo, basada en 499 permutaciones aleatorias no restringida, se seleccionó para probar la hipótesis nula de independencia de las especies en los valores de las variables *explicativas*. En otros casos, se opta para que las permutaciones sean obtenidas bajo un *diseño reducido*. La significancia estadística de la relación entre las especies con los tratamientos y bloques, se prueban con dos pruebas estadísticas disponibles en CANOCO, una basada en la medida de importancia del primer eje canónico y la otra en la suma de la importancia de todos los ejes canónicos.

Para estimar el rendimiento *absoluto* de las especies colonizadoras, el RDA se obtuvo excluyendo a las especies sembradas y los datos de cobertura no fueron estandarizados. Durante la prueba de Monte Carlo, se permutaron 15 *parcelas-completas* de 12 *split-plots* (ver explicación más abajo). Los resultados reflejan eventualmente diferencias en cobertura de las especies individuales entre los tres tratamientos de siembra (CN, BD y AD). Por su parte, el rendimiento *relativo* se obtiene tomando los datos estandarizados de las muestras individuales, con lo cual las sumas de los valores de cada muestra individual tienen un valor constante (al estandarizar por la normal, los valores individuales de la muestras tienen una media 0 y varianza 1). Consecuentemente se comparan las contribuciones relativas de las especies individuales.

### ***Descomposición de la variabilidad de la composición de especies***

En cada año por separado se procedió a evaluar la contribución de cada factor evaluado (tratamiento y bloques) a la variabilidad total de la composición de especies mediante



análisis parciales de componentes principales (RDA). El modelo de varianza empleado por el programa CANOCO es análogo a un ANOVA mixto de dos factores, aquí se toma como variable *explicativa* la interacción *tratamiento x bloque* pero se puede quitar el efecto producido por cualquiera de los dos factores, al ser tomado uno de ellos como covariable. De esta forma, a fin de estimar el porcentaje de contribución de cada factor a la variación total es necesario realizar análisis separados para cada uno de ellos.

La cantidad de variabilidad explicada por cada factor se determina a través de la suma y significancia de todos los ejes canónicos (aquellos dependientes de las variables *explicativas*), calculados por la ordenación directa RDA. Esta suma se obtiene por medio de la permutación de todas las subparcelas de 1-m\*1-m dentro de cada parcela, de acuerdo con un diseño de permutación en *split-plot* (tal y como ha sido explicado anteriormente). Cada subparcela se considera como un *split-plot* dentro de una *parcela-completa* que correspondería a cada parcela grande de 10-m\*10-m. En total se permutan 15 *parcelas-completas* (interacción de 3 parcelas x 5 bloques) para obtener la variabilidad de *tratamiento* y *bloques* por separado. Finalmente, se calcula la cantidad de variabilidad explicada por la diferencia entre ambos factores (error residual), para cada año, por un cálculo simple:  $1,0 - \text{varianza} (\text{tratamiento} + \text{bloque})$ .

### ***Análisis de la variación de la composición de especies a lo largo del tiempo***

A diferencia de lo que ocurre cuando se analiza año por año, la unificación de todos los muestreos anuales aumenta demasiado la heterogeneidad ambiental y como consecuencia la longitud del gradiente obtenido con un DCA es mayor que 5,8. Por lo tanto, se utilizó un análisis de ordenación directa basado en la respuesta unimodal de las especies, en este caso un Análisis de Correspondencia Canónico (CCA). Este tipo de análisis, extrae directamente la variación que es explicable por las variables ambientales medidas, además su uso se justifica básicamente por su poder de relacionar simultáneamente varias variables métricas dependientes e independientes. A su vez, calcula las combinaciones lineales de cada conjunto de variables que maximicen la correlación existente entre los dos conjuntos de variables. La significancia de una variable explicativa particular puede ser estimada mediante una prueba de permutaciones del eje canónico asociado a esa variable, utilizando el *eigenvalue* (medida de explicación) del eje como estadístico de prueba.

En el CCA, utilizando los tratamientos de siembra y los años de muestreo como variables explicativas de la composición de especies, y los bloques como covariables, se pueden crear pruebas análogas para probar la significancia de los términos de un ANOVA de medidas repetidas mediante un esquema adecuado de permutación de las muestras conocido como Permutaciones de Monte Carlo. En los diagramas encontrados se representan gráficamente solamente las interacciones *tratamiento\*año*, ya que corresponden con los efectos de la manipulación del experimento y por tanto resulta de gran interés ecológico. Estas pruebas de permutación tienen como fin probar la significancia del primer eje hallado y de todos los ejes canónicos en conjunto calculados por el programa.

Adicionalmente, con este tipo de análisis y utilizando la interacción *tratamiento\*año* como variable explicativa y los bloques como covariable, es posible extraer el promedio de la variación de las muestras sobre el tiempo. En este caso, el tiempo (años de muestreo) se toma como una variable continua. La otra posibilidad es tomar el tiempo como una variable discreta y extraer la información para cada año por separado. Cuando se utiliza el tiempo como variable continua, los años 2002 y 2003 se quitan del análisis debido a que el número de inventarios de 1-m\*1-m fue menor que los restantes años, hecho que imposibilita el cálculo de las permutaciones para hallar la significancia de los ejes canónicos calculados en un diseño “Split-Plot” (Leps & Smilauer 2003). Los modelos empleados para calcular el efecto de las variables explicativas se muestran en la tabla 3.7.

**Tabla 3.7.** Resultados del análisis de correspondencias canónico (CCA) utilizado para mostrar el efecto de la Colonización Natural -CN, Baja -BD y Alta Diversidad -AD sobre la composición de especies. A: variable continua AÑO. La interacción de esta variable con cada tratamiento se representa por el signo \*.

Tipo de análisis	Variables explicativas	Covariables
CCA1	A, A*CN, A*BD, A*AD	Bloques
CCA2	A*CN, A*BD, A*AD	A, Bloques

Para cada tipo de análisis de la tabla 3.7, se prueban dos hipótesis nulas según las variables explicativas introducidas en el modelo. En CCA1, se prueba que no hay cambio direccional en la composición de especies a través del tiempo y que ésta es común para todos los tratamientos de siembra o específica para tratamientos particulares. En CCA2, se

prueba que el gradiente temporal en la composición de especies es independiente de los tratamientos.

Debido a que este procedimiento es análogo a un ANOVA de medidas repetidas, los datos de vegetación recogidos (en diferentes años) en los 12 inventarios de 1-m\*1-m se consideran como *dentro-parcela* (“*within plot*”) de una misma parcela grande de 10-m\*10-m (5 por tratamiento). A su vez, cada una de estas parcelas grandes se considera como *parcela completa* (“*whole plot*”). Esto es importante porque las permutaciones tienen lugar en las parcelas grandes mediante el siguiente procedimiento descrito para el programa CANOCO (Leps & Smilauer 2003). Las permutaciones se obtienen bajo un *diseño reducido*, es decir, que se restringen por una estructura espacio-temporal o diseño del tipo *Split-plot*; el número de *Split-plots* en las parcelas completas es de 5 (5 años de registro para cada parcela: 1996-1999 y 2004) y se seleccionan los *Split-plot* para cada parcela completa en un número de 180 (12 inventarios x 5 réplicas x 3 tratamientos). La selección de datos en esta forma se corresponde con el orden de la matriz de datos, razón por la cual fue necesario excluir los años 2002 y 2003 al tener menor número de inventarios 1-m\*1-m por *parcela completa*. Por último, se permite que las permutaciones entre las *parcelas completa* se intercambien libremente (entre años) y no se permite ninguna permutación al nivel de los *Split-plots*. Los resultados se presentan en forma de diagramas y tablas, mostrando la variabilidad y la significancia de los ejes canónicos para cada una de las hipótesis probadas.

A diferencia del análisis anterior, cuando se toma el tiempo como variable discreta, los datos de vegetación muestran un efecto de arco muy marcado cuando se obtiene el CCA, debido a una dependencia cuadrática del segundo eje sobre el primero. Este efecto es causado principalmente por la alta correlación entre variables, sin embargo, al no poder quitar del análisis ninguna de las variables explicativas para dilucidar donde ocurre esta correlación, la alternativa más apropiada en este caso es optar por un análisis restringido del CCA, conocido como Análisis de Correspondencia Canónico Restringido (DCCA), para que corrija este efecto de arco (Leps & Smilauer 2003).

### **3.3.9. Facilitación de la colonización (Stepping-stone)**

Se utilizó el método de curvas de respuestas principales (PRC) para mostrar estadísticamente las curvas de respuesta resultante de la dirección del desarrollo de la vegetación bajo los diferentes tratamientos experimentales, comparados con el tratamiento control (colonización natural sin facilitación de la colonización). Al mismo tiempo, la curva de respuesta de cada tratamiento individual puede ser interpretada con base en la respuesta individual de especies de plantas que se integran en un mismo diagrama. Este tipo de análisis se halla a partir de análisis parciales de componentes principales (RDA), teniendo al factor tiempo de muestreo como covariable y la interacción entre los dos tipos de tratamientos (siembra y facilitación de la colonización) con el tiempo, como las variables *explicativas*.

Adicionalmente, los datos de todos los años de muestreo de las parcelas pequeñas de inoculación de suelos fueron analizados con un RDA: En el Programa CANOCO, las variables tiempo, tratamiento de la siembra (CN, BD y AD) y tratamiento de inoculación del suelo (+SS o -SS), fueron utilizadas como variables *explicativas* de la variabilidad de la comunidad. Pruebas posteriores se realizaron en cada tratamiento por separado para explicar los efectos de un tratamiento específico sobre los otros.

#### **Tipos de análisis efectuados**

1. RDA con todos los factores combinados. En este análisis que se realiza año por año, el efecto de ambos tratamientos son examinados simultáneamente. Durante la prueba de permutación de MonteCarlo (PPMC), las doce subparcelas que componen cada parcela de diversidad se permutan como una *parcela-completa* (un *whole-plot*). Las variables explicativas que entran al modelo, lo hacen individualmente o por medio de la interacción entre ambos factores.
2. RDA con el tratamiento de siembra como único factor utilizado para evaluar el efecto de este tratamiento sobre la composición de especies. PPMC se condiciona en los bloques replicados y los tratamientos de SS. Esto significa que, como ejemplo, en el primer bloque las tres parcelas que representan los tres tratamientos de siembra sin tratamiento de inoculación del suelo se permutan juntos, pero no con las otras parcelas a

las que sí se aplica el tratamiento de inoculación del suelo. Permutaciones similares se aplican en los siguientes dos análisis.

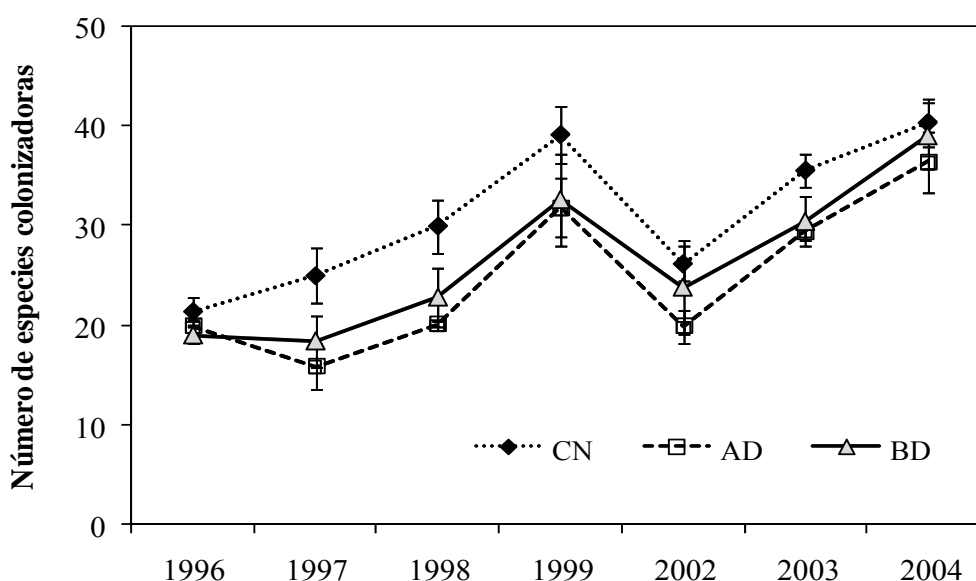
3. RDA con el tratamiento de inoculación de suelo solamente. Las especies sembradas son excluidas de este análisis, por lo que se estudia el efecto de las especies colonizadoras naturales (malas hierbas).
4. RDA con el tratamiento de inoculación de suelo solamente, pero con la presencia de las especies sembradas. Este análisis se diferencia del anterior en que la cobertura de las especies sembradas no se excluyen del análisis. Esto significa que las especies sembradas también se presentan en el banco de semillas del suelo inoculado.
5. RDA para probar diferencias entre los bloques. Debido al diseño del experimento, especialmente en las parcelas de baja diversidad, se espera encontrar una más alta heterogeneidad ambiental al nivel de las parcelas pequeñas de inoculación del suelo (2-m\*2-m) que su contraparte, las parcelas principales de 10-m\*10-m. La permutación se restringió sólo a combinaciones de tratamiento idénticos. Por ejemplo, las 5 parcelas de CN-SS fueron permutadas solamente entre si y no con otros tipos.
6. Análisis de componentes principales (PCA) en todas las parcelas de inoculación del suelo. Es un análisis exploratorio que suplementa la búsqueda de diferencias entre los factores experimentales. Los resultados se obtienen de un análisis indirecto del gradiente y se representan gráficamente los gradientes generales de la variabilidad total. Se quiere reflejar que la variabilidad en la composición de especies puede ser explicada por los dos ejes principales en un diagrama PCA.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. COMPARACIÓN ENTRE LOS TRATAMIENTOS DE MANIPULACIÓN DE LA DIVERSIDAD

#### 4.1.1. Supresión de especies colonizadoras

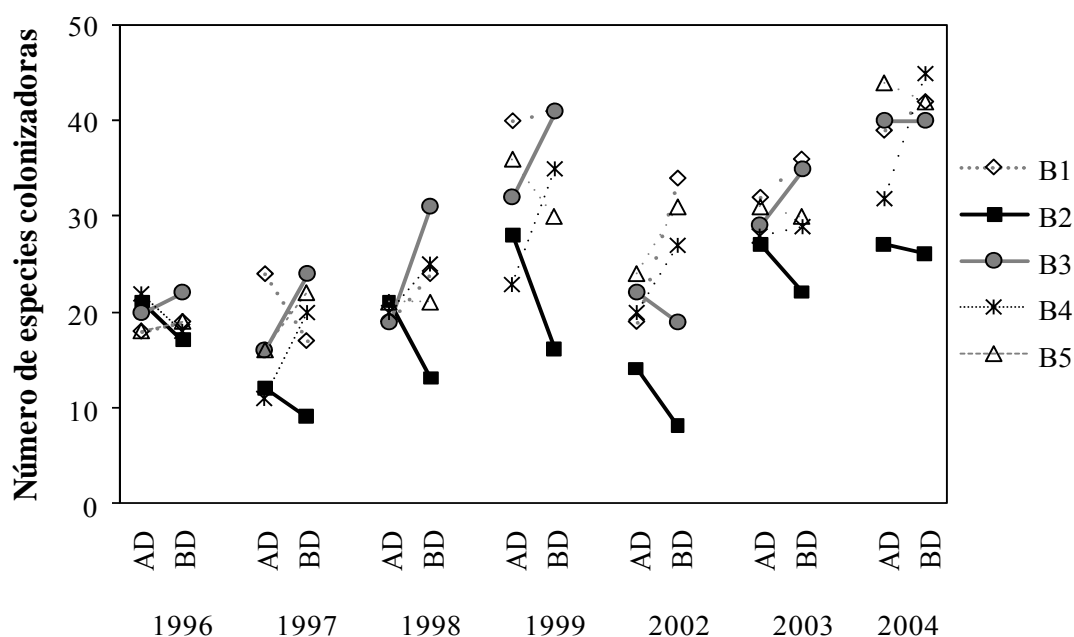
Entre ambos tratamientos de siembra no se detectaron diferencias significativas en el número de especies colonizadoras ( $F=0,81$ ; 1 g.l.;  $P=0,42$ ). Durante todo el tiempo tuvieron un comportamiento similar (figura 4.1), de tal forma que tampoco se encontraron diferencias significativas entre la interacción *tratamiento\*año* ( $F=6,46$ ; 6 g.l.;  $P=0,87$ ). Este resultado, por sí solo, indica que las especies sembradas fallaron en establecerse con éxito y no fueron capaces de eliminar por competición las malas hierbas de cultivo.



**Figura 4.1.** Número anual de especies colonizadoras en baja -BD (△) y alta diversidad -AD (□). El tratamiento de colonización natural (◆) no se compara en esta parte del análisis.

Sin embargo, del análisis anual se observa que hasta el año 1998, las especies sembradas tuvieron éxito en la supresión de las colonizadoras, pero su efecto competitivo disminuyó notoriamente al siguiente año, cuando el número de colonizadoras aumentó significativamente ( $F=30,30$ ; 6 g.l.;  $P<0,000$ ). A partir de este año y hasta el final del experimento en 2004, el número de especies colonizadoras en ambas parcelas de

diversidad se estabilizaron ya que no difirieron significativamente del valor máximo alcanzado en 1999. La figura 4.1 también refleja que surge un falso patrón de aumento de las especies colonizadoras a partir del año 2002, ya que al final de este ciclo en 2004, este número no es significativamente mayor al alcanzado en 1999. Por lo tanto, algo extraordinario ocurrido en el año 1999 produjo un aumento de las especies colonizadoras hasta alcanzar un valor máximo en las condiciones experimentales existentes, ya que en 2002 nuevamente se alcanzan los niveles normales en el número de especies colonizadoras, para aumentar significativamente en 2004.

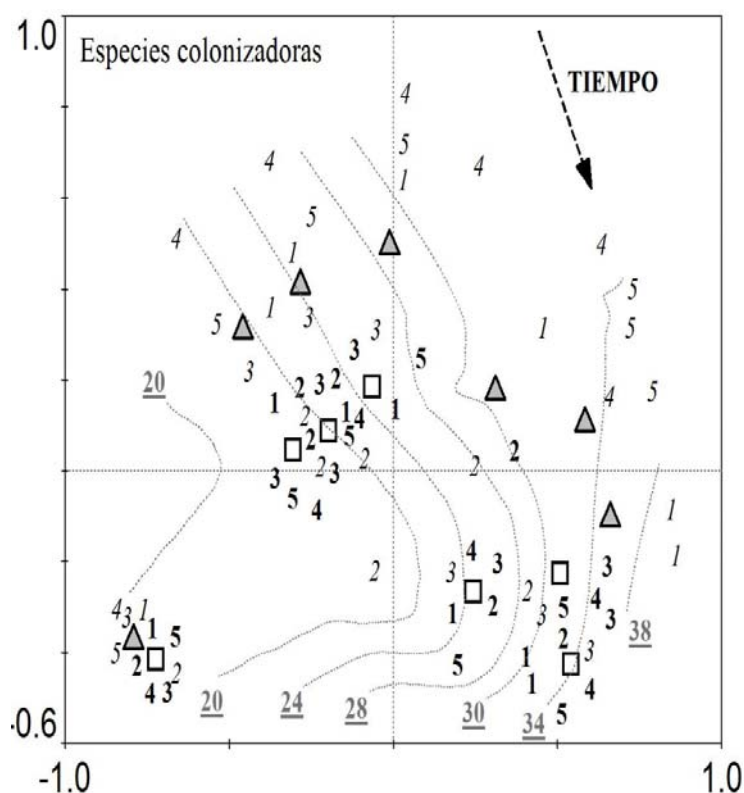


**Figura 4.2.** Número de especies colonizadoras en los tratamientos de manipulación de baja -BD y alta diversidad -AD para cada una de los bloques (B) muestreados durante siete años de muestreo.

Un análisis detallado al interior del experimento permite aclarar en algunos aspectos, las pocas diferencias encontradas entre los tratamientos de diversidad (Figura 4.2). En primer lugar, cuando las especies colonizadoras aumentan significativamente en AD (1999 y 2004), se debe principalmente a la divergencia en el número de especies colonizadoras entre los bloques, en especial los bloques 1, 3 y 5 son los que principalmente contribuyen a esta diferenciación. En los restantes años cuando este número permanece constante en todos los bloques, la similaridad en el comportamiento de todos los bloques se hace evidente. En BD, por su parte, el número de especies colonizadoras es diferente para cada bloque, en cada uno de los años, debido al efecto de las distintas mezclas de especies sembradas. Sin embargo, el comportamiento general del tratamiento se debe al efecto

combinado de cuatro de los cinco bloques. El bloque 2, en que se presenta la mezcla *Bromus inermis* y *Sanguisorba minor*, fue el único que presentó un bajo número de especies colonizadoras durante todo el experimento, incluso en 1999 y 2004 cuando aumentó significativamente el número de dichas especies colonizadoras.

La misma información puede ser procesada mediante análisis multivariados para eliminar el efecto de los bloques, ya que se observa una gran influencia por la cercanía de las parcelas en especial en AD, donde hay gran disimilaridad en la supresión de especies a pesar de ser réplicas exactas. El análisis de componentes principales (PCA; figura 4.3) de la composición de especies colonizadoras, que es explicada en un 35% por dos ejes principales. Aunque es un porcentaje de explicación relativamente bajo (eigenvalues: Eje1=0,23 y Eje 2=0,12), es suficiente para explicar el alto número de especies analizadas y la gran heterogeneidad mostrada por las comunidades (Leps & Smilauer 2003) ya que la correlación entre las especies y los tratamientos es muy alta (Eje 1=0.97, Eje 2=0,85).



**Figura 4.3.** Análisis de componentes principales (PCA) de la composición de especies colonizadoras en los tratamientos de manipulación de baja –BD ( $\Delta$ ) y alta diversidad –AD ( $\square$ ). Se presentan los números de los cinco bloques muestreados durante siete años de muestreo (tiempo), en cursiva (BD) y negrita (AD). Los isolíneas representan el número de especies (números claros subrayados).



En primer lugar, se confirma que los bloques 1, 4 y 5 en BD, es donde se detecta un aumento en el número de especies colonizadoras durante cada año. Este aumento (isolíneas) es más abrupto para BD debido al comportamiento disgregado de estos bloques. Por el contrario, los bloques 2 y 3 en ambos tratamientos de siembra tienen un comportamiento agregado entre ellos que hace suponer un cambio en el número de especies más suavizado. En relación con los años de muestreo, 1996 es un año de transición y establecimiento de las comunidades que alcanzan la estabilización máxima hacia 1999 cuando hay un cambio significativo en el número de especies que colonizan las parcelas. En el caso de AD, este aumento significativo es debido principalmente al bloque 5 y en menor grado al bloque 1, los demás bloques (números en negrita) durante 1997-1999 son muy similares entre sí.

En el año 2002 hay un cambio de tendencia de la composición de especies más brusco para AD y menos acentuado en BD. Las diferencias significativas de este año con respecto a 1999 se establecen de nuevo en los bloques 1 y 5 en AD. A partir de 2002 se inicia un incremento estable de las especies colonizadoras en todos los bloques y la tendencia de los datos indican que los bloques 2 y 3 de ambos tratamientos hace que estos coincidan en el tiempo pero no completamente ya que los bloques 4 y 5 de BD confluyen más lentamente.



**Figura 4.4.** *Bromus inermis*, gramínea sembrada en las parcelas de baja –BD y alta diversidad - AD.

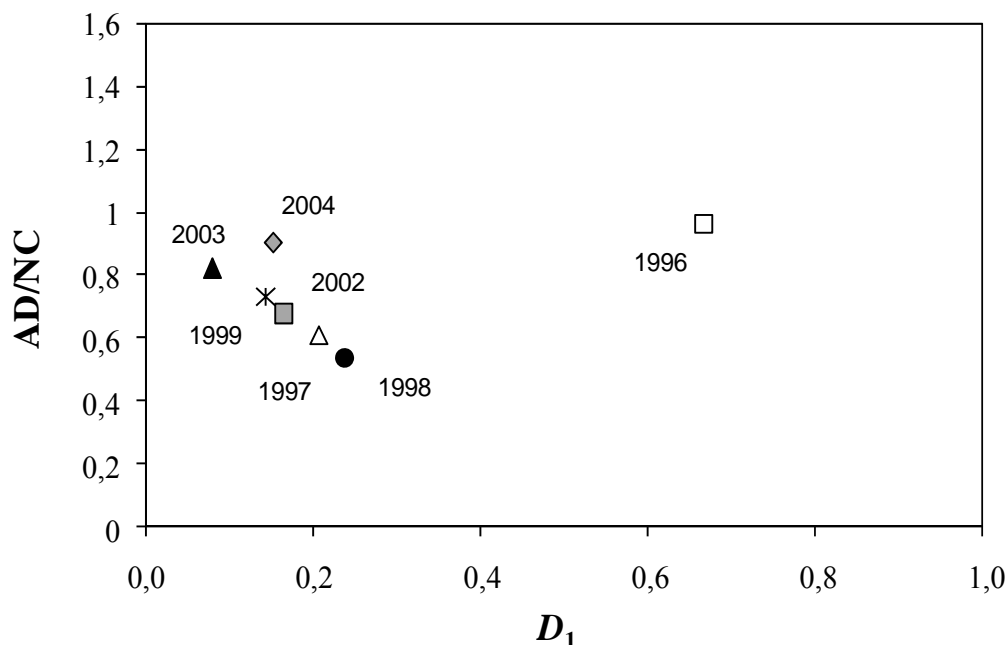
A modo de resumen, la gramínea sembrada *Bromus inermis* (figura 4.4) por sí sola no ejerce un efecto negativo sobre la supresión de especies colonizadoras, debe estar acompañada por otra especie dominante para que este efecto sea significativo. Situación que se obtiene en el bloque 2 de ambos tratamientos de siembra, que es el de mejor rendimiento en la supresión de especies colonizadoras. De otro lado, se evidencia el efecto de la variabilidad intra-grupos debida a la cercanía entre las parcelas, lo cual debe ser contabilizada en un análisis multivariado que elimine el error provocado por los bloques al considerarlos como covariables.

#### **4.1.2. Supresión explicada por el tratamiento de colonización natural**

La supresión de especies colonizadoras en ambos tratamientos de siembra puede ser en parte explicada por la estructura de las comunidades desarrolladas en las parcelas de colonización natural -CN, donde se asume que las especies no se ven sometidas a supresión a menos que exista una especie dominante (en condiciones naturales). Esto puede ser analizado mediante un índice que relacione el número de especies colonizadoras naturales presentes en AD con aquéllas en NC ( $AD/NC$ ). Así, un valor bajo del índice nos indica que la eficacia en la supresión en cada réplica AD es alta. Seguidamente, este índice se correlaciona con otro índice de dominancia  $D_1$ , hallado para CN, basado en la dominancia de la especie más abundante en cada bloque. Si en los bloques CN se presenta una especie muy dominante (valores altos de  $D_1$ ), entonces habrá una disminución relativa en el número de colonizadoras naturales en AD. Lo contrario ocurriría si en CN no se presenta una especie aparentemente dominante.

Para todos los años, excepto 1996, los valores bajos hallados del índice  $D_1$  ( $< 0,4$ ) (figura 4.4), indican que en las comunidades no sometidas al efecto de siembra (CN) no existe una especie dominante que afecte el desarrollo de otras especies por exclusión competitiva. De igual forma, la alta variabilidad de la relación  $AD/CN$  entre los años indica que, en alguno de ellos, las especies sembradas tuvieron un mayor éxito en la supresión (valores bajos), especialmente en los años 1997 y 1998. El modelo general hallado muestra que la mayoría de los años se establecen en una zona donde no existe una especie dominante en CN, a excepción del año inicial del experimento (1996) donde se presentó con alta dominancia solamente la gramínea colonizadora y perenne *Poa* sp. En

este mismo año es importante resaltar que la especie anual del grupo compuesta-otras, *Polygonum aviculare*, fue del mismo modo dominante, solo en este año, y en los bloques de ambos tratamientos de manipulación de la diversidad.

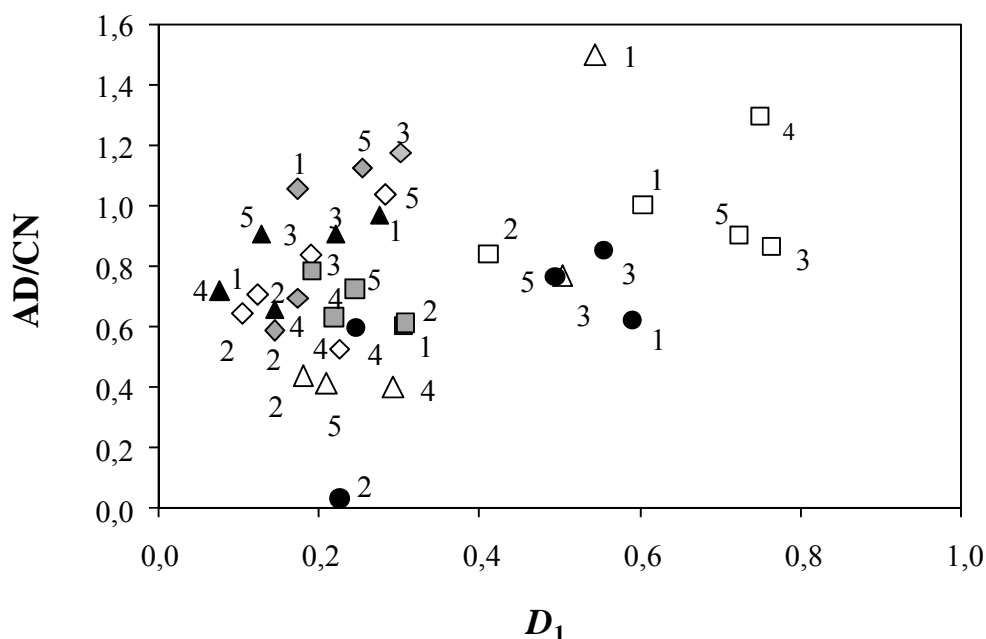


**Figura 4.4.** Relación entre la supresión de especies colonizadoras, expresada como la proporción del número medio por año de especies colonizadoras en AD sobre las de CN (AD/CN), y el índice de dominancia  $D_1$ .

Claramente la cercanía de las parcelas de los distintos tratamientos en un mismo bloque influye en la similaridad de la composición de especies, quizás debido a la mayor facilidad de migración de las semillas entre ellos y, por lo tanto, la composición de especies será más parecida entre estos bloques que con otros. Esta es una de las razones por las cuales el modelo utilizado en el análisis permite quitarle peso a la variabilidad de los bloques, al considerarlo como un factor aleatorio. En la figura 4.6, en que se muestran los resultados anuales desglosados por bloques, se aprecia como bloques de un mismo año presentan comportamientos totalmente diferentes incluso en el tratamiento CN.

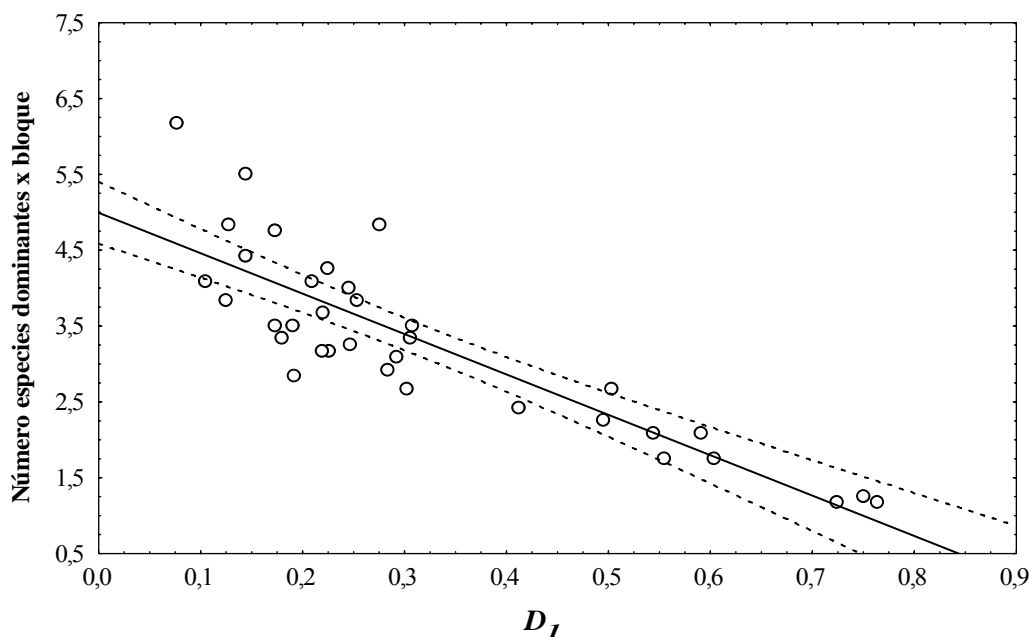
En este análisis preliminar, hay varios hechos que permiten observar el funcionamiento del ecosistema alterado experimentalmente. En el bloque 2 de 1996, *Poa sp* no es la única especie dominante y esto hace que se separe de los otros bloques del mismo año (figura 4.6). En 1997 y 1998, los bloques 1 y 3 se separan debido a que la especie compuesta-otra *Matricaria inodora* aparece como dominante en estos bloques pero no en los restantes tres. Además, en el bloque 5 de 1998, aparece como dominante la

gramínea perenne *Lolium rigidum* que hace que  $D_1$  aumente en este bloque con respecto a los restantes del mismo año. Sin embargo, a partir de 1999 las especies muy dominantes en condiciones naturales desaparecen totalmente de las comunidades (valores bajos del índice  $D_1$ ) y al mismo tiempo hay una relación directa del efecto de dominancia de las especies sembradas en AD sobre la supresión de especies con el tiempo (AD/CN aumenta). Es importante resaltar que este análisis permite deducir que en el año 1999, al tiempo que se observa un gran aumento de las especies colonizadoras también muestra la desaparición inicial de las especies dominantes en condiciones naturales.



**Figura 4.6.** Relación entre la supresión de especies colonizadoras, expresada como la proporción del número medio por año de especies colonizadoras en AD sobre las de CN (AD/CN), y el índice de dominancia  $D_1$ . Esta vez se desglosan los resultados anuales en los cinco bloques del experimento. 1996 ( $\square$ ), 1997 ( $\triangle$ ), 1998 ( $\bullet$ ), 1999 ( $\diamond$ ), 2002 ( $\blacksquare$ ), 2003 ( $\blacktriangle$ ) y 2004 ( $\blacklozenge$ ).

El anterior resultado se ve corroborado cuando se relaciona el índice  $D_1$ , que se basa en el comportamiento de la especie más abundante, con el número de especies dominantes por bloque CN calculado según el índice de dominancia de Camargo (1992) (figura 4.7). La relación negativa encontrada ( $r = -0,87$ ) confirma que a valores bajos del índice  $D_1$ , en la mayoría de años, el número de especies colonizadoras dominantes, en condiciones naturales, por bloque aumenta. Este hecho es muy relevante, ya que el efecto de la siembra no sólo puede ser explicado ahora por la supresión de especies colonizadoras sino también por su efecto sobre la ganancia en el número de especies dominantes, que puede considerarse como un efecto positivo de la siembra sobre el aumento de la diversidad.



**Figura 4.7.** Relación entre el índice de dominancia  $D_1$  y el número de especies dominantes encontradas por bloque en el tratamiento de colonización natural –CN. ( $R^2 = 0,75$ ;  $F_{(1, 33)} = 98,27$ ;  $P < 0,000$ ).

Varios aspectos pueden ser discutidos sobre la generalización hecha anteriormente. En primer lugar, el índice de dominancia  $D_1$  disminuye con el tiempo, en otras palabras, al inicio se establece en la comunidad una especie muy dominante en condiciones naturales (*Poa sp* o *Matricaria inodora*) que es reemplazada por otras especies colonizadoras (*Lolium rigidum*). Pero al siguiente año se aumenta el número de especies que van ganando un carácter de dominancia dentro de la comunidad. Situación similar se presenta en el tratamiento AD pero de una forma potenciada con el tiempo ya que se encontró una relación positiva entre el número de colonizadoras naturales en AD durante el tiempo y el número de las que son dominantes ( $R^2 = 0,50$ ;  $F_{(1, 33)} = 31,90$ ;  $P < 0,000$ ). Esta relación explica la mitad de la variabilidad en el número de especies colonizadoras en AD, valor muy alto que permite asumir la existencia de un modelo de ganancia del número de especies colonizadoras que son dominantes y que va en ascenso con el tiempo.

Al inicio del experimento, sólo una especie es dominante (*Polygonum aviculare*) y muy rápidamente es desplazada por la especies sembradas, especialmente por *Bromus inermis* y *Sanguisorba minor*. Sin embargo, al mismo tiempo que desaparecen unas especies, otras empiezan a dominar en la comunidad establecida en AD a partir de 1999; las compuestas-otras anuales *Barkhausia taraxacifolia* y *Lactuca serriola* fueron las más importantes en este año. En el 2002, resalta la presencia de la gramínea anual *Vulpia*

*bromoides*. Nuevamente en 2003, *B. taraxacifolia* y *L. serriola* vuelven a ser dominantes junto con un alto número de especies colonizadoras que se mantienen hasta el año siguiente (2004), pero las especies más importantes entre las dominantes colonizadoras son las especies del grupo compuesta-otras, la especie anual *Geranium molle* y la perenne *Carduus tenuiflorus*.

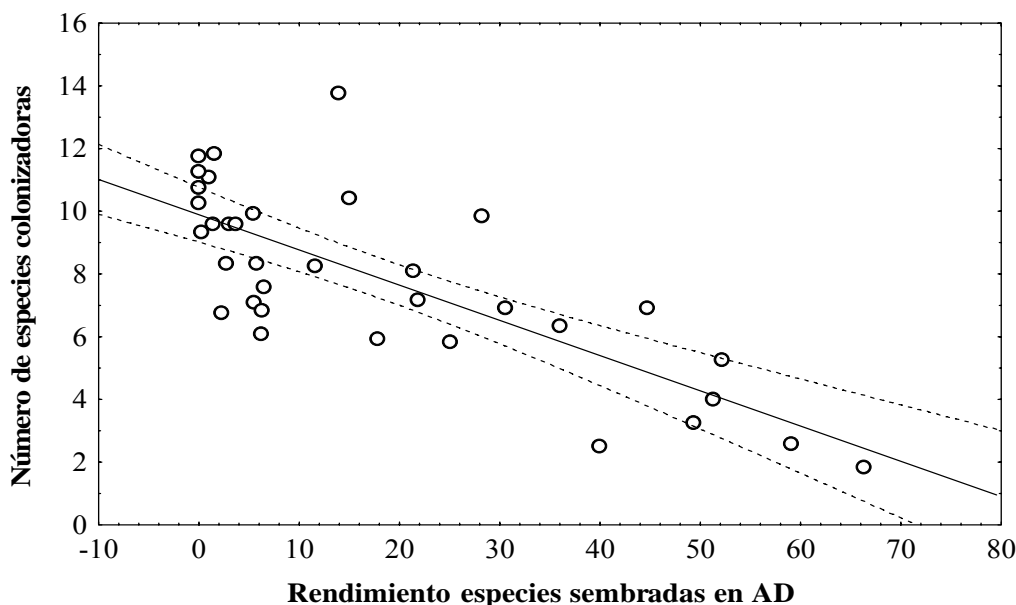
#### **4.1.3. Dominancia de las especies sembradas**

El principal objetivo que se consigue a través de la manipulación de la diversidad es identificar el efecto de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones en la restauración de tierras de cultivo abandonadas. Abordar esta pregunta en condiciones naturales presenta muchas limitaciones, debido a que otros factores correlacionados con la diversidad como la productividad, la composición de especies u otras características comunes a las herbáceas, pueden minimizar la importancia de la diversidad sobre ciertos procesos del ecosistema (Schlapfer *et al.* 1999).

Experimentalmente este problema puede ser resuelto, pero se añade otro efecto, la identidad de las especies (Huston 1997), que a su vez puede ser solucionado si en el diseño del experimento se consideran tratamientos de baja diversidad que resulten de mezclas de las especies utilizadas en alta diversidad, escogidas de tal forma que cada una de ellas sea igualmente importante en todos los niveles examinados. Por lo tanto, el centro de interés principal es la determinación de la diversidad en cada tratamiento y la comparación del cambio estructural de las comunidades establecidas en cada uno de ellos, mediante el análisis de la supresión de especies colonizadoras y de la habilidad de competición de las especies favorecidas por la siembra inicial y establecimiento en el año 1996.

La habilidad competitiva de las especies sembradas puede ser examinada por la valoración de la abundancia a lo largo del tiempo o por la cuantificación de las especies colonizadoras que son eliminadas debido a su efecto de dominancia. Si se asume que estas especies son buenas competidoras, por ser propias de estadios tardíos de la sucesión, es indispensable conocer el grado de competencia de las distintas combinaciones de especies en BD. La mejor estimación se consigue a partir de las abundancias que presentan las mismas especies tanto en alta (AD) como en baja diversidad (BD), que debe ser la misma debido a su carácter de dominancia. Por lo tanto, la suma de las abundancias (rendimiento)

de aquellas especies sembradas en AD, que constituyen una mezcla particular en BD, son un buen valor estimativo para medir la habilidad competitiva de cada mezcla en eliminar las especies colonizadoras en las parcelas de baja diversidad.



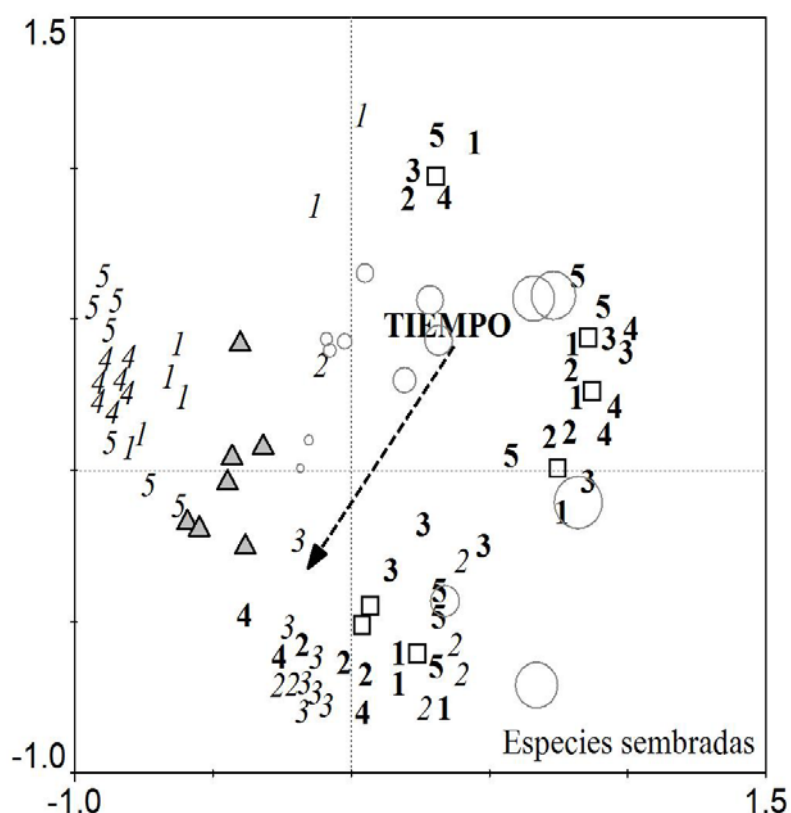
**Figura 4.8.** Relación entre el número de especies colonizadoras en baja diversidad y el rendimiento de las especies sembradas en alta diversidad, calculado como la suma de la abundancia de aquellas especies sembradas que forman una mezcla en baja diversidad para cada bloque. Se muestran los intervalos de confianza del 95% para todos los años de muestreo en conjunto. ( $R^2 = 0,60$ ;  $F_{(1, 33)} = 49,62$ ;  $P < 0,001$ )

Se obtiene una relación significativa y negativa ( $r = -0,77$ ) entre ambas variables (figura 4.8), por lo que la habilidad competitiva de las especies sembradas en mezclas diferentes en BD, valoradas sobre la base de su rendimiento en AD, es un buen indicio de la habilidad de eliminar malas hierbas de cultivo. Esto también se corrobora con la alta relación entre los rendimientos de las especies sembradas en ambos tratamientos de manipulación de la diversidad ( $R^2 = 0,51$ ;  $F_{(1, 33)} = 34,56$ ;  $P < 0,001$ ). Sin embargo, esta afirmación solo es cierta para algunas especies sembradas, ya que algunas mezclas en BD fueron más efectivas que otras en su capacidad de competencia, expresada por su habilidad de eliminar otras especies colonizadoras o, en otras palabras, por haber sido dominantes la mayor parte del tiempo. Esto se resalta con la relación entre el rendimiento de las mezclas BD y el número de especies colonizadoras en las parcelas BD, que a diferencia de la relación anterior, resultó nula ( $R^2 = 0,10$ ;  $F_{(1, 33)} = 3,59$ ;  $P < 0,066$ ).

Mediante un análisis de componentes principales se comparan las coberturas de las especies sembradas en ambos tratamientos de manipulación de la diversidad, con el fin de

estimar cuáles de ellas exhiben rendimientos similares bajo condiciones de siembra diferentes, y separar de esta forma los efectos de la diversidad y la identidad de las especies sobre la supresión de malas hierbas. El modelo permite conocer si las coberturas de las especies sembradas en AD son independientes de las coberturas de las mismas especies en los bloques de BD.

En el PCA de la figura 4.9 que explica el 64% de la variabilidad de la cobertura de las especies sembradas (eigenvalues: Eje 1= 0,36 y Eje 2= 0,28), en el cual no se observa una separación completa entre los bloques de ambos tratamientos. En todos los años, se presenta solamente la confluencia de los bloques 2 y 3, es decir, estos bloques presentan el mismo grado de cobertura de las especies sembradas que los constituyen. Al contrario, los bloques 1, 4 y 5 se ubican en lados opuestos del eje principal 1 ya que la cobertura de ciertas especies es más importante en AD y poca o nula en BD.

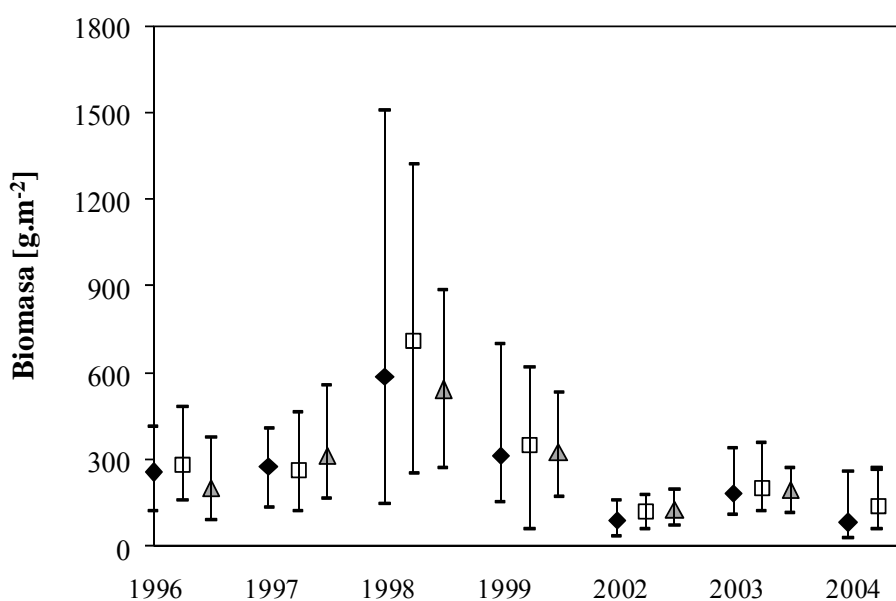


**Figura 4.9.** Análisis de componentes principales (PCA) de la composición de especies sembradas en los tratamientos de manipulación de baja –BD ( $\Delta$ ) y alta diversidad –AD ( $\square$ ). Se presentan los números de los cinco bloques muestreados durante siete años de muestreo (tiempo), en cursiva (BD) y negrita (AD). Los círculos representan la abundancia relativa de cada especie sembrada.

En los bloques 2 y 3, *Bromus inermis* es la especie que proporciona la alta similaridad entre AD y BD, y junto con la cobertura de *Sanguisorba minor* aumenta el grado de



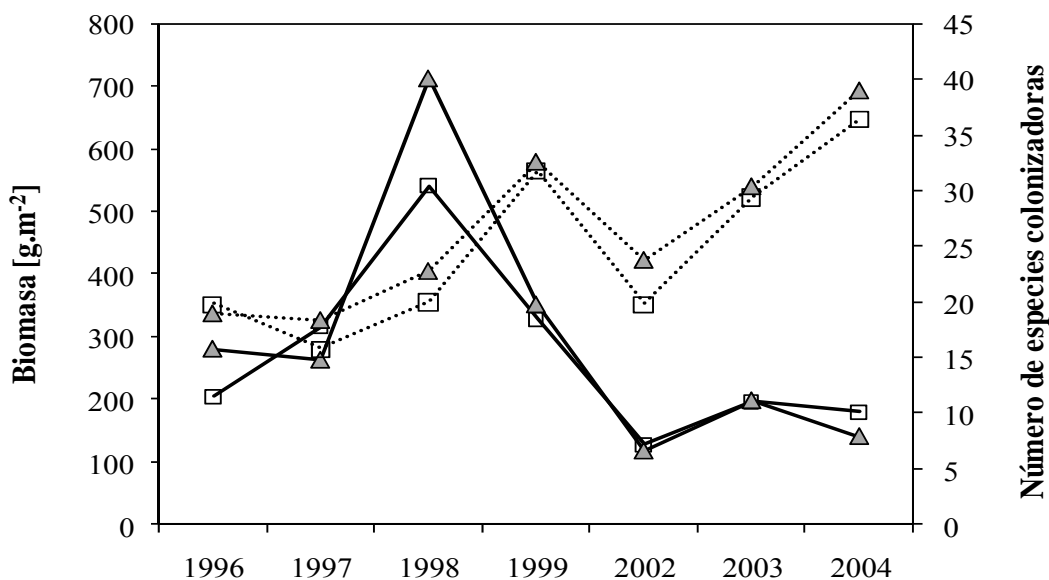
correlación del bloque 2 en ambos tratamientos. La cobertura de estas dos especies en el bloque 2 de AD son las más efectivas en estimar las coberturas en BD, y dado el alto grado de competición que presentan dentro de la comunidad, se establece un claro efecto de identidad de estas especies sobre el rendimiento particular de este bloque. El rendimiento de otras especies como *Plantago lanceolata* o *Poa pratensis* sembradas en otros bloques, parece verse ser afectado por condiciones locales que limitaron su desarrollo en la comunidad, contrariamente a lo sucedido cuando ciertas características funcionales de las especies favorecen su competición dentro de la comunidad que parece ser el caso encontrado en el bloque 2 de BD.



**Figura 4.10.** Valores máximos, medios y mínimos de biomasa en los tratamientos de manipulación de la diversidad: Colonización Natural – CN (◆), Alta Diversidad – AD (□) y Baja Diversidad –BD (▲). Los límites máximos y mínimos de cada tratamiento representan los valores extremos entre los 5 bloques, y el valor del bloque ha sido promediado en 4 subparcelas de 0.0625-m<sup>2</sup>.

Similarmente, en la búsqueda de diferencias entre los tratamientos de siembra, la biomasa media y mínima no difieren significativamente entre ellos ( $F=2,38$ ; 1 g.l.;  $P=0,20$ ), pero sí lo hacen puntualmente en algunos años ( $F=28,14$ ; 1 g.l.;  $P<0,000$ ) y también en la interacción *tratamiento*\* *año* ( $F=3,55$ ; 1 g.l.;  $P=0,01$ ). En la figura 4.10 se observa que en el año 1998 la biomasa aumenta significativamente en ambos tratamientos y se mantiene constante en los demás. Debido a que en el muestreo no se diferenció la biomasa entre especies, no se puede identificar a qué tipo de especie corresponde este aumento en 1998. Sin embargo, si puede extraerse alguna información del aporte de cada grupo funcional a la productividad de los tratamientos de diversidad. Las gramíneas son el

grupo que claramente contribuyen con el aumento de la biomasa en 1998, ya que también presentó diferencias significativas en la interacción *tratamiento\*año* ( $F=1,81$ ; 1 g.l.;  $P=0,04$ ). Mientras que es casi significativa ( $F=2,39$ ; 1 g.l.;  $P=0,06$ ) para el grupo de las compuestas-otras y nula ( $F=0,23$ ; 1 g.l.;  $P=0,96$ ) para el grupo de las leguminosas.



**Figura 4.11.** Relación entre la biomasa total de la comunidad (línea sólida) y el número de especies colonizadoras (línea punteada) en siete años de muestreo para los tratamientos de alta (□) y baja (Δ) diversidad.

En resumen, los bloques presentan comportamientos más homogéneos entre sí en AD, mientras existen diferencias marcadas entre los bloques en BD hasta el punto que los bloques 2 y 3 son los únicos similares en cuanto a la eliminación de especies colonizadoras con sus pares en AD. Sin embargo, 1998 fue el único año en que la alta biomasa total alcanzada en ambos tratamientos se relaciona con la alta supresión de especies colonizadoras por el efecto combinado de las especies sembradas y las especies dominantes en condiciones naturales (figura 4.11). En este año, las gramíneas sembradas, que compiten eficazmente con otras especies sembradas, aumentan su biomasa y son capaces de eliminar otras especies colonizadoras. A partir del siguiente año, esta relación se pierde y resulta menos claro, con este análisis solamente, esclarecer la importancia de la competición de las especies sembradas sobre la eliminación de las malas hierbas de cultivo. La figura 4.11 pareciese indicar que la ganancia o pérdida de biomasa de la comunidad a partir de 2002, por ejemplo se debe solamente al aumento o disminución de las especies colonizadoras. Por tanto, en forma preliminar, se puede inferir que el efecto de la siembra de especies decreció notablemente a partir de 1998, cuando se obtuvo la

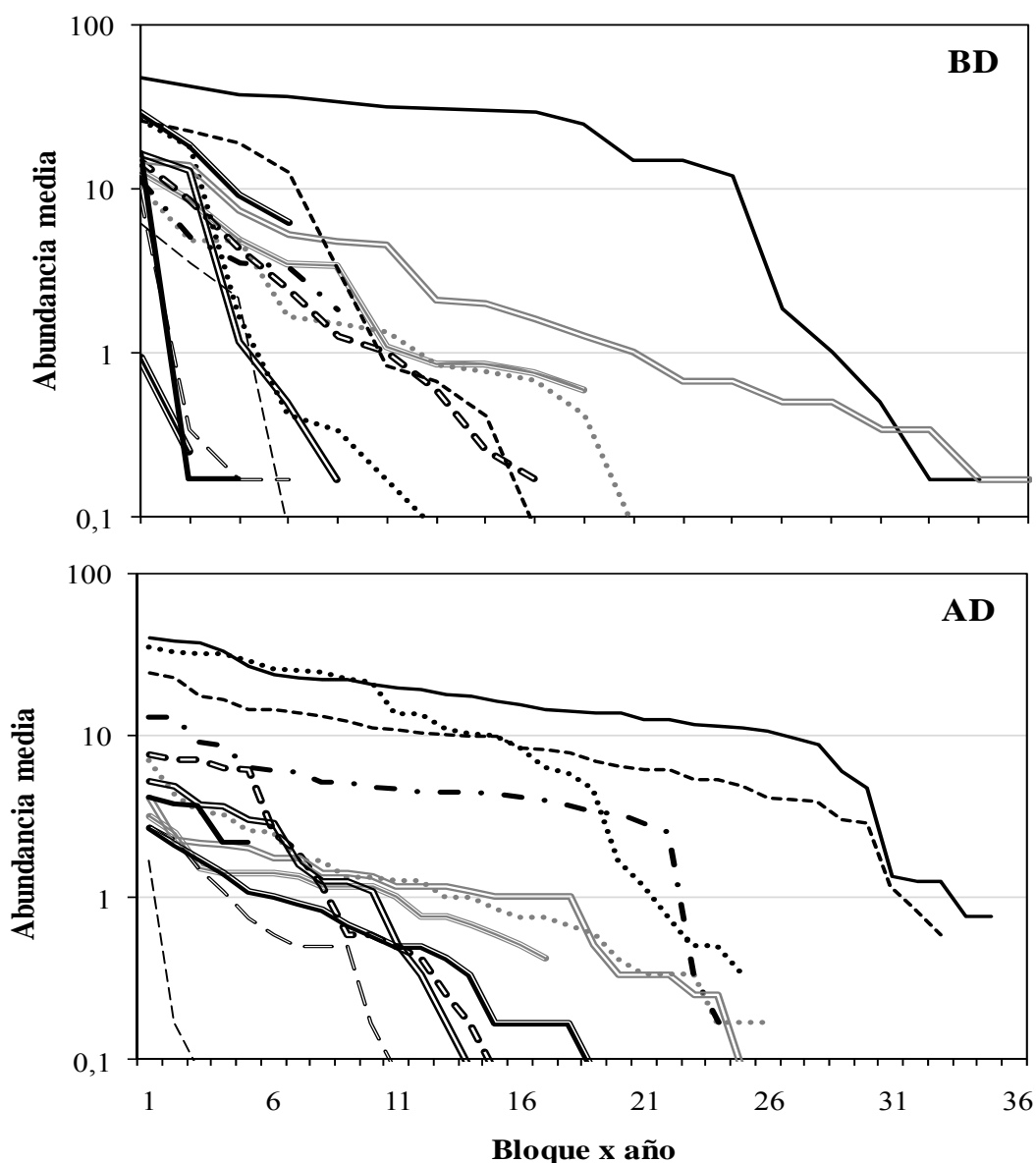
máxima expresión de este efecto. De igual forma, nuevamente se encuentra que los últimos tres años del estudio (2002-2004) forman un ciclo distinto dentro del modelo de productividad de la comunidad pero sin llegar a ser significativo.

Como se ha visto, las similitudes encontradas entre ambos tratamientos indican que aquellos bloques en BD con composición de especies más similares a los bloques AD caen dentro del rango de valores de estos últimos. De tal forma que si se analiza el comportamiento de las especies sembradas en AD, ayudará a comprender lo que acontece también en los bloques que guardan cierta similitud en BD. En la figura 4.12, se presentan los perfiles de diversidad de las especies sembradas en los siete años de muestreo. Las curvas representadas son el resultado de la unión de los valores anuales, de tal forma que indican la abundancia y frecuencia de aparición de las especies sembradas sobre el intervalo de tiempo muestreado.

En general, el funcionamiento de AD depende de un número muy limitado de especies sembradas en todas las réplicas y de acuerdo con su importancia en valores de abundancia y frecuencia, se pueden clasificar en los siguientes grupos:

1. Compuesto por dos especies, se mantienen con abundancias altas durante todo el período de muestreo, estas son *Bromus inermis* (grupo gramíneas) y *Sanguisorba minor* (grupo compuestas-otras).
2. Compuesto por dos especies, *Plantago lanceolata* (grupo compuestas-otras) y *Lotus corniculatus* (grupo leguminosas), se mantienen con abundancias altas hasta 1999 pero disminuyen muy rápidamente a partir de 2002.
3. Compuesto por dos especies, *Phleum pratense* (grupo gramíneas) y *Achillea millefolium* (grupo compuestas-otras) presentan abundancias bajas durante el tiempo, pero la primera especie desaparece hacia el final del período de muestreo en 2004.
4. Compuesto por cuatro especies, *Festuca rubra* (grupo gramíneas) y, *Trifolium fragiferum*, *T. pratense* y *Medicago lupulina* (grupo leguminosas) desaparecen dentro del período entre 2002-2004.
5. Compuesto por tres especies, *Poa trivialis* (grupo gramíneas), *Matricaria chamomilla* (grupo compuestas-otras) y *T. subterraneum* (grupo Leguminosas) desaparecen al comienzo del experimento sin haber tenido éxito en su establecimiento.

*Poa pratensis* (grupo gramíneas) sigue el comportamiento de este último grupo, pero lo interesante es que va decreciendo paulatinamente y desaparece totalmente en 1999, después de haber sido muy exitosa en su establecimiento (altos valores de abundancia al comienzo del experimento en 1996). De otro lado, cabe mencionar que la especie *Galium verum* (grupo compuestas-otras) nunca apareció en las parcelas después de su siembra incluso en aquellas de Colonización Natural -CN, a pesar de ser una especie típica de la dehesa salmantina en que se encuentra emplazado el experimento (Finca Muñovela).



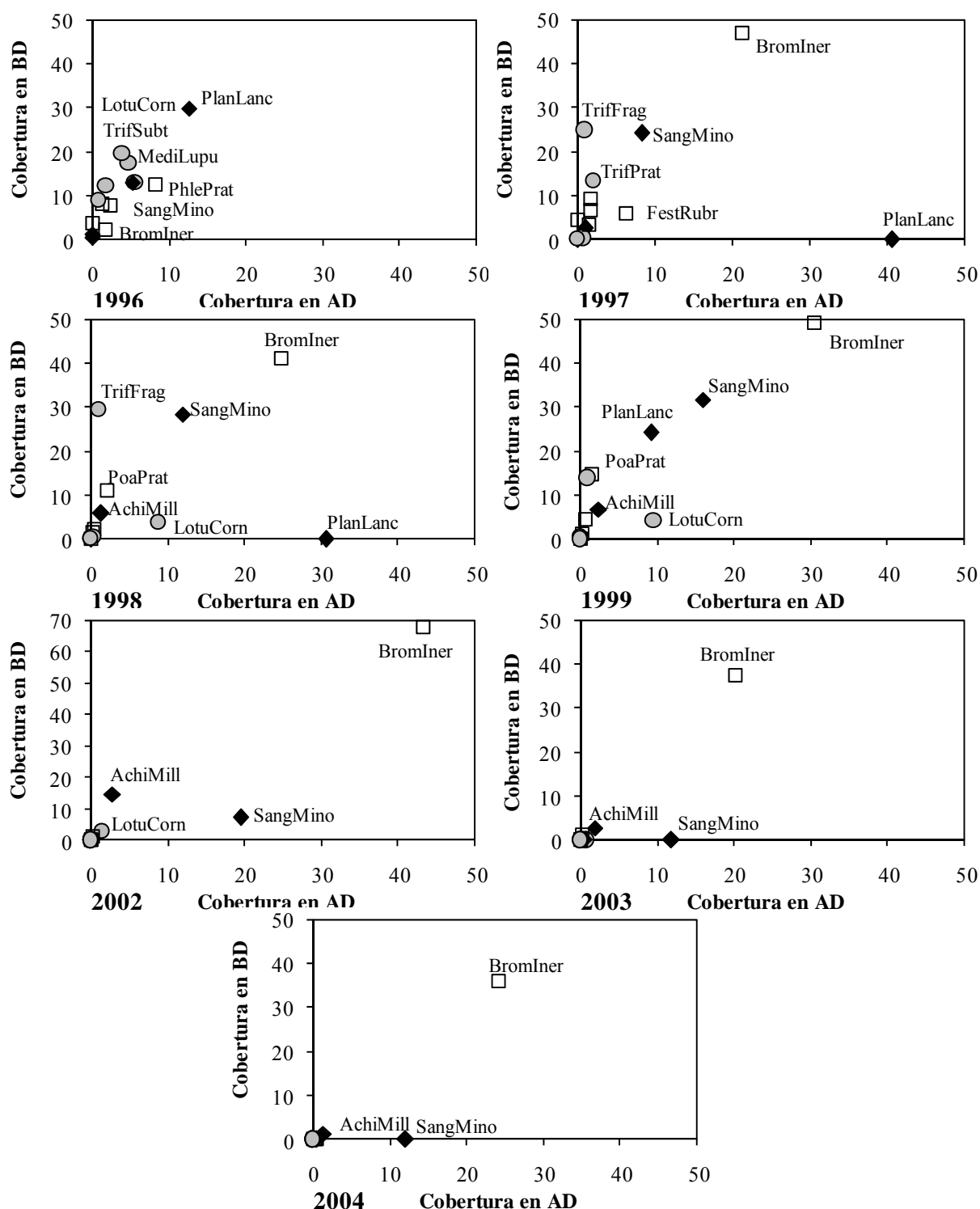
**Figura 4.12.** Perfiles de diversidad de las especies sembradas en los tratamientos de baja (BD) y alta diversidad (AD), para los datos de cobertura media en cada uno de los cinco bloques en los siete años de muestreo. El bloque x año es menor en BD debido a que los bloques representan mezclas de especies sembradas.

En la figura 4.12, asimismo se puede comparar el comportamiento de las especies sembradas entre ambos tratamientos. Por lo general, las especies que fueron exitosas en AD también ganaron alta abundancia en los bloques BD. Esta abundancia (medida por la cobertura) fue usualmente más alta en las parcelas BD, lo que no es sorprendente debido a que las especies individuales fueron sembradas en este tratamiento en proporciones altas a fin de mantener las mismas densidades de siembra de los grupos funcionales en ambos tratamientos. Igualmente, el rendimiento de las especies sembradas en BD se vio afectado por la composición de las mezclas de siembra. Es el caso de la gramínea *Poa pratensis* que en el año 1996 alcanzó valores muy altos de cobertura (como se resaltó anteriormente), pero posteriormente es desplazada competitivamente por la otra gramínea sembrada en el mismo bloque 2 (*Bromus inermis*). *B. inermis* también elimina por competencia a la gramínea *Poa trivialis* en el bloque 3, que a su vez es eliminada en el bloque 4 por otra especie de *Poa* (*P. pratensis*), a pesar de poseer valores bajos de cobertura con el tiempo.

En la figura 4.13, se observa como la gramínea sembrada, *B. inermis*, es tal vez la única especie que obtuvo valores altos de cobertura en ambos tratamientos y por tanto desplaza competitivamente a otras especies sembradas, pero sólo aquellas del mismo grupo funcional. Algo que resulta claro con el comportamiento de esta especie dominante en el diseño experimental, fue que aumentó en cobertura independientemente a su densidad de siembra (Tabla 3.1). Resultado que no entra en contradicción con la afirmación hecha en el párrafo anterior, ya que el incremento en la densidad de siembra (comparación entre tratamientos), no involucra una ganancia proporcional de cobertura en especies dominantes. Al mismo tiempo, el efecto de la competencia intraespecífica aumenta, evitando que la cobertura exceda el cien por ciento (Leps *et al.* 2001).

Dentro de las especies sembradas exitosas competitivamente, resaltan también dos especies del grupo compuestas-otras, *Plantago lanceolata* mostró la más alta cobertura en el primer año de muestreo, pero en los dos siguientes desaparece completamente en BD y aumenta considerablemente su abundancia en AD. Sin embargo, súbitamente en 1999 hay un aumento de la cobertura en BD y un descenso en la misma proporción en AD. De 2002 a 2004 desaparece completamente de BD y se mantiene como una especie subordinada en AD. Caso diferente ocurre con *S. minor*, su cobertura y dominancia se mantiene constante

en ambos tratamientos hasta 1999 y a partir de este año desaparece drásticamente en BD y disminuye gradualmente en AD.



**Figura 4.13.** Relación entre la cobertura de las especies sembradas en el tratamiento de baja –BD y alta –AD diversidad para cada uno de los años de muestreo. Las especies se representan por su abreviatura y los símbolos representan grupos funcionales: Gramíneas (□), Compuestas-Otras (◆) y Leguminosas (●).

Del comportamiento de estas especies dominantes se aprecia que no existe una clara relación entre la ganancia de cobertura y el aumento de biomasa. En primer lugar, *Bromus inermis* no es la única gramínea responsable del aumento significativo de la biomasa en 1998, tal y como se había sugerido anteriormente al atribuirse al grupo de las gramíneas como responsable directo de la significancia encontrada. Por el contrario, se sugiere que la eliminación por competición de esta especie sobre otras gramíneas (sembradas y colonizadoras) tiene como efecto una pérdida importante de productividad en la comunidad de ambos tratamientos. En 1998, a tres años del inicio del experimento, la comunidad alcanzó, hasta cierta extensión, estabilidad en la composición de especies (Leps *et al.* 2001) y el efecto de *Bromus inermis* no era aún importante.

Adicionalmente, *B. inermis* está ejerciendo su capacidad competitiva sobre las demás especies sembradas de otros grupos funcionales. Hay que resaltar que de las especies constituyentes de las mezclas sembradas, fue haber incluido en una misma mezcla a las dos especies con los mejores rendimientos en ambos tratamientos de manipulación de la diversidad: *Sanguisorba minor* y *B. inermis*. Este hecho permite analizar la coexistencia de ambas especies, que finaliza en 2004 con la desaparición de *S. minor* y con niveles constantes de abundancia de *B. inermis*. En 2002, con un aumento de la cobertura de esta gramínea hasta casi el 70% de la cobertura total de la parcela BD tiene un efecto negativo sobre *S. minor* (figura 4.13).

El gran aumento de la cobertura de *B. inermis* en 2002, también afecta negativamente a otras especies sembradas y colonizadoras (ver figura 4.11). Dentro de las especies sembradas (figura 4.13), elimina a *Phleum pratense*, la otra especie de gramínea con altos valores de cobertura, y *Plantago lanceolata* del grupo compuestas-otras que también tuvo buenos rendimientos en valores de cobertura. Sin embargo, *Achillea millefolium*, del grupo compuestas-otras, no se ve afectada por la presencia de *B. inermis*. Sin pruebas contundentes, se intuye que puede existir cierto grado de facilitación de la gramínea sembrada sobre la compuesta-otra sembrada ya que en condiciones en que *B. inermis* no aparece, o lo hace con bajos valores de cobertura (1996 y 1997), *A. millefolium* tampoco se presenta. Por el contrario, en altos valores de cobertura de esta gramínea sembrada (restantes años) es cuando *A. millefolium* tiene cierta presencia en la comunidad.

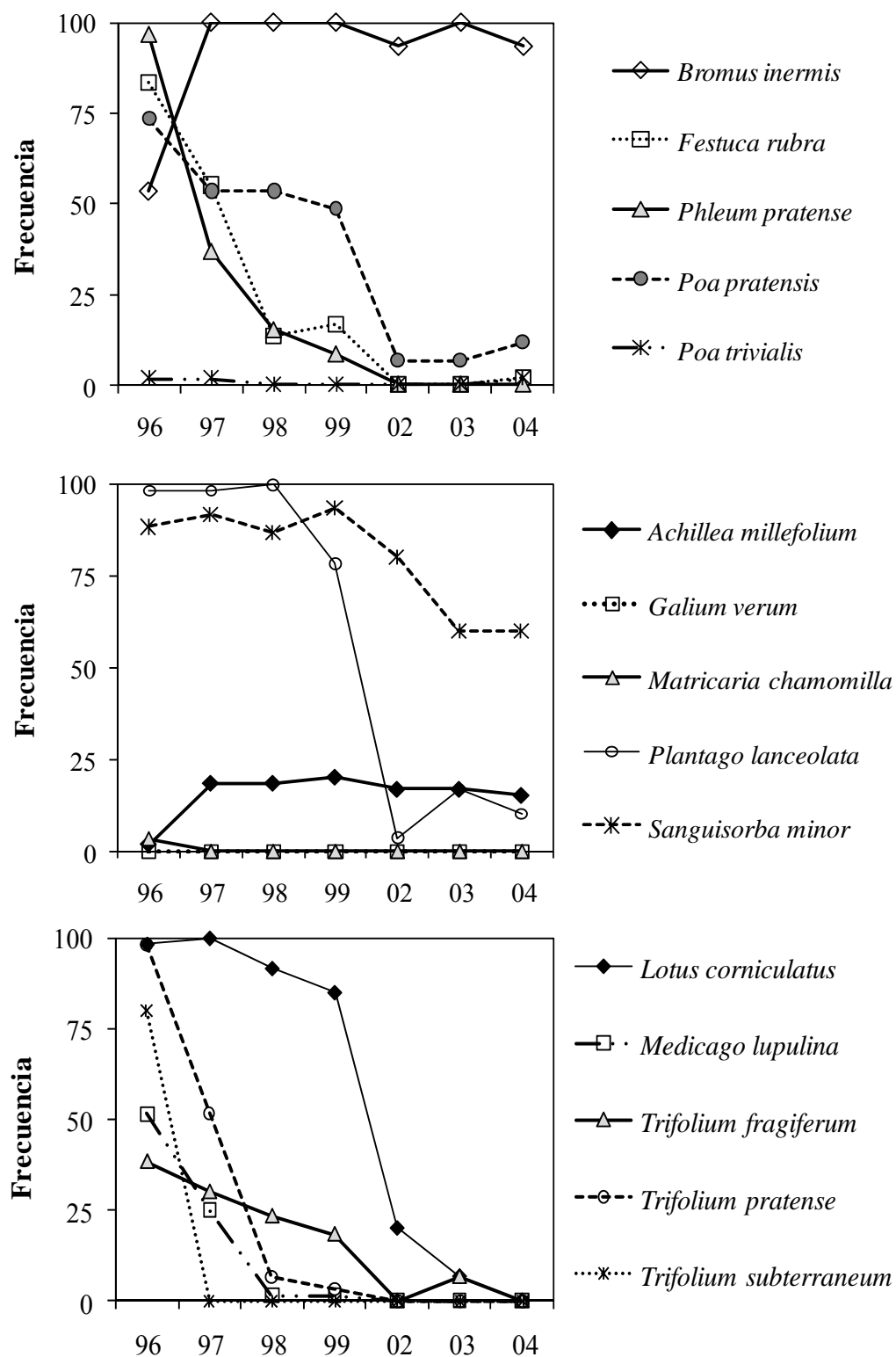
#### 4.1.4. Rendimiento de especies sembradas

El comportamiento individual de las especies sembradas se puede caracterizar por su rendimiento en las parcelas de alta diversidad –AD (Tabla 4.1). Resulta importante destacar que al final del experimento, la mezcla de siembra en baja diversidad –BD, con mejores rendimientos de sus especies constituyentes, coinciden con los mejores rendimientos de las mismas especies en AD. En la última columna de la tabla 4.1 se muestran, en negrita, las especies constituyentes de la mejor mezcla en BD. La especie más exitosa fue la gramínea *B. inermis*, durante todo el período experimental se presentó en AD y en la mezclas BD con los valores más altos en rendimiento. Es claro que muy pocas especies persisten en el tiempo y la biomasa de las comunidades es prácticamente debida a las especies colonizadoras.

**Tabla 4.1.** Rendimiento anual de las especies sembradas en alta diversidad –AD. **Fr96, Fr99 y Fr04:** frecuencia (%) en año inicial, intermedio y final. **Cmax:** cobertura máxima en el año en paréntesis. **CM96 y CM04:** cobertura media al inicio y final del experimento. En **CM04**, se muestra en negrita la combinación de especies en BD que mostraron los mejores rendimientos.

Especies	Fr96	Fr99	Fr04	Cmax	CM-96	CM-04
<b>Gramíneas</b>						
<i>Bromus inermis</i>	53,33	100	93,33	<b>43,22 (02)</b>	1,30	<b>24,09</b>
<i>Festuca rubra</i>	83,33	16,67	1,67	<b>2,39 (96)</b>	2,4	0,23
<i>Phleum pratense</i>	96,67	8,33	0	<b>8,20 (96)</b>	8,20	<b>0</b>
<i>Poa pratensis</i>	73,33	48,33	11,67	<b>2,18 (98)</b>	1,65	0,39
<i>Poa trivialis</i>	1,67	0	1,67	<b>0,50 (04)</b>	0,02	0,56
<b>Compuestas y Otras</b>						
<i>Achillea millefolium</i>	1,67	20	15	<b>2,81 (02)</b>	0,05	1,40
<i>Galium verum</i>	0	0	0	<b>0</b>	0	0
<i>Matricaria chamomilla</i>	3,33	0	0	<b>0,06 (96)</b>	0,06	0
<i>Plantago lanceolata</i>	98,33	78,33	10	<b>40,57 (97)</b>	12,64	0,41
<i>Sanguisorba minor</i>	88,33	93,33	60	<b>19,56 (02)</b>	5,24	<b>12,08</b>
<b>Leguminosas</b>						
<i>Lotus corniculatus</i>	98,33	85	0	<b>9,57 (99)</b>	5,60	0
<i>Medicago lupulina</i>	51,67	1,66	0	<b>1,83 (96)</b>	1,83	0
<i>Trifolium fragiferum</i>	38,33	18,33	0	<b>1,00 (99)</b>	0,85	0
<i>Trifolium pratense</i>	98,33	3,33	0	<b>4,76 (96)</b>	4,76	<b>0</b>
<i>Trifolium subterraneum</i>	80,00	0	0	<b>3,87 (96)</b>	3,87	0





**Figura 4.14.** Frecuencia de las especies sembradas separadas por grupos funcionales en las parcelas de alta diversidad –AD en cada uno de los años muestreados. Los datos se refieren a las especies muestreadas en subparcelas de 1-m\*1-m.

La comparación del comportamiento individual de las especies sembradas de acuerdo con su grupo funcional difiere considerablemente. Dentro del grupo de las gramíneas, que compite bien en condiciones naturales, destaca su poca participación en la matriz de la comunidad durante todos los años. *Festuca rubra*, *Phleum pratense* y *Poa pratensis* se instalaron exitosamente en las parcelas, pero desaparecen rápidamente sin llegar a ser dominantes (figura 4.14). Mientras que *Poa trivialis* se mantiene con valores muy bajos de cobertura durante todo el tiempo. Dentro del grupo compuestas-otras, *Sanguisorba minor* fue importante todo el tiempo al igual que *Plantago lanceolata*, pero sin llegar a mantener su carácter de dominante hasta el final del experimento. De las tres restantes especies, ninguna fue importante en la comunidad de plantas e incluso las semillas de *Galium verum* ni siquiera fueron capaces de establecerse. Situación más dramática acontece con las especies sembradas del grupo leguminosas: *Lotus corniculatus* es la única especie que se establece bien pero no persiste en el tiempo. *Medicago lupulina* y las tres especies de *Trifolium* desaparecen rápidamente (figura 4.14). Consecuentemente, resulta muy esporádico que cualquier especie sembrada colonice las parcelas CN u otras BD donde no fue sembrada; solamente en un 5% de las subparcelas, de estos dos tratamientos, inventariadas en todo el tiempo de experimentación, apareció una especie sembrada como dominante.

Los resultados de los ANOVAs mixtos de tres factores de varias características de la comunidad se muestran en la tabla 4.2. La interacción *tratamiento\*año* fue altamente significativa para la mayoría de las variables estudiadas, lo cual indica que el desarrollo de la vegetación en años individuales tiene altas características específicas (Hedlund *et al.* 2003). Esta afirmación es cierta para el comportamiento anual de las especies sembradas, la cobertura total con que se presentan y el porcentaje de esta cobertura con respecto al total de la subparcela. Además, la cobertura de las especies colonizadoras varía con respecto a los tratamientos y años pero no así el número de especies que colonizan las parcelas naturalmente, es decir, no hay efecto de la siembra sobre la riqueza de especies. Sin embargo, a nivel de subparcela, el número de especies colonizadoras es significativamente diferente de CN, ya que hubo interacción significativa cuando se analizan los tres tratamientos en conjunto pero no cuando se analizan los dos tratamientos de diversidad por separado a nivel de subparcela.

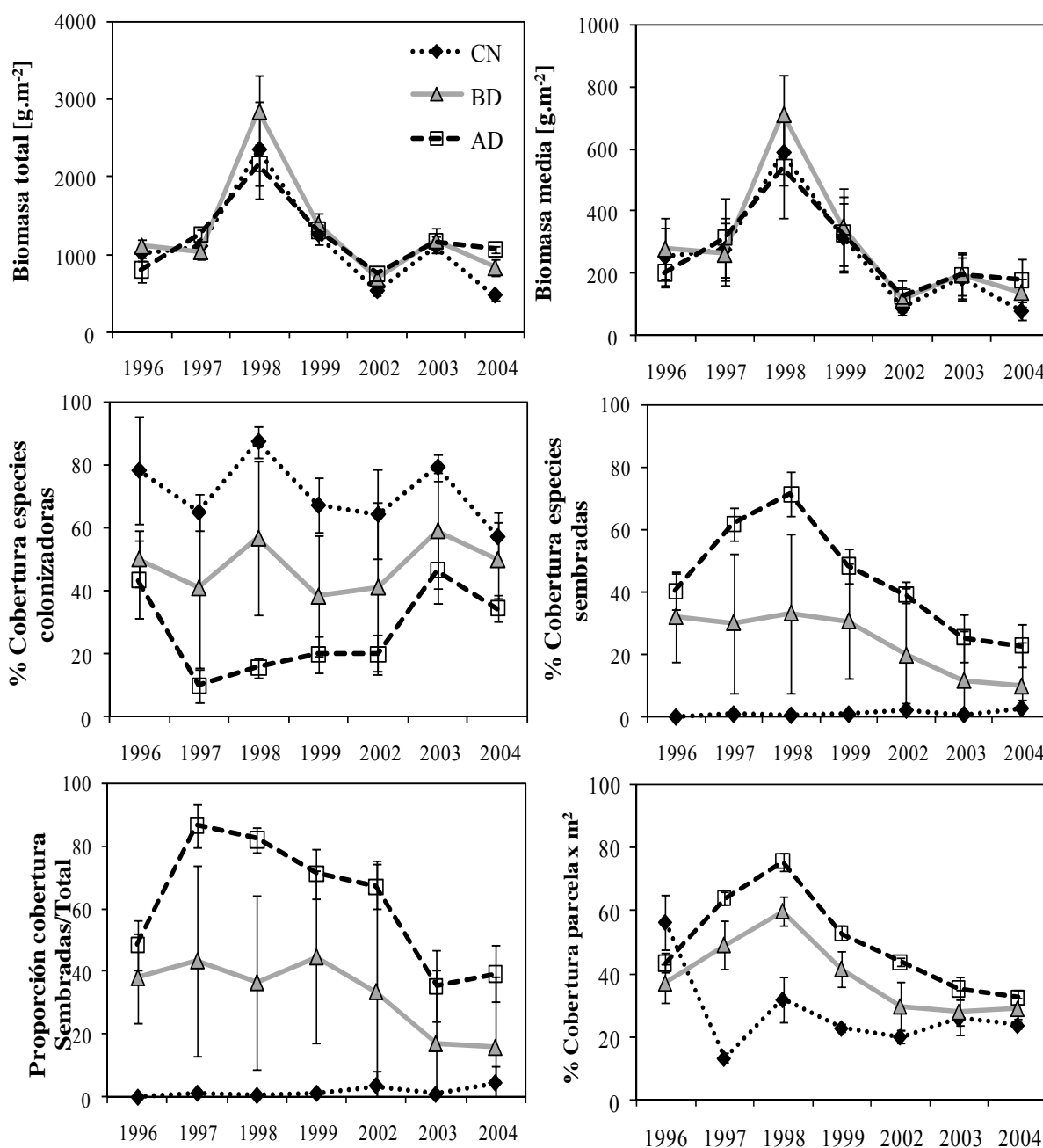
En general, en los diferentes años, existió un modelo repetitivo en la dinámica de respuesta de los tratamientos a la biomasa total (figura 4.15) y el número de especies colonizadoras (figura 4.16), ya que la interacción *tratamiento\*año* para estas dos variables no fue significativa. Cuando se compara esta interacción teniendo en cuenta sólo los tratamientos de manipulación de la diversidad (AD y BD), el número de especies colonizadoras sigue sin ser significativo al igual que la proporción de la cobertura de las especies sembradas. Sin embargo, en este último caso, el efecto debido al tratamiento es casi significativo, lo que indica que hay ciertas diferencias entre ambos tratamientos durante parte o todo el período experimental (1997 y 1998). Finalmente, es de destacar la significancia de la biomasa total cuando se analizan ambos tratamientos de manipulación de la diversidad por separado. Entre ellos, el comportamiento anual es similar, pero como se observa en la figura 4.15, en el año 1998, el gran aumento de la biomasa en BD hace posible que esta interacción se haga significativa.

**Tabla 4.2.** ANOVA mixtos de tres factores (valores de significancia *P*). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

Variables	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD
<b>Parcelas completas</b>						
Especies sembradas	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Especies colonizadoras	0,129	<b>0,000</b>	0,614	0,420	<b>0,000</b>	0,871
Todas las especies	0,576	<b>0,000</b>	<b>0,047</b>	0,292	<b>0,000</b>	0,173
Biomasa total	0,187	<b>0,000</b>	0,228	0,239	<b>0,000</b>	<b>0,018</b>
Cobertura sembradas	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,068	<b>0,000</b>	<b>0,023</b>
Cobertura colonizadoras	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,067	<b>0,000</b>	<b>0,020</b>
Cobertura sembradas/Total	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,083	<b>0,000</b>	0,194
<b>Subparcelas</b>						
Especies sembradas	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Especies colonizadoras	<b>0,012</b>	<b>0,000</b>	<b>0,030</b>	0,198	<b>0,000</b>	0,190
Todas las especies	0,280	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,075	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>
Biomasa total	0,268	<b>0,000</b>	0,344	0,197	<b>0,000</b>	<b>0,012</b>

Del análisis de las variables discutidas en la tabla 4.2, surge información valiosa que enriquece el análisis de la dinámica temporal de la biomasa y en especial del aumento significativo ocurrido en 1998. En la figura 4.15 se refleja este aumento, que se atribuye al aumento de la cobertura de las especies sembradas y colonizadoras y no al incremento en el número de especies. Además el aumento de la cobertura de las colonizadoras es significativamente más bajo en AD lo que de nuevo corrobora el aumento de biomasa en

1998, que es también más bajo en AD. Por lo tanto, este aumento de cobertura en las especies colonizadoras produce una ganancia de biomasa en la comunidad mucho más acentuado en BD. El efecto de las especies sembradas no es tan importante en este incremento.



**Figura 4.15.** Valores medios de varias propiedades de la comunidad para la colonización –CN y tratamientos en baja –BD y alta diversidad –AD. Las barras de error son los errores estándar calculados de las varianzas de los bloques. La biomasa es la suma o promedio de cuatro réplicas por parcela. La cobertura es el promedio de doce subparcelas de  $1\text{-m}^2$ . ANOVAs mixtos de tres factores se presentan en la Tabla 4.2.

Son dos las especies colonizadoras que con su cobertura están aumentando la biomasa en las parcelas BD durante el año 1998. La primera es *Plantago coronopus*, especie anual del grupo compuesta-otras que aparece sólo en este tratamiento; llega hasta este año manteniendo altos porcentajes de cobertura desde el inicio del experimento para desaparecer completa y repentinamente al año siguiente. De igual forma, fue importante la gramínea anual *Lolium rigidum*, que tuvo su mayor expresión en este año en aquellos bloques donde no fue sembrada la gramínea dominante *Bromus inermis*. En menor grado de importancia hay otras especies anuales del grupo compuestas-otras que están contribuyendo al aumento de la biomasa en 1998, estas son: *Sonchus oleraceus*, *Matricaria indodora*, *Raphanus raphanistrum*, *Lactuca serriola*, y *Anthemis arvensis*.

Por el contrario, en AD la contribución de la cobertura de las especies sembradas sí participa en el aumento abrupto de la biomasa en 1998 y en especial la cobertura aportada por la gramínea *B. inermis*. En la figura 4.15, se observa como la cobertura de las especies sembradas va en aumento y es significativamente más alto que BD en este año, posteriormente esta cobertura disminuye y tiende a asemejarse a BD hacia el final del experimento. La proporción de la cobertura de estas especies sobre la cobertura total afina la visualización de estos cambios y se hace evidente su aporte a la biomasa en 1998. Además, se detalla el descenso suavizado hasta 2003 donde se produce un cambio significativo en la cobertura de las especies sembradas en AD.

La producción de biomasa es independiente del número de especies por parcela pero está más relacionada con el porcentaje efectivo de cobertura total\*m<sup>2</sup> que la vegetación ocupa en la parcela (figura 4.15). Con el tiempo la biomasa seca, independiente de la composición de especies, se acumula en la parcela haciendo que las parcelas sean más heterogéneas. En el año de máxima producción de biomasa (1998) las parcelas sembradas aumentaron significativamente la cobertura de las parcelas, mientras que en condiciones naturales la cobertura efectiva de la parcela permaneció baja. A su vez, en condiciones naturales, el porcentaje cubierto por la parcela se mantuvo constante con el tiempo sin importar la variación anual en el número de especies que fue alto en algunos años pero sin llegar a relacionarse con la biomasa. En la siembra ocurre algo distinto, las especies sembradas posibilitaron que la parcela ocuparan hasta un 80% de la cobertura total en AD y de 60% en BD en el año de máxima biomasa (1998). A partir de este año, la cobertura

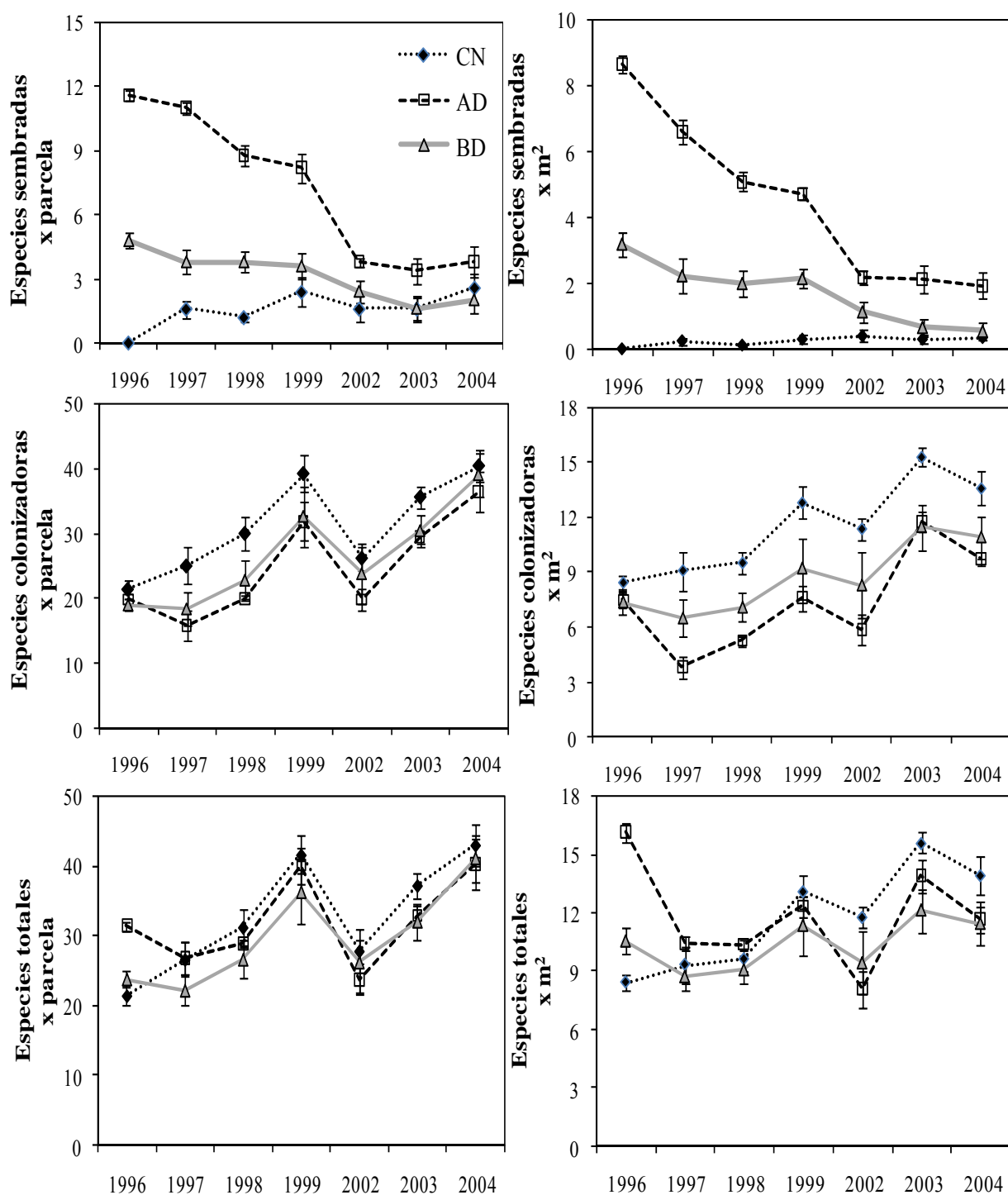
efectiva de la parcela comenzó a descender siendo en su mayor parte ocupada por hojarasca acumulada. Con el tiempo, esta acumulación se incrementó haciendo que la composición de especies convergiera con la cobertura efectiva de condiciones naturales.

Cuando se analizan los datos de cobertura o número de especies a nivel de subparcela se produce un mejor afinamiento de los resultados. Es así como en el análisis del número de especies colonizadoras a nivel de parcela, los tres tratamientos parecen confluir (figura 4.16). Sin embargo, el análisis a nivel de subparcela permite definir claramente que los dos tratamientos de manipulación de diversidad (AD y BD) se diferencian del tratamiento de colonización natural durante todo el tiempo (excepto en el año inicial). Esta apreciación también es válida cuando se analizan todas las especies en conjunto. En este caso, el análisis por parcela indica que los tres tratamientos siguen un patrón similar con un aumento de especies en 1999 y disminución en 2002 para luego comenzar un nuevo ciclo de aumento. Pero el refinamiento del detalle en el número total de especies a nivel subparcela permite comprobar cambios que enriquecen el análisis. Primero, en 1999 el aumento significativo de especies totales en BD es debido principalmente al aumento del número de especies colonizadoras. Y por último, no es claro el efecto de siembra sobre la riqueza en BD aunque se confirma este efecto en AD.

Las diferencias encontradas a nivel de parcela y subparcela en cuanto al número de especies colonizadoras (figura 4.16), son fundamentales para describir el efecto de la siembra sobre la supresión de especies que es la principal pregunta del experimento. Primero, las mejores réplicas en BD son aquellas en que se sembró *B. inermis*, la cual no deja espacio disponible para nuevas colonizaciones y al mismo tiempo permite que algunas especies colonizadoras ya presentes aumenten relativamente su importancia al ganar cobertura. En las demás mezclas en que no se presenta esta gramínea dominante, las especies colonizadoras tienen mayores posibilidades de desarrollo. Esto hace sugerir que hay una respuesta diferente dependiendo de situaciones de competencia también diferentes.

A nivel de subparcela, estas distinciones son las que se están visualizando mientras que a nivel de parcela los valores promediados no se corresponden con la situación presentada por las especificidades dadas debido a diferencias en comportamiento de las distintas mezclas de siembra empleadas. Por lo tanto, al final del experimento a nivel de

subparcela, el efecto de la siembra sobre la supresión es significativo pero la diferencia entre AD y BD no lo es.



**Figura 4.16.** Número de especies totales, colonizadoras y sembradas para los tratamientos de colonización –CN y tratamientos en baja –BD y alta diversidad –AD. Las barras de error son los errores estándar calculados de las varianzas de los bloques. Los valores son la suma o el promedio de doce subparcelas por parcela. ANOVAs mixtos de tres factores se presentan en la Tabla 4.2.

## 4.2. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA

### 4.2.1. Modelo de dominancia de las comunidades establecidas experimentalmente

El índice de dominancia de Camargo (1992) permite distinguir entre especies dominantes o subordinadas de acuerdo con la proporción de la cobertura de cada especie con respecto a la riqueza total de una muestra. Una primera aproximación para conocer el modelo de dominancia en las comunidades establecidas con los tratamientos de siembra, resulta de representar la frecuencia con que una especie aparece en un inventario como dominante. La finalidad de este análisis es, por tanto, la evaluación del efecto de la siembra de determinadas especies tardías de la sucesión sobre la colonización natural de otras (malas hierbas) en parámetros comparables, como su dominancia en la comunidad.

La tabla 4.3 y la figura 4.17 indican el comportamiento de la dominancia de las especies en condiciones de colonización natural –CN y en los tratamientos de siembra (BD y AD). Además, esta dominancia se desglosa en dos características principales de las especies consideradas: grupos funcionales e historias de vida de las especies (anuales o perennes). Ambos tratamientos de siembra, AD y BD, difieren significativamente con la colonización natural –CN en el número total de especies dominantes y en las diferentes características examinadas, exceptuando la dominancia de las especies anuales (Tabla 4.3). En esta última característica, no hay interacción significativa *tratamiento\*año*, aunque la colonización natural es diferente de los dos restantes tratamientos en la mayoría de años. En 1999 existe un gran aumento del número de especies anuales dominantes, tanto en BD como AD, que imposibilita la significancia de esta interacción (figura 4.17).

Cuando se compara AD y BD por separado, tampoco existen diferencias significativas en la interacción *tratamiento\*año* cuando se analiza el número total de especies dominantes o el número de especies anuales dominante. Por tanto, cabe esperar un comportamiento similar de ambos tratamientos durante parte o todo el período experimental. En este sentido, al comienzo del experimento en AD, la dominancia de las especies anuales disminuye significativamente, pero estas diferencias desaparecen con el tiempo. Este comportamiento se relaciona con la dominancia de las especies perennes que es máxima en AD hasta el año 1999, es decir, en el mismo período de tiempo, el aumento de la dominancia de las especies perennes (sembradas y colonizadoras) influye



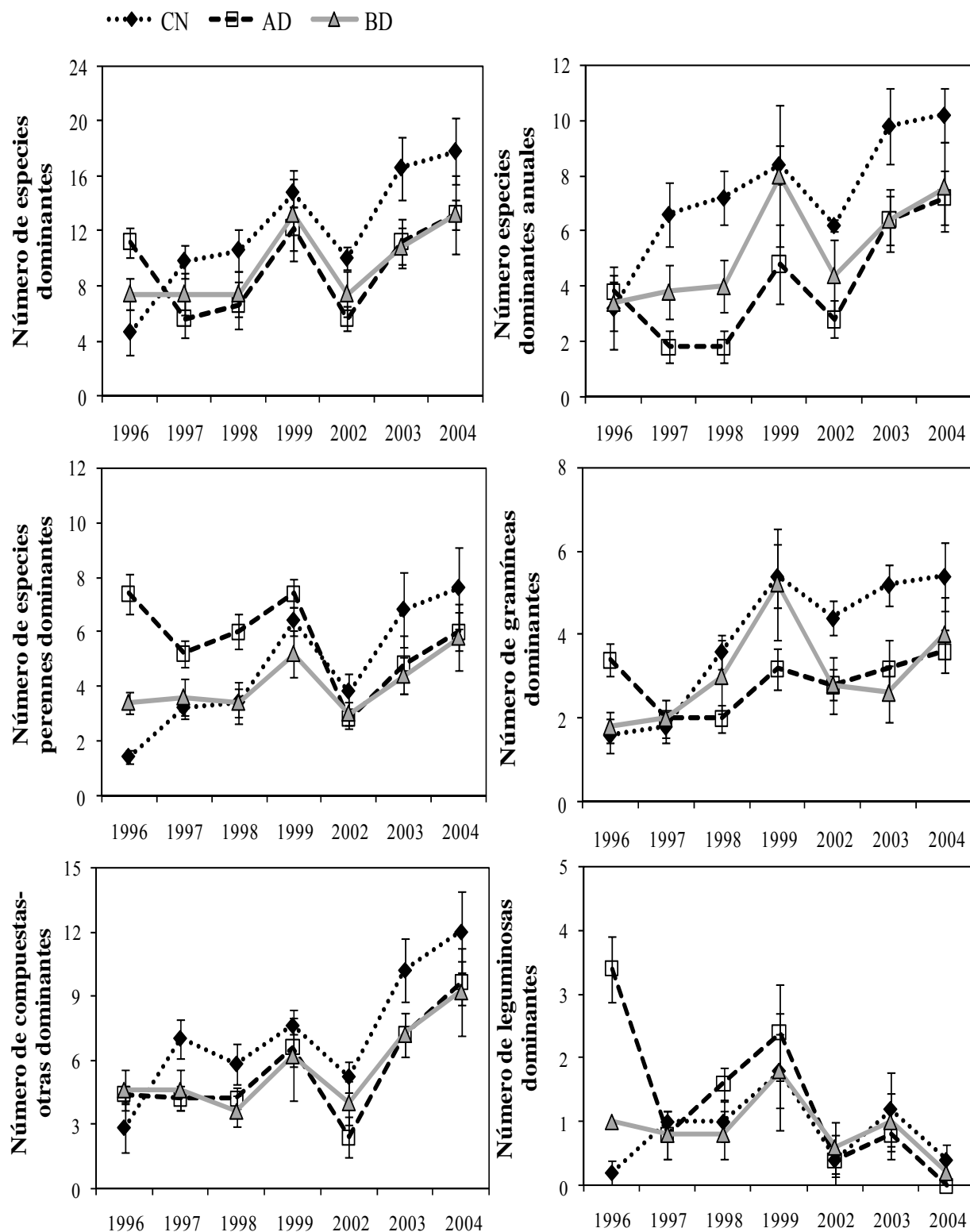
negativamente en la dominancia de las especies anuales, pero sólo en este tratamiento. Posteriormente, la dominancia de las especies perennes cae a mínimos en AD, permitiendo igualar el mismo número que en BD y, a la vez, haciendo que el número de especies anuales dominantes se incremente nuevamente.

**Tabla 4.3.** ANOVA mixtos de tres factores (valores de significancia  $P$ ). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

Variables	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD *A
Dominancia total	0,308	<b>0,000</b>	<b>0,018</b>	0,813	<b>0,000</b>	0,506
Dominancia especies anuales	<b>0,053</b>	<b>0,000</b>	0,204	0,185	<b>0,000</b>	0,526
Dominancia especies perennes	0,164	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,006</b>	<b>0,003</b>	<b>0,013</b>
Dominancia Gramíneas	<b>0,047</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,098	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Dominancia Compuestas	0,180	<b>0,000</b>	<b>0,008</b>	0,217	<b>0,000</b>	<b>0,041</b>
Dominancia Leguminosas	0,201	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	0,233	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>

La dominancia de las especies anuales sigue el mismo patrón que la dominancia total, en ambas variables no hay diferencias significativas entre tratamientos o en la interacción con el año (Tabla 4.3). De la misma forma, se obtiene que la dominancia de las especies anuales explica el 74% de la variabilidad de la dominancia total presentada por los tratamientos durante todo el periodo de muestreo ( $R^2=0,74$ ,  $F_{(1,68)}=196,60$ ,  $P < 0,000$ ), mientras que las especies perennes explican sólo el 48% ( $R^2=0,48$ ,  $F_{(1,68)}=63,88$ ,  $P < 0,000$ ); razón por la cual es factible encontrar diferencias en la interacción *tratamiento\*año* en esta última variable.

Este resultado implica que el efecto de siembra no tiene ningún efecto negativo sobre la diversidad beta, a pesar de existir dos especies sembradas claramente dominantes en ambos tratamientos (*B. inermis* y *S. minor*). Se encuentra que existe una relación positiva ( $r = 0,83$ ) entre la dominancia total de la comunidad de ambos tratamientos con el índice de Shannon, que al aumentar indica mayor diversidad beta ( $R^2=0,69$ ,  $F_{(1,68)}=149,11$ ,  $P < 0,000$ ). Al mismo tiempo, existe una relación negativa con los índices de dominancia de Berger-Parker ( $r = -0,66$ ;  $R^2=0,44$ ,  $F_{(1,68)}=55,04$ ,  $P < 0,000$ ) y Simpson ( $r = -0,70$ ;  $R^2=0,49$ ,  $F_{(1,68)}=65,99$ ,  $P < 0,000$ ), lo cual indica que el aumento de especies dominantes en la comunidad no está disminuyendo la diversidad.

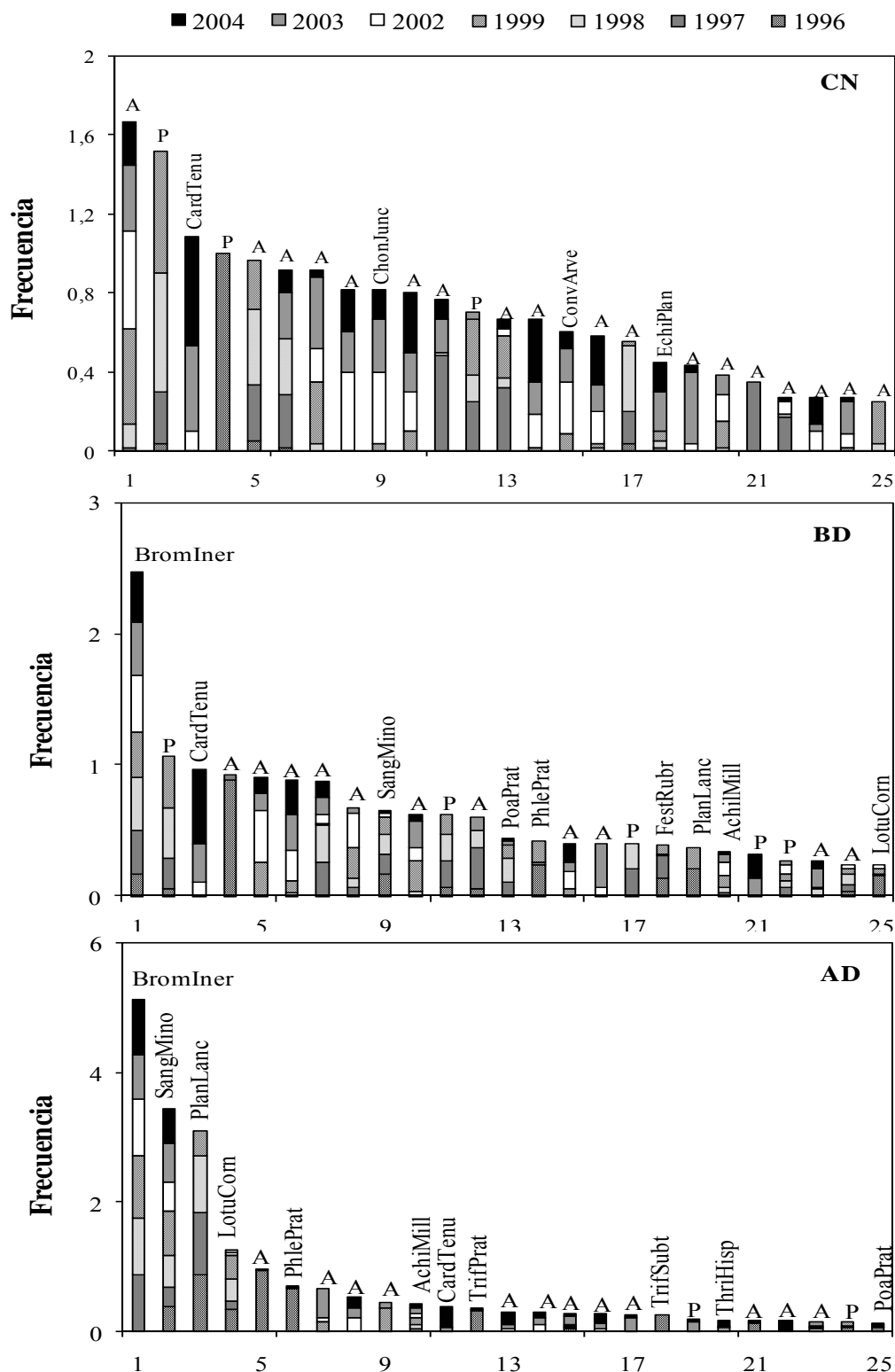


**Figura 4.17.** Número de especies dominantes totales, anuales, perennes y por cada grupo funcional, en los tratamientos de colonización natural –CN y siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Las barras de error son los errores estándar calculados de los bloques. La dominancia según Camargo (1992). ANOVAs mixtos de tres factores se presentan en la Tabla 4.3.

Estos resultados resuelven parcialmente la pregunta del efecto de la siembra sobre la diversidad. Primero, este efecto es importante durante el primer período experimental cuando las especies sembradas expresan sus mejores rendimientos tanto en número como en cobertura. A partir del año 2002, cuando muchas especies sembradas desaparecen o disminuyen considerablemente en cobertura y sólo unas pocas persisten, se crea un nuevo ciclo de estabilización similar para las comunidades de ambos tratamientos de manipulación de la diversidad.

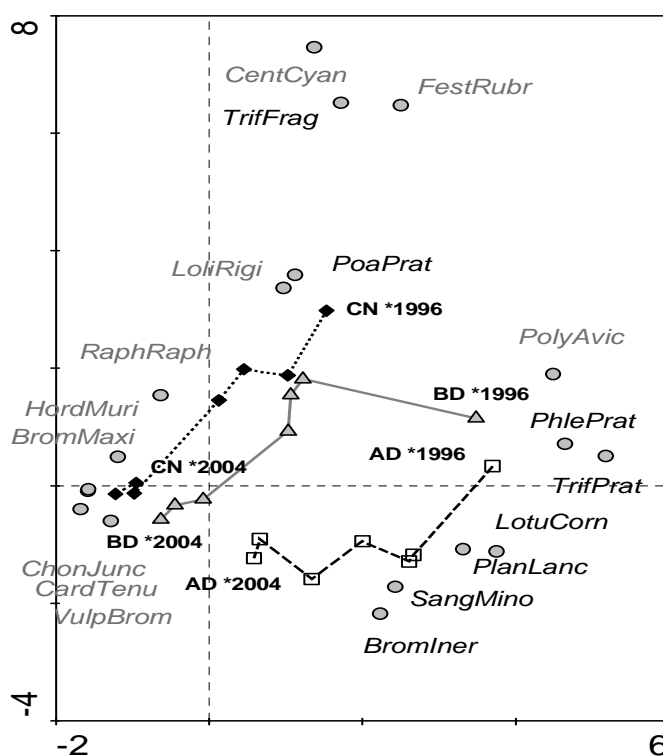
La efectividad de ambos tratamientos en la eliminación de especies anuales es evidente, ya que existe relación negativa ( $r = -0,64$ ) entre la cobertura de las especies sembradas y el número de especies anuales dominantes ( $R^2 = -0,41$ ,  $F_{(1,68)} = 47,68$ ,  $P < 0,000$ ). Sin embargo, esta eliminación de especies anuales no implica, al mismo tiempo, que la siembra esté facilitando la implantación de especies perennes colonizadoras. Al final del experimento, los tres tratamientos parecen confluir nuevamente y el efecto de siembra, visto de esta forma, tiende a desaparecer con el tiempo. El efecto de siembra encontrado en este análisis debe entenderse de la misma forma, como la cobertura de las especies sembradas está influyendo en el número de especies colonizadoras. Cuando aquellas especies colonizadoras muy dominantes desaparecen, entra en juego la plasticidad de otras colonizadoras ya presentes (resiliencia) que les permite competir exitosamente en las condiciones creadas.

Son muy pocas las especies colonizadoras perennes que llegan al final del experimento, en otras palabras, el efecto de siembra tiene poca relevancia en la implantación o supresión de este tipo de especies. Sin embargo, durante el período de muestreo en que hubo mayor número de especies sembradas en AD, las especies perennes colonizadoras tuvieron menor éxito que en BD o CN (figura 4.18). De todas formas, son pocas las especies perennes colonizadoras que se encuentran en condiciones naturales al final del experimento, todas ellas pertenecientes al grupo compuestas-otras (figura 4.18): *Carduus tenuifolius*, *Chondrila juncea*, *Convolvulus arvensis* y *Echium plantaginum*. Solamente *C. tenuifolius* es capaz de persistir en las condiciones de dominancia de las especies sembradas en los dos tratamientos de siembra. Excepcionalmente, *Thrinicia hispida*, del grupo compuesta-otras, aparece como dominante en el último año de muestreo en AD.



**Figura 4.18.** Frecuencia anual de aparición de las especies en los tratamientos de colonización – CN y siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Especies perennes que llegan al año final (CardTenu: *C. tenuifolius*, ChonJunc: *C. juncea*, ConvArve: *C. arvensis*, EchiPlan: *E. plantaginum* y ThriHis: *T. hispida*). Especies anuales (A) y perennes (P) en el año final. Se muestran las especies con dominancia > 3%. Las abreviaturas de las especies sembradas se resaltan en negra.

Otra posibilidad de análisis, a modo de resumen, de los efectos de la siembra sobre la dominancia de las especies colonizadoras, es explicando las distancias chi-cuadrado de las frecuencias con que aparece una especie como dominante, mediante un análisis de correspondencia (CA) (figura 4.19). En el primer eje se explica el 11% de la variabilidad de la composición de especies y existe una correlación muy alta ( $r = 0,97$ ) entre las especies y las variables explicativas de esta composición. Estos datos indican que la interacción *tratamiento \* año* puede ser explicada por este eje horizontal en un alto porcentaje, teniendo en cuenta el alto número de especies involucrado en el análisis.



**Figura 4.19.** Análisis de Correspondencia (CA) efectuado sobre la matriz de frecuencia de las especies dominantes en los tratamientos de colonización natural –CN (◆) y de manipulación en baja –BD (▲) y alta –AD (□) diversidad. Los círculos con puntos representan la ubicación de las especies.

La ordenación de la figura 4.19 resume exactamente los resultados encontrados hasta ahora. En primer lugar, el efecto de siembra es comparativamente diferente en AD, debido a la acción combinada de mayor número de especies sembradas en las fases iniciales del experimento. A medida que el número y cobertura de las especies sembradas disminuye en AD, este tratamiento tiende a confluir con el comportamiento de los dos restantes. Durante el tiempo, CN y BD presentan un patrón común, aunque es clara la influencia de las

especies sembradas en aquellos bloques de BD, donde el rendimiento de las especies constituyentes de determinadas mezclas fue exitoso.

Cuando las especies sembradas disminuyen en número y cobertura a través del tiempo, el tratamiento AD tiende a parecerse a BD, que en todo momento estuvo muy relacionado a las condiciones naturales CN, al no existir una especie dominante sembrada que influyera considerablemente sobre la dominancia de las especies colonizadoras. Al inicio del experimento, BD no fue capaz de eliminar especies como la compuesta-otra anual *Raphanus raphanistrum* o la gramínea anual *Hordeum murinum*. Estas especies, sin embargo, fueron más exitosas en bloques donde no fue sembrada la combinación *Bromus inermis* y *Sanguisorba minor*. Al final del experimento, las especies colonizadoras que asemeja BD con CN son las gramíneas anuales *Lolium rigidum*, *Vulpia bromoides* y *Bromus maximus*, y las compuestas-otras perennes *Chondrila juncea* y *Carduus tenuifolius*. Esta última especie, además es la especie colonizadora más importante que influye en la confluencia de los tratamientos BD y AD al final del experimento.



**Figura 4.20.** *Carduus tenuifolius*, especie colonizadora del grupo compuestas-otras.

#### 4.2.2. Productividad

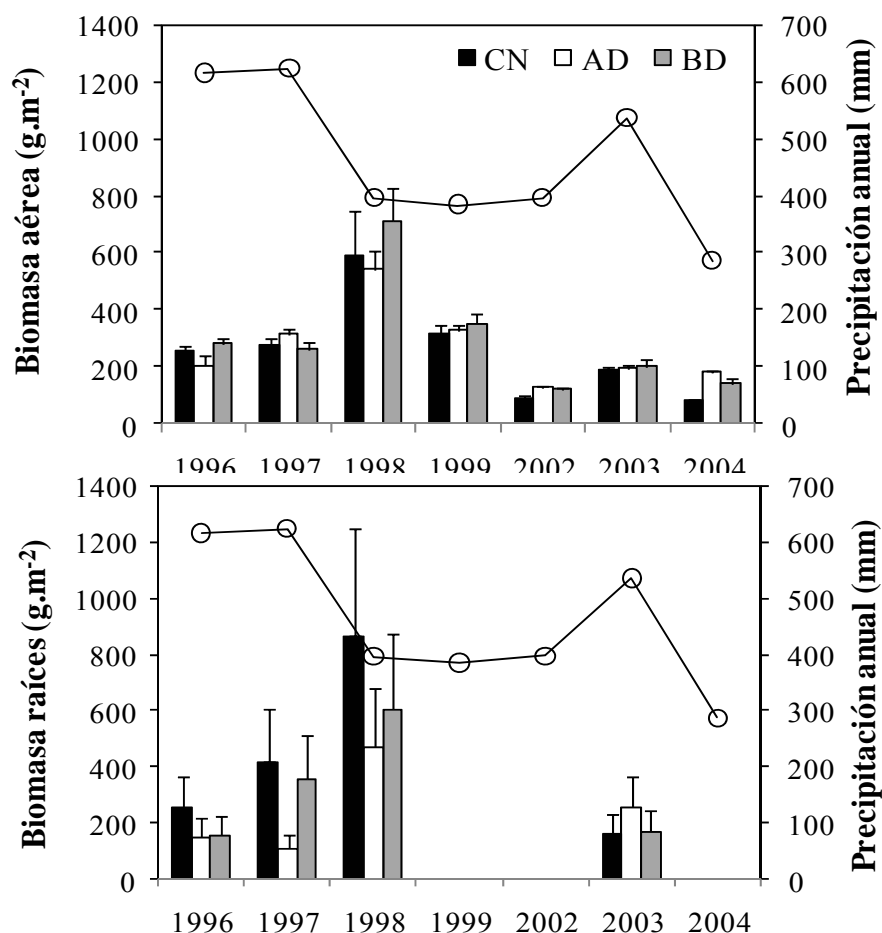
La biomasa sigue un modelo común entre los tratamientos de colonización natural y los de siembra (AD y BD), por tanto la interacción *tratamiento\*año* (tabla 4.4) no es

significativa. Sin embargo, las diferencias anuales aparecen cuando se comparan AD y BD por separado pero son en casos años como el final pero es el año 1998 que permite estas diferencias. En general, la productividad del sistema tiende a disminuir con el tiempo, pero con un incremento significativo de la biomasa en 1998 con respecto a los otros años. Este aumento significativo de la biomasa es el aporte conjunto de las especies sembradas y colonizadoras; las semillas de estas últimas, presentes en el banco de semillas, se vieron favorecidas por la alta precipitación de los años anteriores (figura 4.21).

**Tabla 4.4.** ANOVA mixto de tres factores (valores de significancia *P*). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

Variables	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD *A
<b>Biomasa aérea</b>						
Biomasa total	0,268	<b>0,000</b>	0,344	0,197	<b>0,000</b>	<b>0,012</b>
Biomasa Gramíneas	0,553	<b>0,000</b>	0,526	0,369	<b>0,000</b>	<b>0,037</b>
Biomasa Compuestas-otras	<b>0,998</b>	<b>0,000</b>	<b>0,019</b>	0,992	<b>0,000</b>	0,059
Biomasa Leguminosas	0,645	<b>0,039</b>	0,976	0,619	0,126	0,961
<b>Biomasa raíces</b>						
Biomasa total	<b>0,007</b>	<b>0,000</b>	<b>0,008</b>	0,226	<b>0,001</b>	0,066

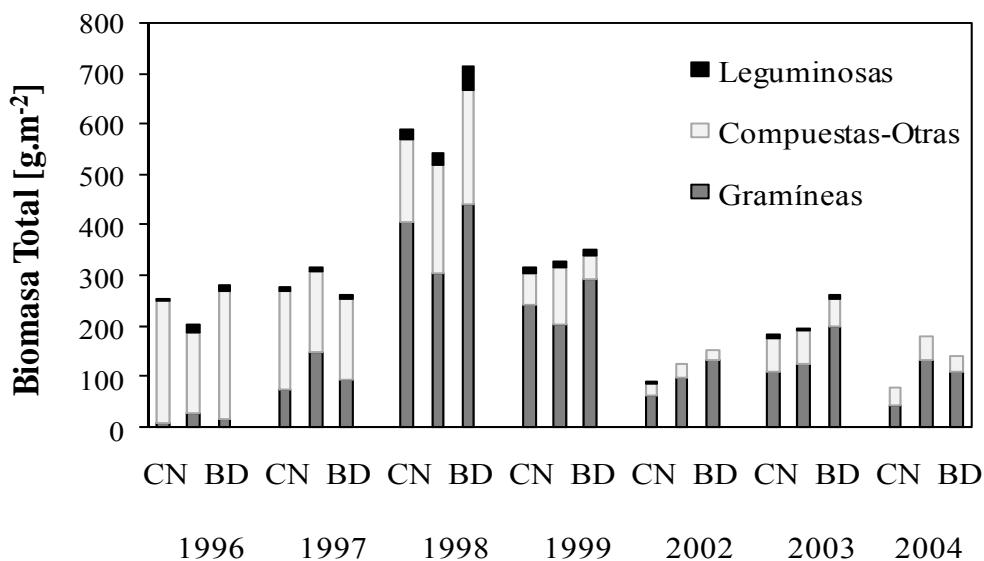
Las gramíneas son el grupo que en mayor proporción contribuyen a la biomasa total en cada tratamiento, a excepción de los años iniciales cuando fue más importante el grupo compuestas-otras. Sin embargo, el gran aumento de la biomasa en 1998 es debido principalmente al aporte del grupo de las gramíneas, que provoca además las diferencias en la interacción *tratamiento\*año* de este grupo (tabla 4.4). Esto se corrobora por la alta relación entre la biomasa total y la biomasa de las gramíneas ( $R^2=0,72$ ;  $F_{(1, 103)}=262,99$ ;  $P < 0,000$ ), a partir de 1998 este grupo pasa a ser el más importante y su comportamiento por tanto influye en la funcionalidad total del ecosistema. La relación entre la biomasa del grupo compuestas-otras y la biomasa total, aunque significativa, es más pequeña ( $R^2=0,37$ ;  $F_{(1, 68)}=40,12$ ;  $P < 0,000$ ), este valor refleja que las especies de este grupo fueron importantes en el ecosistema y mantuvieron un comportamiento constante hasta 1998 cuando empezaron a ser reemplazadas por mejores especies competidoras del grupo gramíneas (figura 4.22), las gramíneas sembradas en AD y las colonizadoras en BD y CN.



**Figura 4.21.** Biomasa aérea y de raíces en  $\text{g.m}^{-2}$  para colonización Natural –CN y los tratamientos de siembra en baja BD y alta diversidad –AD. Las barras de error se calculan de la varianza entre los cinco bloques. Se presenta la temperatura media anual por la alta relación que se presenta con el incremento de la biomasa en 1998.

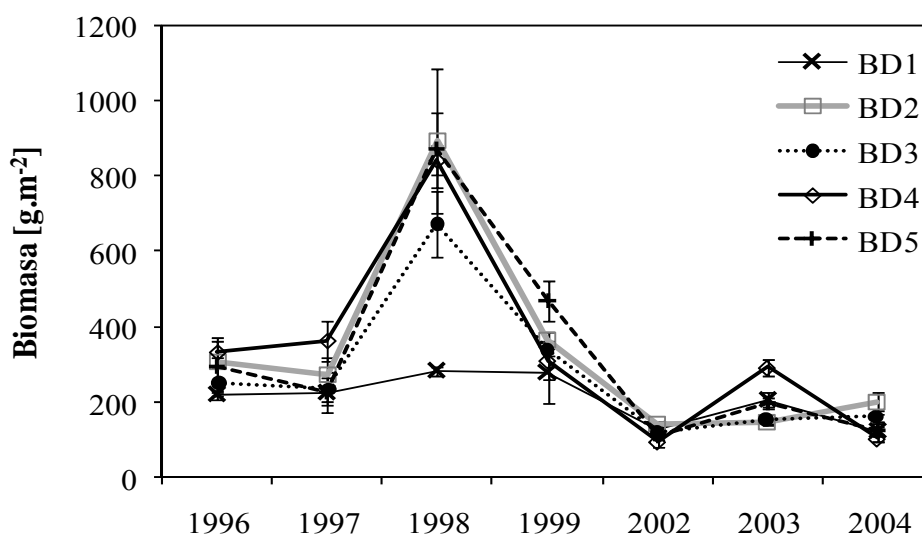
La biomasa de raíces se tomó para fechas específicas dentro del experimento por lo que no se puede hacer una comparación exacta con la biomasa aérea. Generalmente, la biomasa de raíces es excluida de los análisis, a pesar de representar más del 60% de la productividad de los ecosistemas (Liira & Zobel 2000), sin embargo, se puede afirmar que el modelo de producción de biomasa anual no difiere mucho con la biomasa aérea. En los dos años iniciales hay poca producción con un aumento en 1998, al igual que en la biomasa aérea, pero sólo significativo para AD. Al final del experimento, nuevamente se encuentra un descenso de la biomasa sin diferencias entre los tratamientos. Cuando se comparan los tratamientos AD y BD aparte, se observa que la interacción *tratamiento\*año* es casi significativa debido a la diferencia encontrada entre ambos tratamientos sólo en 1997, diferencia que no es suficiente para asumir que los dos tratamientos presentan patrones diferentes en la biomasa de raíces.





**Figura 4.22.** Biomasa aérea en  $\text{g.m}^{-2}$  expresada para distintos grupos funcionales en la Colonización Natural –CN y los tratamientos de siembra de especies de estadios tardíos de sucesión en Baja Diversidad –BD y Alta Diversidad –AD.

La cobertura de las especies sembradas está definiendo en un 60% el comportamiento de la biomasa total en AD ( $R^2=0,60$ ;  $F_{(1,33)}=48,54$ ;  $P<0,000$ ) mientras solo explica un 15% en BD ( $R^2=0,15$ ;  $F_{(1,33)}=5,62$ ;  $P<0,024$ ). Cuando se compara la relación entre la cobertura total (especies sembradas y colonizadoras) y la biomasa en cada tratamiento por separado, se observa que hay variaciones anuales importantes en esta variable que le impide ser un buen estimador de la biomasa en ambas comunidades. Sólo explica un 37% de la variabilidad de la biomasa en AD ( $R^2=0,37$ ;  $F_{(1,33)}=19,74$ ;  $P<0,000$ ) y un 48% en BD ( $R^2=0,48$ ;  $F_{(1,33)}=30,70$ ;  $P<0,000$ ).



**Figura 4.23.** Biomasa aérea en  $\text{g.m}^{-2}$  expresada para los distintos bloques del tratamiento de siembra en baja diversidad – BD.

Hay dos hechos que destacan en la producción de biomasa, primero que el efecto de siembra no afectó a la producción total ni por grupos funcionales, y segundo que de acuerdo con los rendimientos de los bloques en supresión de colonizadoras, el mejor bloque en BD (bloque 2 y 3) (figura 4.23) no produjo un incremento evidente en la biomasa de la especie sembrada que domina (*Bromus inermis*), explicando que su capacidad de eliminar otras especies sembradas por competición no está relacionada con la acumulación de biomasa, y además que otras características propias de esta especie, como la forma agregada en que crecen, son las que aumentan sus habilidades en la supresión de colonizadoras (efecto de identidad de especies).

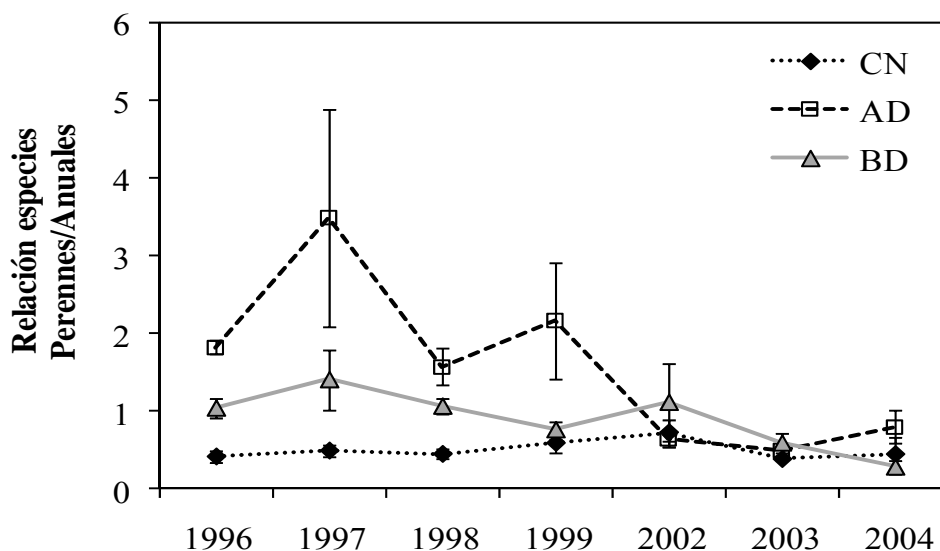
Igualmente, no se encontró una correlación significativa entre la biomasa y el número de colonizadores totales ( $R^2=0,017$ ,  $F_{(1, 68)}=1,15$ ,  $P=0,28$ ), por lo que en concordancia con que no se estableció ninguna relación entre la biomasa de las especies dominantes y su habilidad de supresión, tampoco se detectó un modelo específico cuando se representa la producción de biomasa con el número de plantas colonizadoras.

#### 4.2.3. Relación especies perennes – especies anuales (P:A)

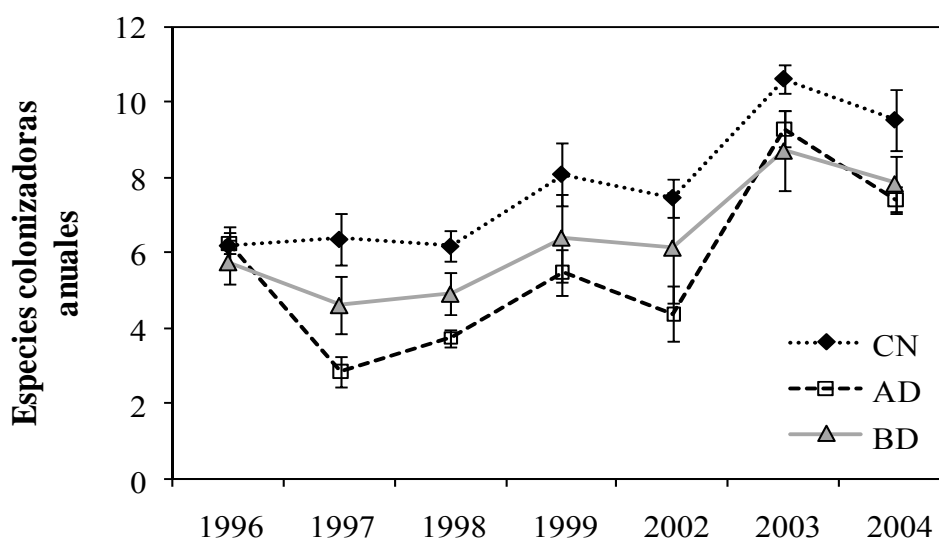
Entre los tratamientos de siembra AD y BD se establecieron diferencias en la interacción *tratamiento\*año* cuando se analiza la relación de especies perennes y anuales (P:A) ( $F=3,78$ , 6 g.l.,  $P>0,009$ ). En la figura 4.24 se observa que las diferencias se definen durante la fase inicial del experimento, cuando las especies sembradas fueron más efectivas en el tratamiento de siembra AD. A partir de 2002, en que la cobertura y número de especies sembradas disminuyen, estas diferencias desaparecen, así como se estabiliza esta proporción en valores inferiores a uno, lo que supone una relativa importancia de las especies anuales a partir de 2002 en AD. La importancia de las especies perennes se mantuvo con el tiempo debido al gran desarrollo de las especies sembradas al comienzo del experimento.

Las especies anuales siguieron un mismo patrón de comportamiento en ambos tratamientos de siembra ( $F=1,75$ , 6 g.l.,  $P=0,15$ ), aunque hay diferencias anuales al comienzo del experimento no se establecieron diferencias significativas en la interacción *tratamiento\*año* (figura 4.25). Como se esperaba a raíz del comportamiento de las especies anuales, en contraposición, sí se establecieron diferencias significativas entre los

tratamientos en cuanto al número de especies perennes durante el tiempo ( $F=12,25$ , 6 g.l.,  $P=0.012$ ), debido a que la mayoría de las especies sembradas aumentaron la media de especies perennes en AD, pero no así en BD, que en promedio se acercó al número de especies perennes obtenido en CN (figura 4.24).



**Figura 4.24.** Relación entre el número de especies perennes y anuales para la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD.



**Figura 4.25.** Número de especies anuales para la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD.

Claramente, la escasa relación encontrada entre la proporción de especies perennes y anuales (P:A), y la producción de biomasa en AD ( $R^2=0,18$ ,  $F_{(1, 33)}=7,34$ ,  $P=0,011$ ) y en BD ( $R^2=0,14$ ,  $F_{(1, 33)}=5,32$ ,  $P=0,027$ ) respalda lo anotado anteriormente, en cuanto al escaso aporte de las especies perennes a la biomasa en los tratamientos de siembra, y corrobora los resultados de escasa relación entre la riqueza de especies y la productividad

en nuestro experimento. Sin embargo, diferencias puntuales en el aumento del número de especies perennes en AD, pareciera indicar un efecto positivo de la diversidad sobre el cambio funcional de la comunidad y, en especial, sobre el aumento de especies perennes. Esta a su vez sufre apreciables fluctuaciones con respecto al promedio de la ocurrencia en el número de especies perennes en los tratamientos de siembra, en comparación con aquellas condiciones más naturales, donde no se contemplan cambios tan marcados en el reemplazo de especies.

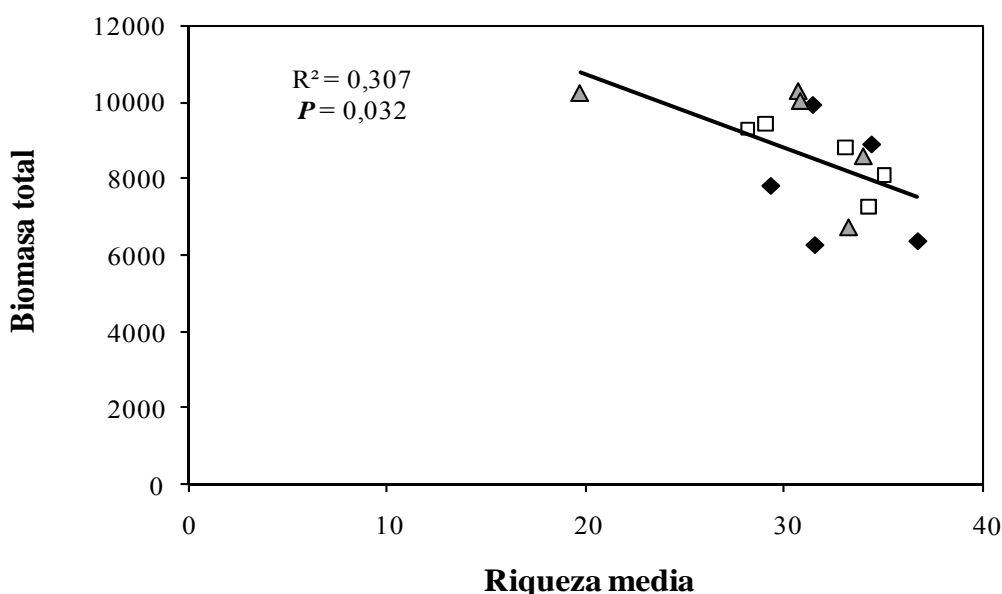
#### **4.2.4. Cambio temporal de la biomasa**

La diversidad no tiene ningún efecto positivo sobre la biomasa de la comunidad de los tratamientos de siembra y tampoco de la colonización natural. Los resultados del cambio temporal de la biomasa confirman los hallazgos anteriores sobre la nula respuesta de la biomasa a cambios de la diversidad en los tratamientos de siembra. Sin embargo, confirma hasta cierto punto, el efecto negativo del cambio de diversidad sobre la productividad del sistema. Este efecto no había sido posible distinguirlo del análisis de las diferencias anuales y por tratamiento de la biomasa pero cuando se analizan conjuntamente las variaciones anuales de la biomasa, por cada uno de los cinco bloques, se obtiene una respuesta concluyente a la pregunta del efecto de la siembra de especies sobre la productividad.

En la figura 4.26 se observa la relación negativa entre la productividad y la riqueza media de la colonización natural –CN y los dos tratamientos de siembra analizados (AD y BD). El coeficiente de determinación de esta relación es relativamente bajo pero significativo ( $R^2=0,307$ ,  $F_{(1,13)}=5,75$ ,  $P=0,032$ ), lo cual indica que la composición de especies de los tratamientos de manipulación de la diversidad puede explicar, en ciertos aspectos, la relación entre la biomasa y la diversidad tal y como lo han indicado otros estudios en distintas condiciones ecológicas (Hooper & Vitousek 1997, Tilman 1997). De tal forma que las condiciones específicas de la dehesa salmantina es el factor que más influye en la gran variabilidad anual de la producción de la biomasa, que como se recordará es independiente del número de especies.

Por tanto, estos resultados sugieren que la riqueza de especies influye con un porcentaje muy bajo sobre la producción de la biomasa pero siendo más importante la

composición de especies que influye directamente sobre particulares grupos funcionales. Por ejemplo, la biomasa del grupo compuestas-otras puede ser explicada en más de un 55% por la cobertura total presentada por todas las especies en ambos tratamientos de siembra ( $R^2=0,43$ ,  $F_{(1,68)}=52,11$ ,  $P<0,000$ ), pero la biomasa del grupo de las gramíneas es independiente de esta variable ( $R^2=0,08$ ,  $F_{(1,68)}=5,79$ ,  $P=0,019$ ). La biomasa de las gramíneas más bien está bajo el influjo de la cobertura de todas las especies sembradas especialmente en AD, donde fueron más efectivas ( $R^2=0,33$ ,  $F_{(1,33)}=16,17$ ,  $P<0,000$ ). En este último caso también es importante mencionar que *B. inermis*, la gramínea sembrada que tuvo rendimientos similares en ambos tratamientos de siembra, influye proporcionalmente a su cobertura sobre la biomasa del grupo de las compuestas-otras: AD ( $R^2=0,43$ ,  $F_{(1,33)}=24,83$ ,  $P<0,000$ ) y BD ( $R^2=0,03$ ,  $F_{(1,33)}=5$ ,  $P=0,34$ ).



**Figura 4.26.** Relación entre la riqueza media y la biomasa total de los cinco bloques para la colonización natural CN (◆) y los tratamiento de siembra en baja BD (▲) y alta diversidad AD (□). Cada punto es el promedio de los siete años de muestreo para cada bloque \* tratamiento.

Los anteriores ejemplos sugieren que hay efectos de muestreo que parcialmente pueden explicar la biomasa total (Huston 1997). Este efecto predice que la biomasa total es determinada por el aumento de la probabilidad de incluir una especie particular en una comunidad más diversa. Además, es en realidad un efecto que permite que un número más elevado de especies se expresen en la comunidad al suprimir aquellas especies que son dominantes en condiciones naturales, especialmente en las fases finales del experimento. Especies como la gramínea perenne *Lolium rigidum* o las compuestas-otras *Matricaria*

*inodora*, *Polygonum aviculare* o *Plantago coronopus*, que en condiciones naturales eran dominantes, fueron suprimidas por las especies sembradas, especialmente en BD.

En general, el efecto de siembra produce desestabilización en el sistema, al aumentar el número de especies que pueden coexistir en las comunidades establecidas pero en detrimento de la biomasa, es decir una relación negativa productividad-diversidad. En la figura 4.24 se observa que el tratamiento AD donde fue más efectivo el efecto de siembra presenta menor variación entre los bloques que los tratamientos restantes, lo que influye en que la relación no pueda ser explicada en un porcentaje más alto. Adicionalmente, cuando se analiza la biomasa por grupos funcionales, la relación negativa encontrada en CN es válida también para el grupo compuestas-otras. Hay varias variables definidas a partir del número y la cobertura de especies que explican la biomasa de este grupo en CN.

En un análisis de regresión múltiple paso a paso, estas variables en conjunto explican un 61% de la variabilidad en la biomasa de las compuestas-otras (tabla 4.5), y sólo entran dos de ellas a explicar el modelo de la biomasa, el número de especies totales y la cobertura total de ellas. La importancia de cada una de estas variables puede ser comparada mediante el estadístico BETA, que son coeficientes parciales de regresión estandarizados. La contribución de la riqueza de especies (valor BETA) tiene un efecto mayor y negativo sobre la biomasa de las compuestas-otras que la cobertura total en condiciones naturales. En efecto, si se excluye la cobertura total del modelo, la riqueza explica por sí sola el 73,5% de la variabilidad encontrada.

**Tabla 4.5.** Resumen del modelo de regresión múltiple paso a paso de la biomasa del grupo compuestas-otras, explicada por las variables definidas a partir del número y cobertura de las especies encontradas en el tratamiento de colonización natural -CN.

R=0,78; R <sup>2</sup> =0,61; R <sup>2</sup> ajustado=0,59; F <sub>(2,32)</sub> =25,03 P<0,000				
MODELO	B	BETA	t	P
Número de especies	-22,850	-0,735	-6,224	0,000
Número de especies	-21,593	-0,694	-6,218	0,000
Cobertura total	1,910	0,268	2,396	0,023

**BETA:** Coeficientes parciales de regresión estandarizados; **B:** Coeficientes de regresión no estandarizados; **t:** el estadístico t para probar la hipótesis nula B=0; **P** (α=0.05)

El mismo tipo de análisis cuando se realiza para los dos tratamientos de manipulación de la diversidad (AD y BD) corrobora la afirmación que se ha hecho durante todo lo ya

citado, la biomasa total y por grupos funcionales en los tratamientos de siembra responden principalmente a la cobertura que al número de especies presentes, cuando se realiza el análisis por años individuales (tabla 4.6). La biomasa en AD responde en forma positiva a la cobertura de las especies sembradas, mientras que en BD este efecto es nulo y resulta más claro el efecto de la cobertura de todas las especies en conjunto.

Al evaluar el cambio temporal de la biomasa (CV), medido mediante el coeficiente de variación de la biomasa total de una parcela de 10-m x 10-m a lo largo de siete años, se encuentra un modelo distinto. No se encontró ninguna relación significativa entre CV o cualquiera de sus componentes con la riqueza de especies media en cada *parcela\*tratamiento* ( $R^2=0,012$ ,  $F_{(1,13)}=0,154$ ,  $P<0,701$ ). Sin embargo, se encontró que CV está relacionado positivamente con el número de especies perennes presentes (sembradas y colonizadoras naturales) ( $R^2=0,306$ ,  $F_{(1,13)}=5,723$ ,  $P=0,033$ ) (figura 4.27). Esto indica la importancia de este tipo de especies en la conformación de las comunidades y que análisis anteriores no habían clarificado hasta ahora. Sin embargo, se sugiere que este efecto es debido principalmente al grupo de especies perennes sembradas que, sin lugar a dudas, se constituyeron en las especies más importantes de las comunidades establecidas.

**Tabla 4.6.** Resumen del modelo de regresión múltiple paso a paso de la biomasa total, explicada por cobertura de las especies encontradas en los tratamientos de manipulación en baja –BD y alta diversidad AD.

AD ( $R=0,81$ ; $R^2=0,65$ ; $R^2$ ajustado=0,63; $F_{(2,32)}=29,49$ $P<0,000$ )				
MODELO	B	BETA	t	P
Cobertura especies	6,350	0,772	6,967	<b>0,000</b>
Cobertura especies	5,128	0,623	4,993	<b>0,000</b>
Cobertura total	3,185	0,274	2,195	<b>0,036</b>
BD ( $R=0,69$ ; $R^2=0,48$ ; $R^2$ ajustado=0,47; $F_{(1,33)}=30,70$ $P<0,000$ )				
MODELO	B	BETA	t	P
Cobertura total	12,367	0,694	5,541	<b>0,000</b>

**BETA:** Coeficientes parciales de regresión estandarizados; **B:** Coeficientes de regresión no estandarizados; **t:** estadístico t para probar la hipótesis nula  $B=0$ ; **P** ( $\alpha=0.05$ )

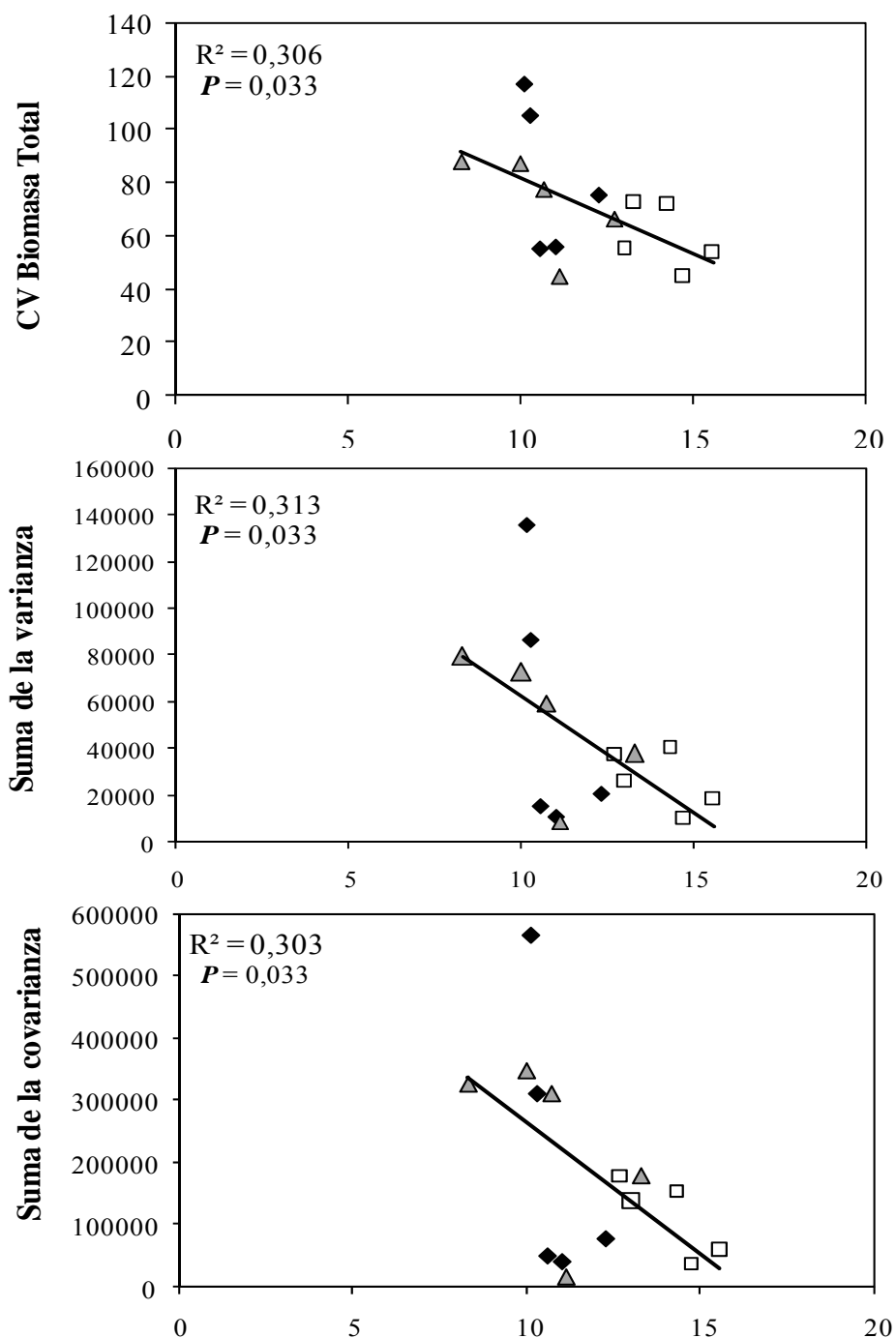
Esto significa un efecto de estabilización moderado de las especies perennes sobre el cambio temporal en la biomasa total de la comunidad. Las especies sembradas están provocando un efecto de estabilización con el incremento de la riqueza de especies, acorde con lo que la teoría generalmente predice (Tilman 1996). Hay clara evidencia en nuestros

resultados de que existe una relación negativa productividad-diversidad en condiciones naturales del tratamiento CN y que sigue manteniéndose en los tratamientos de siembra con el efecto adicional mencionado. La varianza y covarianza total siguen exactamente el mismo modelo del cambio temporal de la biomasa, el porcentaje de explicación de la relación no cambia así como tampoco el valor de la significancia. Un problema asociado en la interpretación de estas medidas de la variación de la biomasa a través del tiempo es la pérdida de variabilidad en comunidades más diversas, ya que al añadir más especies en el cálculo se crea el efecto estadístico de promediar sus fluctuaciones reduciendo así la variación de la biomasa total (Doak *et al* 1998). La relación entre la media y la varianza de la biomasa total se calcula a partir de los valores de la biomasa medida en cuatro réplicas en cada parcela experimental por siete años de muestreo. Estas medidas corroboran los rangos de variación espacial encontrados en poblaciones naturales y, por tanto, la interpretación del cambio temporal de la biomasa, no depende de este efecto estadístico.

La alta correlación entre la suma de la varianza y la suma de la covarianza indican también un efecto de estabilización en el cambio temporal de las comunidades en que se encuentra mayor cantidad de especies perennes en la comunidad. En este sentido, el tratamiento AD donde fueron más exitosas las especies sembradas presenta las menores fluctuaciones en cambios de biomasa con el número de especies perennes (figura 4.27). Se ha sugerido que cambios negativos en la covarianza son producto de cambios en la interacción competitiva a lo largo del gradiente de riqueza de especies (Petchey *et al* 2002), condición que se corresponde con los resultados encontrados en AD.

En AD, las especies sembradas influyeron negativamente sobre la cobertura de las especies colonizadoras dominantes, que a su vez permitió una redistribución de las especies colonizadoras al tener mayor margen de competición. Esto se ve reflejado entonces, en una menor variabilidad del cambio temporal de la biomasa, ya que se homogeniza la variabilidad de la biomasa entre especies al no existir una especie dominante en condiciones naturales. Esta baja variabilidad también explica que la efectividad de la especie sembrada dominante (*Bromus inermis*) en eliminar otras especies por competición no está relacionado con la acumulación de biomasa. Ratificando así, que el efecto de identidad de esta especie es muy importante, ya que atributos como la forma agregada en que crecen, son las que aumentan sus habilidades en la supresión de especies.



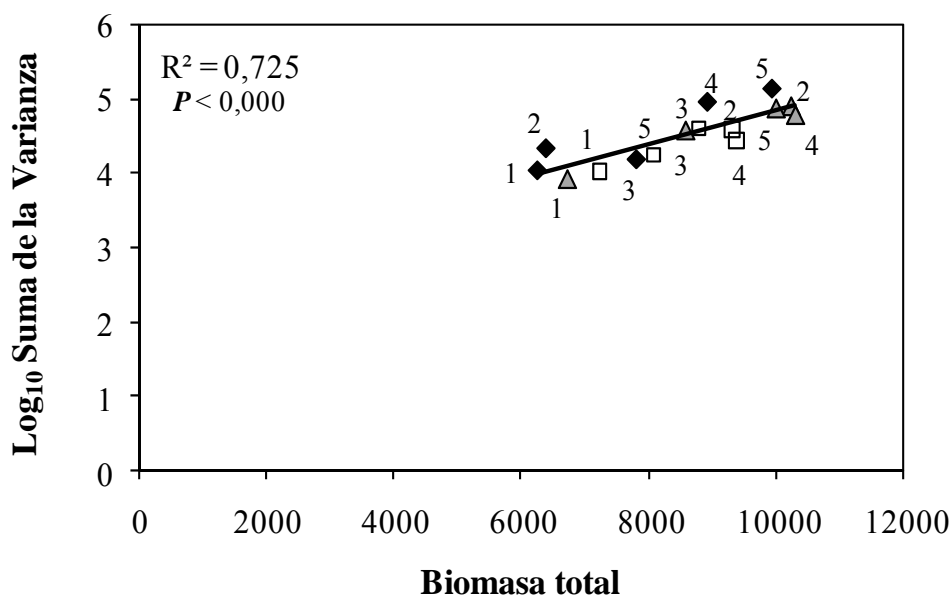


**Figura 4.27.** Relación entre el número de especies perennes y, el cambio temporal de la biomasa y la suma de varianzas y covarianzas). Se muestra el Coeficiente de Variación de la biomasa. Los puntos son el promedio de los siete años de muestreo para cada bloque en la colonización natural CN (◆) y los tratamiento de siembra en baja BD (▲) y alta diversidad AD (□).

El efecto de siembra no aumenta la riqueza de especies sino la uniformidad de las abundancias de las especies colonizadoras. Generalmente, el aumento de la uniformidad o de la diversidad reducen de la misma forma la suma de la varianza de la abundancia en una comunidad mediante la eliminación o reducción de las especies con abundancias máximas

(Polley *et al* 2007). Por esto, es fácil caer en la confusión de cuál es el efecto que está provocando la siembra de especies perennes en el experimento evaluado. Claramente existe un efecto de la diversidad sobre la variabilidad en las comunidades establecidas que depende en si la biomasa varía poco o mucho entre las especies dominantes que entre las otras especies.

La suma de varianzas (altamente relacionada con la suma de covarianzas) permite analizar el efecto de la biomasa sobre la estabilidad del sistema. En teoría, esta estabilidad se incrementa cuando las especies responden de forma diferente ante fluctuaciones ambientales y la covarianza de la respuesta de las especies es negativa (Ives *et al* 2000). Esta relación fue la encontrada en la figura 4.27 y ya se discutió en este sentido que las especies sembradas en AD tuvieron un efecto positivo sobre la uniformidad de la comunidad. La escala espacio temporal de la biomasa que se está evaluando permite inferir que la relación positiva entre la biomasa y la suma de la varianza (figura 4.28) está indicando los cambios interanuales, dentro y entre tratamientos, debido a la fluctuación de las especies dominantes. Sin embargo, no se puede concluir nada al respecto de las relaciones entre las especies dominantes y su relación con la biomasa ya que no se cuenta con datos de biomasa por especie.



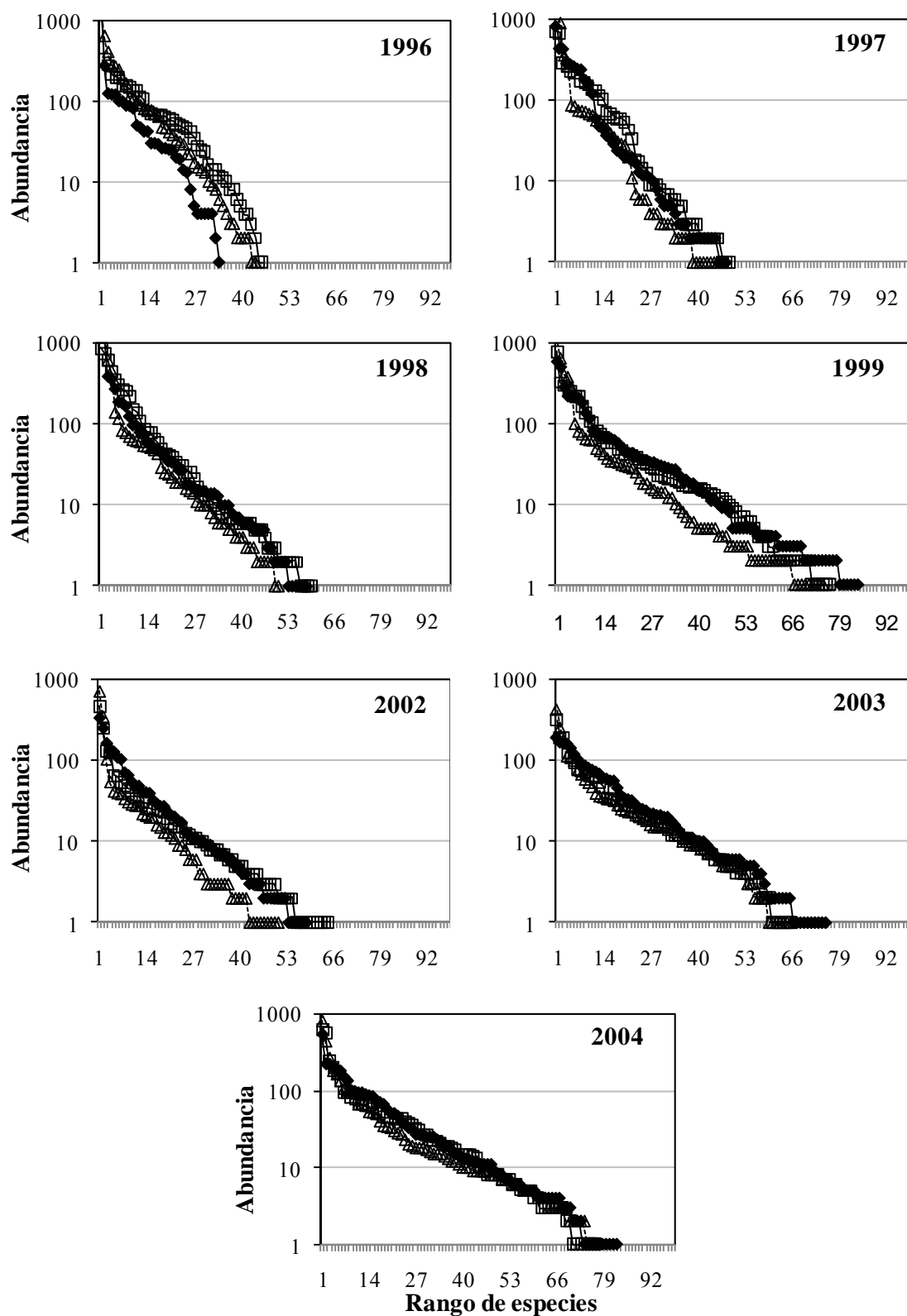
**Figura 4.28.** Relación entre el número de especies perennes y, el cambio temporal de la biomasa y la suma de varianzas y covarianzas). Se muestra el Coeficiente de Variación de la biomasa. Los puntos son el promedio de los siete años de muestreo para cada bloque en la colonización natural – CN y los tratamiento de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD.

### 4.3. DESCRIPCIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES

#### 4.3.1. Curvas abundancia-rango de especies

Las pendientes de las curvas abundancia-rango de especies descritas en la figura 4.29 pueden ser utilizadas como una medida descriptiva de la equitatividad de las comunidades establecidas en los tratamientos analizados durante el período de muestreo. Estas pendientes siempre son negativas (tabla 4.7), aunque pueden formularse en sentido positivo mediante la expresión  $1 - \exp(m)$ , con lo cual pueden evaluarse como valores indicativos de la equitatividad de las distintas muestras a propósitos comparativos. De las curvas mostradas en la figura 4.29 se deduce que las comunidades de los tres tratamientos siguen un modelo similar durante cada año en particular, las cuales tienen en común la presencia de una especie muy dominante, principalmente durante los tres años iniciales, tendencia que se mantiene hasta aproximadamente el año 2002, al mismo tiempo que las pendientes de las distintas curvas se van suavizando sin importar el tratamiento en consideración.

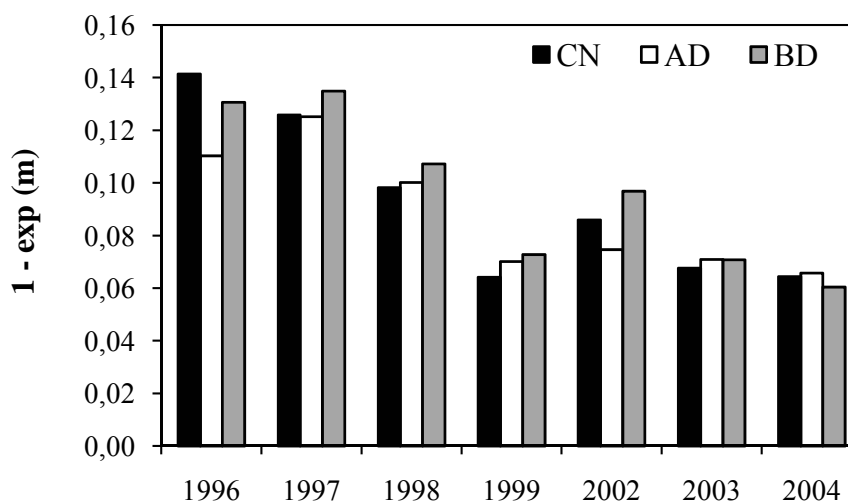
Similar situación se demuestra con mayor claridad en la figura 4.30, donde se representan los valores positivos de las pendientes de cada una de las distintas curvas obtenidas en la figura 4.29. Estas pendientes decrecen con el tiempo, pero se evidencia un ligero aumento en el año 2002, y después tienden a estabilizarse hacia el período final del experimento. Este análisis previo permite establecer que la colonización natural – CN y los tratamientos de siembra (AD y BD), describen un mismo modelo de distribución de la abundancia de sus especies constituyentes, de acuerdo con aquellos modelos de abundancia teóricos definidos para el estudio de comunidades ecológicas (Magurran 1998). Mediante pruebas de chi-cuadrado cada una de las distribuciones de abundancia obtenidas para cada *tratamiento\*año* pueden ser comparadas con cada uno de los cuatro modelos teóricos de distribución de abundancia propuestos: el de la serie geométrica, el de la serie logarítmica, el de la distribución log-normal y el de la barra rota.



**Figura 4.29.** Curvas de abundancia-rango de especies de los tres tratamientos de manipulación de diversidad: Colonización Natural –CN(♦), Baja –BD (△) y Alta Diversidad –AD(□) para cada uno de los años de muestreo.

**Tabla 4.7.** Regresiones lineales de las curvas abundancia-rango de especies para la colonización natural y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta –AD diversidad durante cada año evaluado. Se expresa el valor positivo de la pendiente mediante 1-exp(m). Todas las regresiones son significativas ( $P<0,000$ ).

Tratamiento	Año	Función lineal	1-exp(m)	R <sup>2</sup>
CN	1996	$y = -0,152x + 5,943$	0,141	0,898
	1997	$y = -0,134x + 6,074$	0,126	0,971
	1998	$y = -0,103x + 5,940$	0,098	0,963
	1999	$y = -0,066x + 5,414$	0,064	0,976
	2002	$y = -0,090x + 5,077$	0,086	0,983
	2003	$y = -0,070x + 5,132$	0,068	0,989
	2004	$y = -0,066x + 5,403$	0,064	0,984
AD	1996	$y = -0,117x + 6,280$	0,110	0,942
	1997	$y = -0,133x + 6,329$	0,125	0,985
	1998	$y = -0,105x + 6,110$	0,100	0,975
	1999	$y = -0,073x + 5,553$	0,070	0,973
	2002	$y = -0,077x + 4,690$	0,075	0,961
	2003	$y = -0,073x + 5,000$	0,071	0,974
	2004	$y = -0,068x + 5,351$	0,066	0,969
BD	1996	$y = -0,140x + 6,450$	0,131	0,977
	1997	$y = -0,145x + 5,879$	0,135	0,943
	1998	$y = -0,113x + 5,780$	0,107	0,932
	1999	$y = -0,075x + 5,104$	0,073	0,929
	2002	$y = -0,102x + 4,657$	0,097	0,930
	2003	$y = -0,073x + 4,932$	0,071	0,958
	2004	$y = -0,062x + 5,035$	0,060	0,940



**Figura 4.30.** Pendientes de las curvas de abundancia-rango de especies en colonización Natural – CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad AD para cada uno de los años de muestreo.

En la tabla 4.8 se muestran sólo los valores de  $\chi^2$  para el modelo de series geométricas, los  $\chi^2$  esperados para las tres restantes distribuciones teóricas se omiten, debido a que todos resultaron ser significativos. Es decir, que la gran mayoría de curvas *tratamiento*\**año* obtenidas no se ajustaron estadísticamente a ninguno de los tres restantes modelos teóricos. Por lo tanto, cuando el valor  $\chi^2$  esperado, de una curva en particular, es mayor que el valor crítico de la tabla  $\chi^2$ , con  $S-1$  grados de libertad y una probabilidad  $P < 0,05$ , entonces se rechaza la hipótesis nula la cual especifica que las distribuciones no difieren entre sí. Por el contrario, si se acepta esta hipótesis nula, se puede asumir que las curvas de abundancia en evaluación se ajustan perfectamente a un determinado modelo teórico. Consecuentemente, de acuerdo con este procedimiento, la totalidad de las curvas evaluadas excepto una no están definidas por ninguno de los cuatro modelos teóricos de distribución de la abundancia de las especies. La única excepción la constituye la curva descrita por la colonización natural en el año 2003, que se ajusta perfectamente al modelo de la serie geométrica ( $\chi^2=49,07$ , 74 g.l.,  $P=0,991$ ).

**Tabla 4.8.** Valores de chi-cuadrado obtenidos mediante la comparación de las curvas abundancia-rango de especies con el modelo teórico de las series geométricas, para la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD durante cada año evaluado. Todos los valores son significativos ( $\chi^2_{\text{crítico}} = 49,80-108,65$ ; 35-86 g.l.;  $P < 0,05$ ), excepto el resaltado en negrita ( $\chi^2=49,07$ , 74 g.l.,  $P=0,991$ ).

Año	Tratamiento		
	CN	AD	BD
<b>1996</b>	7411,97	2683,61	1630,55
<b>1997</b>	457,40	318,20	3877,20
<b>1998</b>	2719,34	685,36	3694,07
<b>1999</b>	930,03	1086,52	4318,16
<b>2002</b>	284,43	1165,70	2408,46
<b>2003</b>	<b>49,07</b>	241,77	623,54
<b>2004</b>	517,33	1260,03	1948,16

En general, el modelo de las series geométricas está asociado con comunidades pobres en especies bajo severo régimen ambiental, en contraposición por ejemplo con la distribución normal logarítmica que describe comunidades ricas en especies. El primero ocurre cuando una comunidad está dominada por un factor simple y la división del espacio del nicho procede de una forma fuertemente jerárquica, la especie dominante ocupa una porción  $k$  de algún recurso limitante, la segunda más dominante ocupa una porción  $k$  del espacio que quedó y así sucesivamente hasta que todas las especies han sido acomodadas.

Magurran (1988) menciona que pocas comunidades naturales, particularmente comunidades de plantas simples en ambientes difíciles conforman estos patrones, donde se puede esperar un fenómeno de dominancia fuerte con una equitatividad baja en la repartición de recursos.

Las curvas de abundancia-rango de especies de los tratamientos de siembra y la colonización natural no se ajustan estadísticamente al modelo de distribución teórico de la serie geométrica, debido a la alta dominancia de un número reducido de especies en cada una de las relaciones *tratamiento\*año*. Cuando esto no se establezca, se obtiene un modelo de series geométricas que define el comportamiento tal y como se observa en la comunidad establecida en el tratamiento de la colonización natural en 2003. En la tabla 4.9 se muestran aquellas especies con los mayores porcentajes de abundancia dentro de cada comunidad, que no permiten el ajuste perfecto de las curvas de abundancia al modelo teórico de las series geométricas.

En el año inicial del experimento dominaron las especies que fueron más exitosas en la germinación de las semillas ya presentes en el banco de semillas del campo cultivado abandonado. Las condiciones favorables de precipitación en 1996 permitieron que la gramínea perenne *Poa* sp dominara con altos valores de abundancia en las parcelas de colonización natural, mientras que *Polygonum aviculare*, especie anual del grupo compuestas-otras, hiciera lo propio en las parcelas de ambos tratamientos de siembra. La alta dominancia de estas dos especies hace que los tratamientos en 1996 alcancen las mayores pendientes entre las curvas definidas por *tratamiento\*año*, que en términos de diversidad hace que la equitatividad sea la menor alcanzada. Sin embargo, estas especies colonizadoras no persisten en el tiempo, a pesar de haber alcanzado los mayores valores de abundancia dentro de todo el período de experimentación.

Las diferentes comunidades *tratamiento\*año* establecidas, siguen el mismo modelo de abundancia de sus especies constituyentes. La mayor parte de ellas, en promedio, presentan abundancias menores a 6,3%, permitiendo que la equitatividad de la comunidad se mantenga constante a través del tiempo y entre tratamientos. Este caso se evidencia en la comunidad establecida en las parcelas de la colonización natural en 2003, donde la única especie dominante de la comunidad (*Carduus tenuifolius*) alcanza sólo un 7,45% de la

abundancia total de la comunidad; el cual fue insuficiente para disminuir la equitatividad de la comunidad durante este año y desviar esta comunidad al modelo teórico de las series geométricas. En los demás *tratamiento\*año*, cuando la especie dominante presenta un valor de abundancia superior al 15% del total, en general se puede afirmar que la equitatividad de la comunidad disminuye.

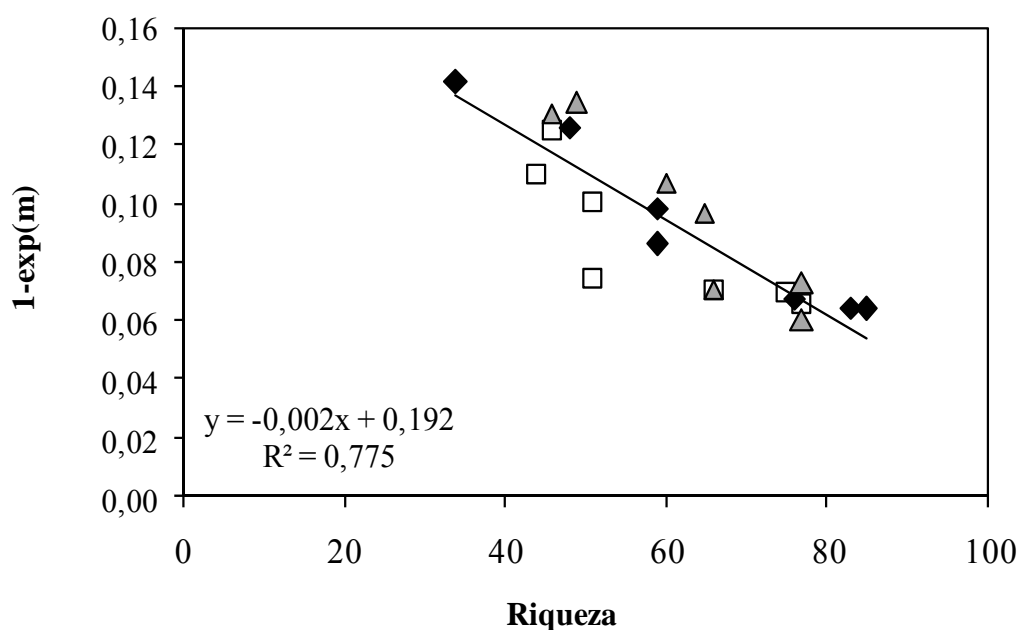
**Tabla 4.9.** Porcentaje de cobertura de las especies dominantes para la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD durante cada año evaluado. Las especies sembradas se resaltan en negrita.

Año	Tratamiento					
	CN	%	AD	%	BD	%
1996	<i>Poa</i> sp	66,61	<i>Polygonum aviculare</i>	33,00	<i>Polygonum aviculare</i>	35,78
			<i>Phleum pratense</i>	8,08		
1997	<i>Matricaria inodora</i>	20,71	<i>Plantago lanceolatus</i>	41,34	<i>Plantago coronopus</i>	16,91
	<i>Sonchus oleraceus</i>	11,02	<i>Bromus inermis</i>	20,97	<i>Bromus inermis</i>	16,25
	<i>Polygonum aviculare</i>	10,90	<i>Sanguisorba minor</i>	8,40		
1998	<i>Matricaria inodora</i>	23,89	<i>Plantago lanceolatus</i>	30,43	<i>Bromus inermis</i>	16,12
	<i>Lolium rigidum</i>	23,47	<i>Bromus inermis</i>	25,25	<i>Lolium rigidum</i>	13,73
			<i>Sanguisorba minor</i>	11,84	<i>Plantago coronopus</i>	11,58
			<i>Lotus corniculatus</i>	8,69	<i>Raphanus raphanistrum</i>	8,17
1999	<i>Hordeum murinum</i>	14,38	<i>Bromus inermis</i>	29,68	<i>Bromus inermis</i>	19,19
	<i>Lolium rigidum</i>	12,33	<i>Sanguisorba minor</i>	15,96		
			<i>Lotus corniculatus</i>	9,87		
			<i>Plantago lanceolatus</i>	9,31		
2002	<i>Hordeum murinum</i>	16,60	<i>Bromus inermis</i>	41,19	<i>Bromus inermis</i>	26,00
	<i>Vulpia bromoides</i>	12,39	<i>Sanguisorba minor</i>	19,94	<i>Hordeum murinum</i>	13,70
	<i>Chondrila juncea</i>	8,07				
2003	<i>Carduus tenuifolius</i>	7,45	<i>Bromus inermis</i>	19,55	<i>Bromus inermis</i>	14,85
	Demás especies < 6,99%		<i>Sanguisorba minor</i>	11,66	<i>Carduus tenuifolius</i>	8,79
			<i>Barkausia taraxifolia</i>	8,27	<i>Bromus maximus</i>	8,74
2004	<i>Carduus tenuifolius</i>	15,22	<i>Bromus inermis</i>	23,63	<i>Carduus tenuifolius</i>	17,44
			<i>Sanguisorba minor</i>	12,92	<i>Bromus inermis</i>	15,55
			<i>Carduus tenuifolius</i>	7,79		

Sin embargo, hay muchos factores que afectan la equitatividad de estas comunidades además de la alta dominancia de unas pocas especies. Por ejemplo, el aumento de la riqueza de especies está relacionado negativamente ( $r = -0,88$ ;  $R^2=0,77$ ,  $F_{(1,19)}=65,84$ ,



$P < 0,000$ ) con la disminución de las pendientes de las curvas de abundancia-rango de especies, o en otras palabras, con el aumento de la equitatividad en las distintas comunidades *tratamiento\*año* (figura 4.31). Teniendo todos estos aspectos en consideración, en la tabla 4.9 también se observa que las especies sembradas impiden la alta dominancia de otras especies colonizadoras en ambos tratamientos de siembra. En BD se confirma que las especies colonizadoras que aparecen como dominantes, lo hacen pero en parcelas diferentes donde fue sembrada la mezcla constituida por la gramínea *Bromus inermis*, que fue la especie sembrada con los mejores rendimientos dentro del grupo de las 15 especies escogidas para la siembra.



**Figura 4.31.** Regresión lineal entre los valores positivos de la pendiente de las curvas abundancia-rango de especies y la riqueza encontrada en la colonización natural –CN (◆) y los tratamientos de siembra en baja –BD (▲) y alta diversidad –AD (□) en cada año de muestreo.

Aparte del análisis de las especies sembradas, hay varios aspectos que resaltan del comportamiento de las especies colonizadoras. En condiciones favorables de precipitación y disponibilidad de nutrientes en las fases iniciales del experimento, el grupo compuestas-otras fue el más efectivo competitivamente, en especial la especie anual *Polygonum aviculare* y la perenne *Plantago coronopus* que son reemplazadas fácilmente en condiciones ambientales más adversas por especies del grupo gramíneas. En un comienzo, la gramínea perenne *Lolium rigidum* coloniza las parcelas próximas de CN y BD (mismo bloque), pero no es capaz de persistir con altos valores de abundancia en el tiempo.

Rápidamente es reemplazada por la gramínea anual *Hordeum murinum* que persiste hasta la fase final del experimento como especie dominante, pero es reemplazada nuevamente por competición con otra especie de gramínea, la especie anual *Vulpia bromoides*.

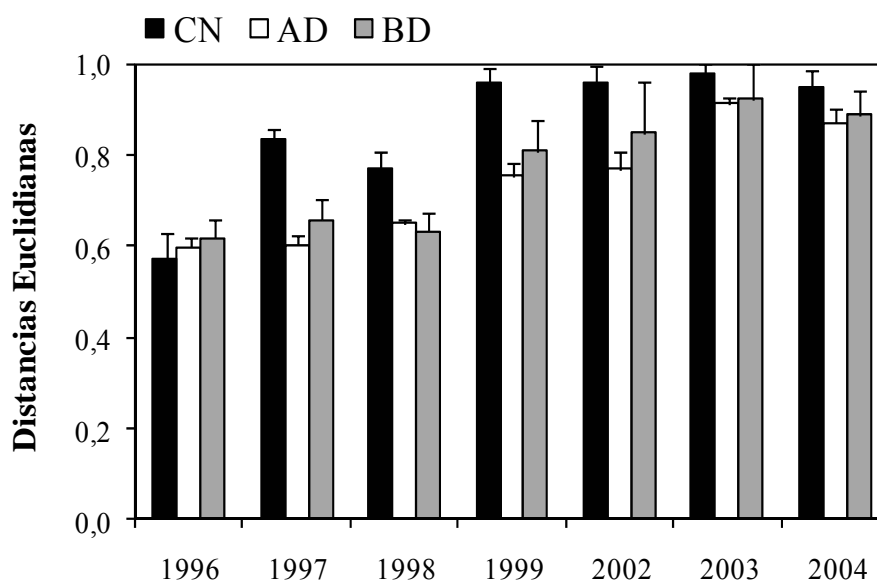
Además, cabe resaltar la importancia de la especie sembrada *Bromus inermis*, que presentó las más altas abundancias durante todo el tiempo dentro de las especies sembradas. La efectividad de esta especie es similar entre ambos tratamientos de siembra, por lo que hay que tomar los valores de dominancia en BD proporcionalmente al menor número de parcelas en que fue sembrada. En los últimos años del experimento, debido a la relativa disminución de la abundancia de esta especie hay simultáneamente un aumento de la abundancia de la especie perenne *Carduus tenuifolius*, grupo compuestas-otras, tanto en las parcelas de colonización natural como en ambos tratamientos de siembra. Este resultado enriquece aún más la discusión del efecto de siembra sobre la supresión de especies y la aceleración de la sucesión natural.

La siembra influye sobre el aumento de la dominancia de la compuesta-otra *C. tenuifolius*, pero no totalmente, ya que esta especie perenne puede expresarse como dominante debido al descenso de la abundancia de *B. inermis* principalmente. Sin embargo, se debe tener en cuenta que ambos tratamientos de siembra siguen el mismo modelo de reemplazo de especies que en condiciones naturales, dependiente sobre todo de cambios ambientales y competición entre especies que de los efectos propios de la siembra de especies perennes.

#### 4.3.2. Heterogeneidad de la vegetación

La heterogeneidad de la vegetación entendida como la variación en composición de especies entre las doce subparcelas de una parcela principal, puede ser un factor importante dentro de las comunidades que permite controlar e incrementar la riqueza de especies. Cuando se compara la heterogeneidad de la vegetación encontrada en los tratamientos de siembra AD y BD junto con la colonización natural (tabla 4.10), no se encuentran diferencias significativas entre los tratamientos ( $F_{(2,8)}=3,01$ ,  $P=0,106$ ), ni tampoco en la interacción *tratamiento\*año* ( $F_{(12,48)}=1,68$ ,  $P=0,100$ ). La misma situación se encuentra cuando se analizan los dos tratamientos de siembra por separado, entre tratamientos

( $F_{(1,4)}=0,54$ ,  $P=0,517$ ) e interacción *tratamiento\*año* ( $F_{(6,24)}=0,31$ ,  $P=0,925$ ). De estos resultados, por tanto, se infiere que el efecto de siembra no homogeniza la vegetación, ya que la heterogeneidad de la vegetación (medida por las distancias euclidianas) fue en promedio igual que la encontrada en las parcelas CN (figura 4.32) en años específicos. Este efecto se mantiene relativamente constante con un leve aumento a partir de 1999, especialmente en los tratamientos de siembra.



**Figura 4.32.** Valores medios de la heterogeneidad caracterizada por las distancias euclidianas de las medias estandarizadas de las cinco parcelas de la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra de especies en baja –BD y alta diversidad –AD. Las barras de error son los errores estándar calculados de la varianza entre las cinco parcelas por tratamiento.

La heterogeneidad de la vegetación, medida por las distancias euclidianas entre pares de subparcelas de una misma parcela principal, no fue significativa entre los tratamientos de siembra, ni entre estos y la colonización natural. Sin embargo, este análisis puede profundizarse mediante el análisis de relaciones entre esta variable y otras propias de la composición de especies, como la riqueza y la abundancia de especies. En la tabla 4.10, también se presenta la comparación, entre tratamientos, de otras variables que tuvieron relación significativa con la heterogeneidad. Entre estas variables se encuentra la riqueza de especies medida por parcela y por subparcela, además la proporción entre este número de especies y la cobertura total por parcela. En la figura 4.33 se refleja el comportamiento de cada una de estas variables por *tratamiento\*año*.

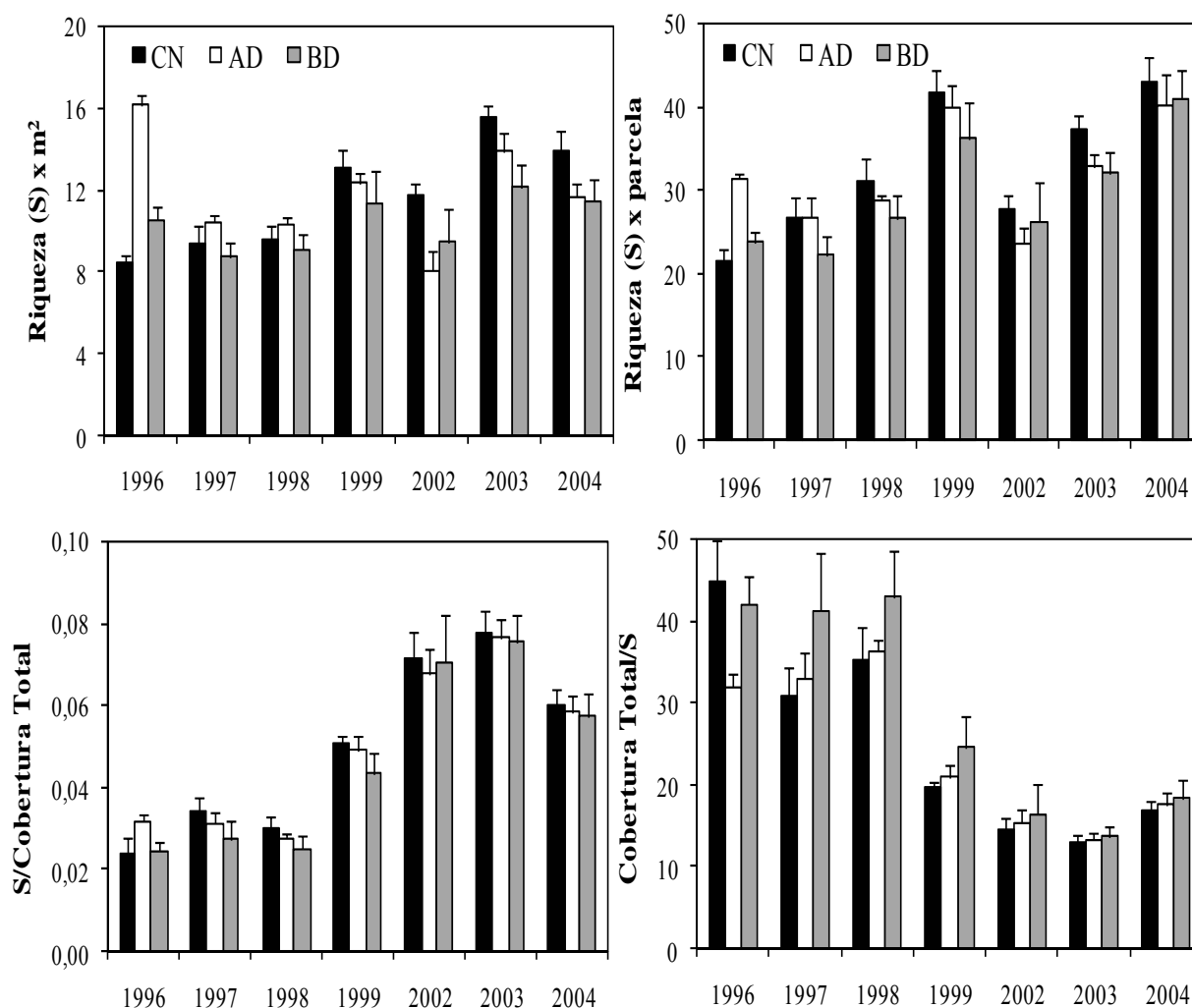
**Tabla 4.10.** ANOVA mixtos de tres factores (valores de significancia  $P$ ). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

Variable	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD *A
Distancias Euclidianas	0,106	<b>0,000</b>	0,100	0,517	<b>0,000</b>	0,925
Log Distancias Euclidianas	0,119	<b>0,000</b>	0,069	0,583	<b>0,000</b>	0,943
Riqueza media/Cobertura total	0,805	<b>0,000</b>	0,953	0,402	<b>0,000</b>	0,451
Cobertura total/Riqueza media	0,512	<b>0,000</b>	<b>0,043</b>	0,164	<b>0,000</b>	0,091
Riqueza (S) x parcela	0,576	<b>0,000</b>	<b>0,047</b>	0,292	<b>0,000</b>	0,173
Riqueza (S) x subparcela	0,280	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,075</b>	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>

En general, se observa que hasta 1998 hay un ciclo en el que la riqueza de especies es menor para los tres tratamientos en consideración. Posteriormente, hay un aumento significativo de la riqueza en 1999, pero que no se mantiene constante hasta el final del experimento, si no que presenta un nuevo descenso en 2002, para luego incrementarse en los dos años siguientes (figura 4.33). Los tratamientos de siembra y la colonización natural, por tanto, durante todo el período de muestreo siguen un modelo parecido. Sin embargo, el tratamiento de siembra AD en el año 1996, tiene un número de especies significativamente mayor que BD o CN, lo que permite que la interacción *tratamiento\*año* sea significativa (tabla 4.10). El éxito conjunto en el establecimiento de la mayoría de especies sembradas se ve reflejado en este aumento significativo de la riqueza sólo a nivel de subparcela. A nivel de parcela no existe interacción *tratamiento\*año*, significativa entre los tratamientos de siembra solamente entre éstos y CN. Nuevamente en 2002, sólo a nivel de subparcela, se evidencia un descenso significativo de la riqueza de especies en ambos tratamientos de siembra con respecto a CN, razón por la cual los cambios iniciales en la siembra se observan mejor a nivel de subparcela (promedios) que a nivel de parcela (sumas).

La riqueza media x parcela ( $R^2 = 0,401$ ,  $F_{(1,103)} = 69,074$ ,  $P < 0,000$ ) o por subparcela ( $R^2 = 0,263$ ,  $F_{(1,103)} = 36,738$ ,  $P < 0,000$ ), no es un buen estimador de la heterogeneidad de la vegetación durante el tiempo, el aumento de la riqueza en 1999 y el súbito descenso en 2002 que resulta significativo cuando se analiza la riqueza a nivel de subparcela, son las razones por las que la variabilidad de la riqueza sólo es posible que explique menos del 40% de la heterogeneidad de la vegetación. Sin embargo, una mejor estimación se consigue cuando se compara la riqueza total (S) y la suma de la abundancia relativa (N) de

cada especie por parcela (S/N). Esta proporción compara la contribución de cada especie sobre la abundancia encontrada en cada parcela (figura 4.33).



**Figura 4.33.** Valores medios de la heterogeneidad caracterizada por las distancias euclidianas de las medias estandarizadas de las cinco parcelas de la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra de especies en baja –BD y alta diversidad –AD. Las barras de error son los errores estándar calculados de la varianza entre las cinco parcelas por tratamiento.

La proporción S/N es capaz de explicar hasta un 63% de la heterogeneidad de la vegetación ( $R^2 = 0,627$ ,  $F_{(1,103)} = 173,17$ ,  $P < 0,000$ ). Esta alta y significativa relación permite afirmar que la relativa disminución de la riqueza de especies durante los tres primeros años está relacionada directamente con el aumento de la abundancia de pocas especies. Este hecho se corrobora además con el aumento de la riqueza en 1999, que implica un descenso intrínseco del número de especies abundantes, que siguen disminuyendo al siguiente año (2002) y a partir de aquí se mantienen constantes hasta el año final de experimentación.

Por tanto, la disminución significativa de la riqueza de especies en ambos tratamientos de siembra con respecto a CN, no afectó positiva o negativamente a las especies abundantes.

Del análisis de la heterogeneidad se puede afirmar que no hubo ningún efecto asociado de la siembra sobre la heterogeneidad de la vegetación. Por tanto surge la pregunta ¿por qué la introducción de especies no produce ningún cambio significativo sobre la composición de especies incluso en los primeros años cuando la mayoría de especies sembradas tuvieron su mayor grado de expresión?. En la figura 4.32 se observa que entre los años 1997 y 1999, hay un aumento de la heterogeneidad de la colonización natural con respecto a los dos tratamientos de siembra, sin embargo, el ANOVA de la tabla 4.10 no es significativo para la interacción *tratamiento\*año*. Al tomar el logaritmo  $(x + 1)$  de las distancias euclidianas para magnificar las diferencias entre los valores, se consigue que esta interacción sea casi significativa. Por lo tanto, sobre todo en estos años iniciales no se puede descartar totalmente el efecto de la siembra sobre la heterogeneidad de la vegetación, o lo que es lo mismo, sobre la composición de especies.

Dentro de la búsqueda de patrones comunes entre los tratamientos se encuentra que la cobertura de todas las gramíneas anuales ( $R^2 = 0,460$ ,  $F_{(1,103)} = 87,76$ ,  $P < 0,000$ ) es el único parámetro que explica la variabilidad de la heterogeneidad de la vegetación, en un 43% en AD ( $R^2 = 0,431$ ,  $F_{(1,33)} = 25,02$ ,  $P < 0,000$ ), un 50% en BD ( $R^2 = 0,50$ ,  $F_{(1,33)} = 33,056$ ,  $P < 0,000$ ) y un 41% en CN ( $R^2 = 0,41$ ,  $F_{(1,33)} = 22,78$ ,  $P < 0,000$ ) (tabla 4.11). Las gramíneas durante todo el análisis han mostrado ser el grupo funcional más importante en explicar varias características de la funcionalidad de tratamientos como la biomasa. La alta competición que exhiben en este tipo de comunidades vegetales, les permite jugar un papel funcional en la estabilización u homogeneización del ecosistema al excluir competitivamente ciertas especies dominantes, especialmente del grupo compuestas-otras.

La variable que está más relacionada con el comportamiento de la heterogeneidad, es el número de especies anuales dominantes encontradas por subparcela ( $R^2 = 0,625$ ,  $F_{(1,103)} = 171,385$ ,  $P < 0,000$ ). Este número cambia según el modelo de heterogeneidad en los tres tratamientos por igual. De igual forma, el número de especies del grupo compuestas-otras hace que los tratamientos de siembra y la colonización natural no difieran entre sí cada año ( $R^2 = 0,545$ ,  $F_{(1,103)} = 123,501$ ,  $P < 0,000$ ).

**Tabla 4.11.** Coeficientes de determinación obtenidos de la relación entre varias variables explicativas y la heterogeneidad de la vegetación explicada por las distancias euclidianas entre las subparcelas de colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Los  $R^2$  se calculan con 1 y 33 grados de libertad y son significantes con un  $P < 0,000$ . En paréntesis se presenta el coeficiente parcial de regresión para mostrar la tendencia negativa de la relación.

Variable	CN	AD	BD
Especies Anuales x subparcela	0,376	0,500	0,770
Frecuencia especies anuales dominantes	<b>0,572</b>	<b>0,584</b>	<b>0,595</b>
Frecuencia especies perennes dominantes	0,512	0,020	0,295
Frecuencia grupo gramíneas dominantes	0,557	0,144	0,272
Riqueza grupo compuestas-otras	<b>0,430</b>	<b>0,561</b>	<b>0,574</b>
Riqueza grupo gramíneas	0,180	0,001	0,560
Cobertura de especies perennes	0,348 (-0,590)	0,250 (-0,50)	0,562 (-0,749)
Cobertura de especies anuales	0,342	0,235	0,560
Biomasa grupo compuestas-otras	0,574 (-0,574)	0,356 (-0,596)	0,256 (-0,506)

La supresión de las especies colonizadoras dominantes, ya ha sido registrada para los tratamientos de siembra a pesar de no observarse claramente en el análisis de la heterogeneidad de la vegetación. La biomasa del grupo compuestas-otras es explicada en un 67% por la cobertura del grupo de gramíneas colonizadoras en condiciones naturales ( $R^2 = 0,671$ ,  $F_{(1,33)} = 67,36$ ,  $P < 0,000$ ), mientras que este porcentaje es mucho más bajo en los tratamientos de siembra: 32% en AD ( $R^2 = 0,323$ ,  $F_{(1,33)} = 15,712$ ,  $P < 0,000$ ) y de 27% en BD ( $R^2 = 0,272$ ,  $F_{(1,33)} = 12,338$ ,  $P < 0,000$ ). Aquí se observa como el tipo de estabilización que opera en condiciones naturales es diferente al encontrado en condiciones de siembra.

Por último, en la figura 4.33 también se deduce que la proporción de la cobertura entre especies (N/S) es significativamente mayor en el tratamiento BD que en AD durante los tres años iniciales. Esta variable de abundancia está condicionada principalmente por la cobertura de las especies del grupo gramíneas, tanto perennes como anuales. Por lo tanto, se espera una relación directa en BD entre la riqueza y la cobertura de este grupo funcional. En BD, las gramíneas colonizadoras pueden desarrollarse plenamente pero en aquellas parcelas en las cuales no se sembró la gramínea sembrada *Bromus inermis*. Este caso es más contundente en AD donde esta misma gramínea sembrada influye negativamente sobre la riqueza de otras especies de gramíneas Sin embargo, estas

gramíneas colonizadoras ante la ausencia de un buen competidor tampoco llegan a persistir como dominantes durante el tiempo, en el tratamiento de siembra BD.

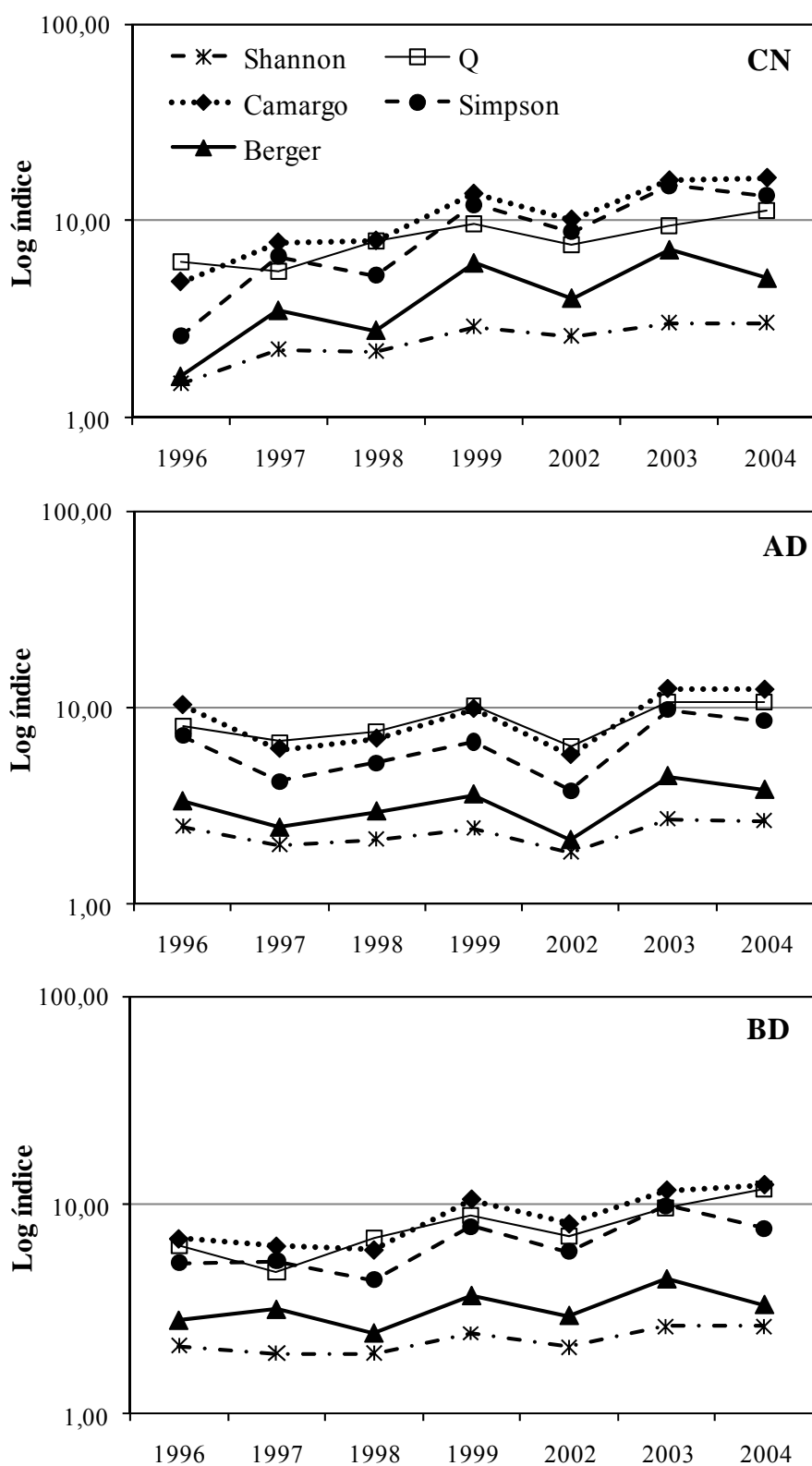
#### 4.3.3. Diversidad de especies

Los efectos debidos a la siembra de semillas en alta y baja diversidad se ocultan cuando se analiza solamente el número de especies o la abundancia por separado. Algo importante del análisis de la heterogeneidad fue la utilización del índice S/N o su recíproco, que integra estos dos parámetros de la diversidad. Por lo tanto, en la descripción de la diversidad de los tratamientos es necesario indagar sobre la potencia de varios índices de diversidad, que permitan dilucidar información sobre cambios en la diversidad entre tratamientos, si estos verdaderamente existen.

En este sentido, se han elegido 5 índices de diversidad diferentes de acuerdo con su alto uso en estudios similares y por su reconocido valor en ecología (Magurran 1988). En la figura 4.34, se muestra el logaritmo de los índices para permitir su comparación en cada uno de los tratamientos por separado. El modelo que exhiben estos índices es similar entre tratamientos, hay dos índices el H' de Shannon y en menor medida el D de Berger- Parker que muestran muy pocos cambios entre los años y son muy constantes, por lo que posiblemente, del análisis de estos índices no se puede extraer mucha información en la comparación entre tratamientos. En cambio, de este reconocimiento inicial parece que el estadístico Q, el D de Simpson y el D de Camargo, posiblemente pueden estar brindando mejores análisis de los datos. Por consiguiente, de esta evaluación descriptiva preliminar, los índices se pueden ordenar de acuerdo con su orden de importancia de la siguiente forma: Shannon < Berger-Parker < Q < Simpson = Camargo.

Todos estos índices, excepto el estadístico Q, detectaron diferencias en la interacción *tratamiento\*año* cuando se analizan en conjunto ambos tratamientos de siembra y la colonización natural (tabla 4.12). Sin embargo, entre ambos tratamientos de siembra, cuando se analizan por separado, no se detectaron diferencias en esta interacción. Esto corrobora el efecto de las especies sembradas, tanto en baja como en alta diversidad, sobre la composición de especies aunque las conclusiones acerca de estas diferencias variarán según el índice empleado (figura 4.35).





**Figura 4.34.** Comparación de varios índices de diversidad utilizados para evaluar el patrón de diversidad de la colonización natural –CN y los tratamientos de manipulación de diversidad en baja –BD y alta diversidad –AD a través del tiempo.

El estadístico Q fue el único índice que no estableció diferencias en la interacción *tratamiento\*año* (tabla 4.12). No es de extrañar, ya que se enfoca únicamente sobre las especies de abundancias intermedias, debido a que ignora el 25% de las especies con la abundancia más baja, es decir, que le da menos peso a estas especies que otros índices que sí tienen en consideración la larga fila de especies con sólo una ocurrencia, que con frecuencia se reflejan en los muestreos. También excluye el 25% de las especies más abundantes que en ciertos aspectos puede ser bueno o malo para alcanzar conclusiones: *bueno* si las especies dominantes son efímeras como acontece con la mayoría de especies colonizadoras, que aparecen en condiciones favorables con grandes abundancias para desaparecer rápidamente al año siguiente; pero *malo* si estas especies pueden indicar algún cambio en la funcionalidad del sistema, como el reemplazo de especies del grupo compuestas-otras por especies del grupo gramíneas. Por lo tanto, el estadístico Q es un índice único para la detección de cambios debido a perturbaciones, pero desafortunadamente no resultó adecuado para valorar las abundancias derivadas de los tratamientos de siembra debido a que no valoró la predominancia de las especies raras y más importante aún de las pocas especies dominantes por *tratamiento\*año*.

**Tabla 4.12.** ANOVA mixtos de tres factores (valores de significancia  $P$ ). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

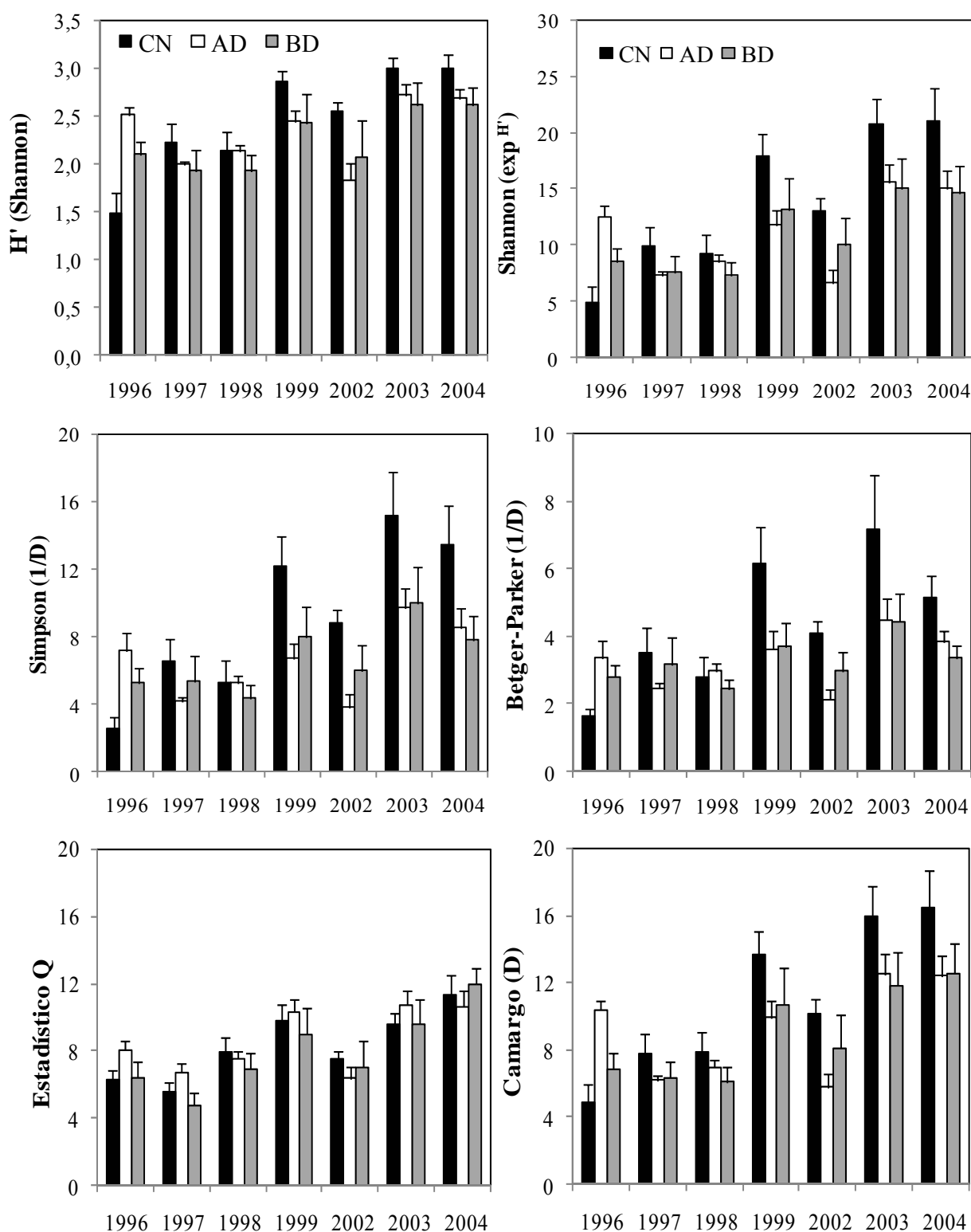
Índice	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD *A
Shannon ( $H'$ )	0,551	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,473	<b>0,000</b>	0,480
Shannon ( $e^{H'}$ )	0,342	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	0,818	<b>0,000</b>	0,196
Estadístico Q	0,793	<b>0,000</b>	0,398	0,432	<b>0,000</b>	0,227
Berger-Parker (1/D)	0,115	<b>0,000</b>	<b>0,037</b>	0,994	<b>0,007</b>	0,631
Simpson (1/D)	0,182	<b>0,000</b>	<b>0,008</b>	0,747	<b>0,001</b>	0,476
Camargo (D)	0,420	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	0,764	<b>0,000</b>	0,101

Los restantes índices, sí encontraron diferencias en la interacción *tratamiento\*año*, pero éstas fueron menos acentuadas, por ejemplo, con el empleo del índice  $H'$  de Shannon (figura 4.35). La significancia de la interacción encontrada se basa sólo en las diferencias entre la colonización natural -CN y el tratamiento de alta diversidad -AD en tres años (1996, 1999 y 2002). Este índice es una medida de la dificultad en pronosticar la identidad de la siguiente especie analizada. De tal forma que la determinación de la especie de un

individuo escogido de una muestra más diversa presenta más incertidumbre (más información), que una muestra menos diversa. Este índice se correlaciona positivamente con la diversidad y la equitatividad, además debido a que le da más peso a las especies raras que a las comunes hace de él un índice más sensible a cambios absolutos en la abundancia de estas especies.

El significado de este índice se hace más comprensible cuando se expresa exponencialmente ( $e^{H'}$ ). En la figura 4.35 se observa como  $H'$  al expresarse de esta forma hace que presente los mismos resultados que los demás índices basados en la dominancia. De hecho Hill (1973) demostró que  $H'$  expresado como  $e^{H'}$ , forma parte de un conjunto de índices basados en la equitatividad/dominancia y que difiere de ellos solamente en el peso que le da a las especies raras con respecto a las dominantes. El valor de  $e^{H'}$  indica el número de especies con igual abundancia que se requieren para obtener el mismo valor de  $H'$ . Con excepción de 1996, este número de especies es mucho mayor en la colonización natural –CN que en ambos tratamientos de siembra. Con el tiempo, las especies sembradas disminuyeron el número de especies colonizadoras que presentan la misma abundancia, por tanto, afectando más a la uniformidad que a la diversidad de especies. Este efecto también se observa con la relación positiva existente entre  $e^{H'}$  y el número de especies del grupo compuestas-otras que aparecen como dominantes ( $R^2= 0,691$ ,  $F_{(1,103)}=230,45$ ,  $P<0,000$ ), este grupo como ya se ha mencionado con anterioridad disminuye en abundancia por efecto de las especies sembradas y por lo tanto se ven subordinadas en la comunidad aunque se mantienen con abundancias bajas.

En general, el mismo comportamiento descrito anteriormente para  $e^{H'}$  (figura 4.35), puede aplicarse para los demás índices que se basan en las especies dominantes de la muestra ( $1/D$  de Simpson y Berger-Parker, y  $D$  de Camargo). En el segundo período del experimento, después de 1999, la siembra alteró negativamente la dominancia de las especies en cada año. Esto es debido a la pérdida de efectividad de la mayoría de especies dominantes, pero también a la supresión de dominancia de las especies colonizadoras por parte de las especies sembradas, que persistieron hasta el final del experimento, tal y como se indica en la tabla 4.9.



**Figura 4.35.** Modelo de la diversidad de la colonización natural –CN y los tratamientos de manipulación de diversidad en baja –BD y alta diversidad –AD a través del tiempo. Se muestran cinco índices de diversidad diferentes.

**Tabla 4.13.** Correlaciones de Pearson entre los índices de diversidad y varias variables que describen el número y la abundancia de las especies en la colonización natural –CN y los tratamientos de baja –BD y alta diversidad –AD. **S:** riqueza de especies, **N:** Abundancia (cobertura), **ED:** Distancias euclidianas. También se muestra la riqueza de especies de los grupos funcionales más importantes. Correlaciones importantes (> 70%) se resaltan en negrita. Todas las correlaciones son significativas ( $P < 0,000$ ) excepto las marcadas con \*.

Índice	S	N	S/N	ED	Compuestas -otras Dominantes	Gramíneas Dominantes	Compuestas -otras promedio	Gramíneas promedio	Compuestas -otras total	Gramíneas total
<b>CN</b>										
Camargo D	<b>0,902</b>	-0,410*	<b>0,758</b>	<b>0,819</b>	<b>0,858</b>	<b>0,815</b>	<b>0,782</b>	0,646	<b>0,863</b>	<b>0,746</b>
Simpson 1/D	<b>0,833</b>	-0,432	<b>0,753</b>	<b>0,816</b>	<b>0,791</b>	<b>0,763</b>	<b>0,758</b>	<b>0,758</b>	<b>0,805</b>	0,689
Berger-Parker 1/D	<b>0,724</b>	-0,368	0,652	<b>0,734</b>	0,625	0,662	0,638	0,508	0,697	0,630
Shannon e <sup>H</sup>	<b>0,896</b>	-0,427*	<b>0,764</b>	<b>0,839</b>	<b>0,848</b>	<b>0,809</b>	<b>0,778</b>	0,634	<b>0,861</b>	<b>0,735</b>
<b>BD</b>										
Camargo D	<b>0,861</b>	-0,310*	0,689	<b>0,888</b>	<b>0,822</b>	0,617	<b>0,824</b>	0,619	<b>0,800</b>	<b>0,780</b>
Simpson 1/D	0,606	-0,286*	0,577	<b>0,815</b>	<b>0,705</b>	0,576	0,655	0,691	0,557	0,589
Berger-Parker 1/D	0,450	-0,235	0,472	<b>0,716</b>	0,557	0,517	0,506	0,685	0,425	0,440
Shannon e <sup>H</sup>	<b>0,794</b>	-0,304*	0,665	<b>0,882</b>	<b>0,802</b>	0,632	<b>0,785</b>	0,666	0,733	<b>0,738</b>
<b>AD</b>										
Camargo D	<b>0,768</b>	-0,082*	0,440	0,610	<b>0,810</b>	0,581	<b>0,873</b>	0,221	<b>0,736</b>	<b>0,712</b>
Simpson 1/D	0,583	-0,115*	0,379	0,625	<b>0,749</b>	0,540	<b>0,819</b>	0,162	0,591	0,521
Berger-Parker 1/D	0,513	-0,048*	0,261*	0,539	0,638	0,472	<b>0,709</b>	0,120	0,505	0,420
Shannon e <sup>H</sup>	<b>0,714</b>	-0,085*	0,415	0,624	<b>0,815</b>	0,556	<b>0,860</b>	0,204	0,694	0,655

Los índices de diversidad presentan una relación positiva con la riqueza en cada uno de los tratamientos, esta relación es mayor en CN y BD, pero disminuye levemente en AD. Los índices 1/D son los que responden en menor porcentaje ante la riqueza en ambos tratamientos de siembra, debido a la mayor influencia de la dominancia, especialmente de las especies del grupo funcional compuestas-otras. A pesar de esto, los índices están en función de la riqueza y caracterizan de mejor forma la diversidad que el número de especies (Camargo 1993, Leps 2004a). El efecto de las especies dominantes sobre el valor del índice, por tanto, es importante y se aprecia mejor cuando se considera la proporción S/N, que compara la contribución de cada especie sobre la abundancia total en cada *tratamiento\*año*. Todos los índices analizados tienen una respuesta lineal al cambio en esta proporción en condiciones naturales (CN), pero disminuye en los tratamientos de siembra debido también al efecto de las especies sembradas dominantes en estos tratamientos.

Debido a que la diversidad de especies es una función del número de especies presentes y la equitatividad de la abundancia de especies, se entiende el comportamiento independiente de la riqueza que asumen los distintos índices. Por ejemplo, el D de Camargo y  $e^H$  de Shannon aún mantienen alta correlación con S/N en BD (tabla 4.13), ya que son menos dependientes de la dominancia que los índices 1/D (Simpson y Berger-Parker). Por tanto, D y  $e^H$  discriminan bien las diferencias entre tratamientos debido a su alta sensibilidad a la proporción S/N y establecen un claro efecto de la dominancia de las especies sembradas ya que, diferencian significativamente el tratamiento de siembra en AD con las condiciones naturales en CN. Asimismo, los índices 1/D que le dan más peso a las especies dominantes son malos descriptores de la diversidad en ambos tratamientos de siembra, ya que son menos efectivos en predecir los cambios en la riqueza en ambos tratamientos. A manera de resumen, ambos índices 1/D (Simpson y Berger-Parker) no son independientes de la dominancia de las especies sembradas, mientras que Shannon  $e^H$  y Camargo D están en un punto intermedio entre la riqueza y dominancia, por lo que conllevan mayor información.

Los cambios de dominancia entre los grupos funcionales no son fácilmente detectables por cualquier índice de diversidad y especialmente aquella del grupo de las gramíneas. Aunque la riqueza sea similar entre CN y los tratamientos de siembra AD y BD, el índice

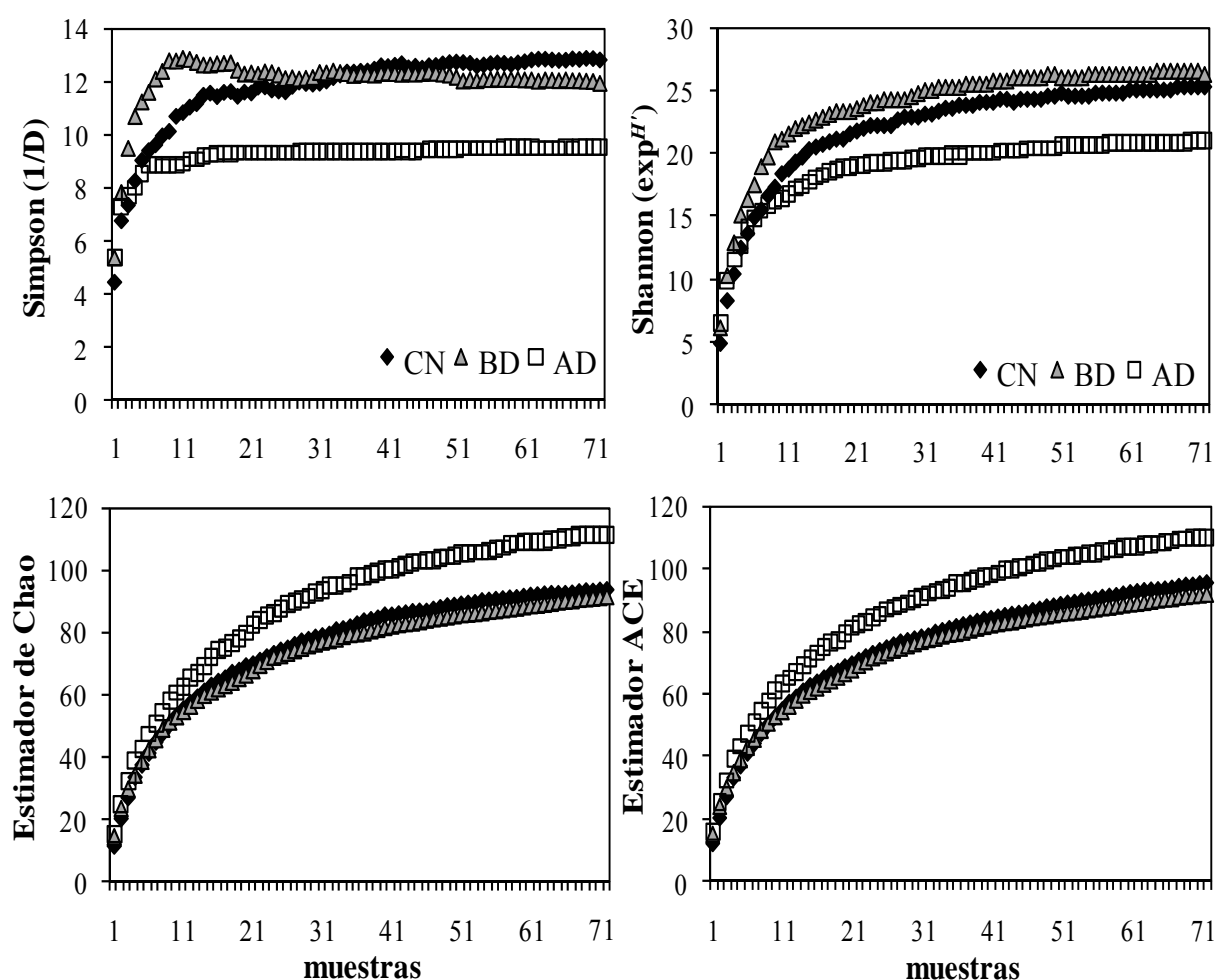
1/D indica que la distribución de la abundancia entre las especies es menos uniforme en CN (altos valores del índice) en determinados años. En otras palabras, las especies colonizadoras en condiciones naturales –CN tienen mayor éxito en ser dominantes dentro de la comunidad, determinado por un incremento del índice. Mientras tanto, el incremento del índice, pero menos acentuado en los tratamientos de siembra (BD y AD), significa la existencia de un efecto sobre la dominancia de las especies colonizadoras, especialmente sobre las especies del grupo compuestas-otras.

Las gramíneas sembradas, especialmente *Bromus inermis*, excluyeron por competición otras gramíneas colonizadoras desde las fases iniciales del experimento, mientras que funcionalmente permitieron el desarrollo, hasta cierto límite de espacio, de las colonizadoras del grupo compuestas-otras. Las gramíneas colonizadoras, por el contrario, tuvieron un mayor espectro de expresión tanto en CN como BD (donde no fue sembrada *B. inermis*), que ocasionó un mayor valor del índice de diversidad. Esto último se confirma en el año 2002, cuando disminuye considerablemente la riqueza, permitiendo que el valor del índice aumentara significativamente en BD con respecto a AD, debido al incremento de la dominancia de ciertas especies de gramíneas como *Hordeum murinum* (ver tabla 4.9).

La figura 4.36 resume las diferencias encontradas en la diversidad entre los tratamientos y clarifica los efectos de la siembra de especies sobre la uniformidad de la comunidad establecida en AD y, en menor medida, en BD. En términos generales, BD se comportó similarmente a CN debido a la falta de efectividad de tres de las cinco mezclas de especies utilizadas en el experimento. Las curvas de acumulación de los índices de Simpson (1/D) y Shannon ( $e^H$ ) se obtuvieron mediante la aleatorización (100 veces) de las muestras obtenidas durante los siete años de experimentación. Estas curvas son fácilmente calculables utilizando el programa EstimateS (versión 5; R.K. Colwell, Universidad de Connecticut [<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>]).

Al mismo tiempo, se procedió a calcular los estimadores no paramétricos de Chao 1 y ACE, propuestos por (Colwell 2004). Estos estimadores se utilizan para contrastar el número de especies esperado y el observado en una muestra mediante la frecuencia de ocurrencia de las especies más raras dentro de una muestra. Chao 1 utiliza las especies presentes con una o dos ocurrencias en una muestra mientras que ACE utiliza las especies con abundancias entre 1 y 10 ocurrencias. Para las muestras de los tres tratamientos en

cuestión, ambos estimadores produjeron similares resultados, por lo que la importancia de la gráfica se basa en la interpretación de la abundancia de las especies subordinadas dentro de cada tratamiento. En otras palabras, confirma la mayor uniformidad alcanzada en el tratamiento AD, debido al efecto de siembra, que en lugar de actuar sobre la eliminación de especies colonizadoras, permite que un mayor número de especies colonizadoras se expresen en la comunidad, con lo cual aumenta el valor de estos estimadores no paramétricos; mientras que nuevamente no se aprecia ningún cambio apreciable entre CN y BD debido a la existencia de especies dominantes entre las especies colonizadoras en ambos tratamientos.



**Figura 4.36.** Efecto del número de muestras tomadas durante el tiempo sobre los valores de los índices del índice de diversidad de Simpson ( $1/D$ ), Shannon ( $\exp^{H'}$ ) y los estimadores no paramétricos de Chao 1 y ACE. Los valores del número de especies y su abundancia para determinar los índices para diferentes tamaños de muestra, se obtuvieron aleatorizando 100 veces el orden de las muestras mediante el programa EstimateS.



#### 4.3.4. Equitatividad y dominancia de especies

En rasgos generales, la equitatividad puede entenderse como la distribución de las especies dominantes en una comunidad. Si la dominancia de una o varias especies aumenta, entonces la equitatividad disminuye y, como consecuencia, las relaciones entre la riqueza de especies y la variabilidad de la comunidad se vuelve más difusa. Con el tiempo, las especies hacen contribuciones desiguales a las propiedades de agregación de una comunidad, por lo que un incremento de la riqueza deja de tener efecto sobre la variabilidad temporal (Cottingham *et al.* 2001).

**Tabla 4.14.** Valores de la riqueza de especies (S) y, el índice de diversidad ( $\exp^H$ ) y equitatividad de Shannon ( $\exp^H/S$ ) para la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD en cada uno de los años muestreados.

Año	CN			AD			BD		
	$\exp^H$	S	$\exp^H/S$	$\exp^H$	S	$\exp^H/S$	$\exp^H$	S	$\exp^H/S$
1996	4,92	21,4	0,22	12,55	31,4	0,40	8,49	23,8	0,35
1997	9,93	26,6	0,36	7,35	26,8	0,28	7,56	22,2	0,35
1998	9,20	31,2	0,29	8,56	28,8	0,30	7,28	26,6	0,28
1999	17,92	41,6	0,43	11,81	40,0	0,29	13,11	36,2	0,35
2002	13,06	27,8	0,47	6,67	23,6	0,28	9,99	26,2	0,35
2003	20,71	37,2	0,55	15,59	32,8	0,47	15,02	32,0	0,45
2004	21,03	43,0	0,48	15,05	40,2	0,38	14,66	41,0	0,35
media	13,82	32,69	0,40	11,08	31,94	0,34	10,87	29,71	0,35

Los mismos índices utilizados para describir la diversidad de una comunidad sirven para conocer la equitatividad que simplemente es el comportamiento relativo de la dominancia de las especies (figura 4.37). En primer lugar, el índice de equitatividad de Shannon (E) se deriva de  $H'$  ( $H'/\ln S$ ), por lo que el significado de su valor tampoco resulta claro. La equitatividad de Shannon muestra la proporción de  $H'$  hasta el valor máximo posible que teóricamente pueda ser obtenido con el número de especies observado. Este valor máximo de  $H'$  ocurre cuando todas las especies tienen semejantes abundancias e igualan el  $\ln(S)$ . Igual que  $H'$ , Shannon (E) es también más sensible a los cambios en la equitatividad de las especies raras: un incremento en la abundancia de una especie rara determina que E sea mayor, en contraste que si existiera una reducción equivalente en la abundancia de una especie dominante. De igual forma que  $e^H$  se prefiere a  $H'$ , la expresión más entendible de E es  $e^H/S$ , que se entiende como la proporción del índice de Shannon (expresado en términos del número equivalente de especies con igual abundancia) sobre el

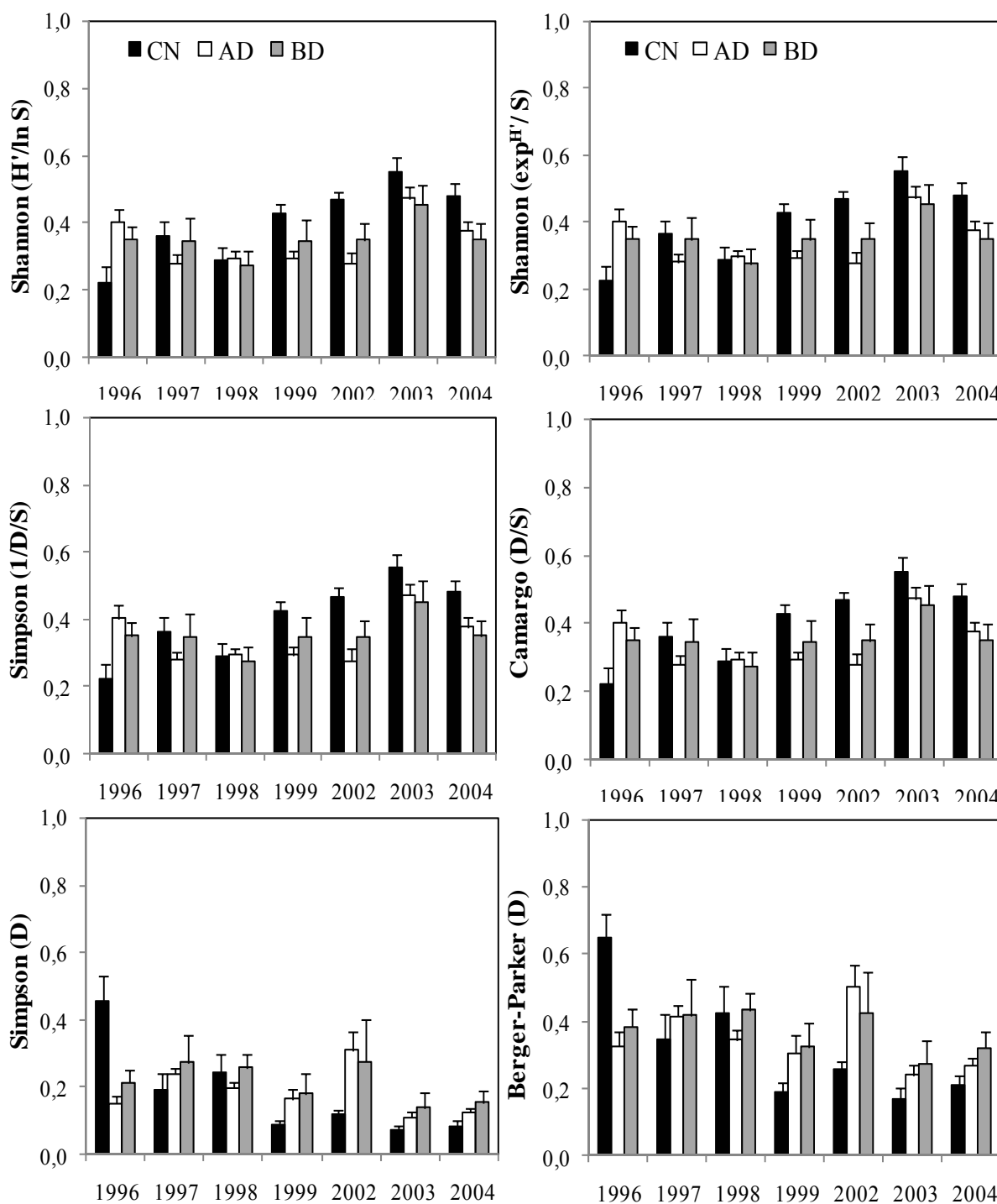
número de especies observado (S). El promedio anual del tratamiento de CN (tabla 4.14) será  $13,82/32,69 \approx 0,40$ , estas 32,69 especies observadas tienen abundancias desiguales, pero sólo el 40% de ellas tienen un valor equivalente de especies con igual abundancia. De la misma forma, se obtiene que un porcentaje menor se presenta para los dos tratamientos de siembra: el 34% (11,08/31,94) en AD y el 35% (10,87/29,71) en BD.

El índice de equitatividad de Camargo, que es la diversidad dividida por la riqueza (D/S), alcanza un valor máximo de 1 y otro mínimo que tiende hacia  $1/S$ . El valor de este índice siempre disminuye a la vez que lo hacen las especies raras y menos abundantes, pero sí la abundancia de las especies dominantes no se reduce significativamente (Camargo 1993). Si el número de especies que compiten en una comunidad (S) se mantiene constante, la uniformidad de la abundancia entre ellas no se altera y la equitatividad, que es un grado de la abundancia de especies abundantes, será máxima (mayor número de especies abundantes). Por lo tanto, la probabilidad de que una especie desaparezca (por interacción competitiva) será mayor a medida que el índice se haga menor. De esta forma, el principio de exclusión competitiva de Hardin (1960) actúa sobre la pérdida de diversidad, de tal forma que la diversidad disminuye con el tiempo y se mueve hacia un nivel donde alcanza los valores mínimos y más uniformes (riqueza = Equitatividad = Diversidad).

El índice D de Simpson y Berger-Parker dan mayor peso a las especies dominantes, por lo que su resultado es fácilmente entendible: D es simplemente la abundancia relativa de la especie más abundante. La ventaja de D es que el valor converge relativamente rápido hacia el punto de alcanzar sus verdaderos valores cuando el número de especies se incrementa. Sin embargo, estos índices están muy influenciados por la riqueza de especies, motivo por el cual, para hacer estas medidas matemáticamente independientes de la riqueza, la equitatividad de Simpson, por ejemplo, también puede expresarse como  $1/D/S$  (Smith & Wilson 1996).

La lectura de los diferentes índices utilizados para caracterizar la equitatividad en cada tratamiento en cuestión (figura 4.37) depende de si el índice es dividido por la riqueza o no. En la tabla 4.15, se aprecia como los índices D (Simpson y Berger-Parker) se correlacionan negativamente con los restantes índices que sí son divididos por la riqueza. Por lo tanto, a medida que aumenta D (aumenta la dominancia), la equitatividad

disminuye, en cambio, a medida que los índices divididos sobre la riqueza aumentan, del mismo modo aumenta la equitatividad.



**Figura 4.37.** Modelo de equitatividad de la colonización natural –CN y los tratamientos de manipulación de diversidad en baja –BD y alta diversidad –AD a través del tiempo. Se muestran los mismos índices de diversidad discutidos anteriormente pero expresados como el recíproco (Simpson y Berger-Parker) o divididos por la riqueza (Shannon y Camargo).

**Tabla 4.15.** Correlaciones de Pearson entre los índices de equitatividad en la colonización natural – CN y los tratamientos de baja –BD y alta diversidad –AD. Además, se correlacionan con diferentes variables: **S**: riqueza de especies, **N**: Abundancia, **ED**: Distancias euclidianas. Correlaciones importantes (> 70%) se resaltan en negrita. Todas las correlaciones son significativas ( $P < 0,000$ ).

Índice	Shannon (H'/ln(S))	Shannon (exp <sup>H'</sup> /ln(S))	Simpson (1/D/S)	Simpson D	Berger-Parker D	Camargo D/S
<b>CN</b>						
Shannon (H'/ln(S))		0,461	0,398	-0,390	-0,305	0,450
Shannon (exp <sup>H'</sup> /ln(S))			<b>0,965</b>	<b>-0,881</b>	<b>-0,896</b>	<b>0,981</b>
Simpson (1/D/S)				<b>-0,815</b>	<b>-0,871</b>	<b>0,933</b>
Simpson D					<b>0,977</b>	<b>-0,805</b>
Berger-Parker D						<b>-0,816</b>
Camargo D/S						
S (parcela)	-0,292	0,657	0,623	<b>-0,734</b>	<b>-0,778</b>	0,622
S (subparcela)	0,022	<b>0,845</b>	<b>0,819</b>	<b>-0,763</b>	<b>-0,815</b>	<b>0,836</b>
N	-0,697	-0,689	-0,636	0,558	0,530	<b>-0,701</b>
SN	0,376	<b>0,859</b>	<b>0,819</b>	<b>-0,740</b>	<b>-0,747</b>	<b>0,859</b>
ED	0,365	<b>0,886</b>	<b>0,839</b>	<b>-0,905</b>	<b>-0,895</b>	<b>0,841</b>
<b>BD</b>						
Shannon (H'/ln(S))		0,587	<b>0,712</b>	-0,393	-0,460	0,502
Shannon (exp <sup>H'</sup> /ln(S))			<b>0,939</b>	<b>-0,829</b>	<b>-0,895</b>	<b>0,981</b>
Simpson (1/D/S)				<b>-0,700</b>	<b>-0,820</b>	<b>0,878</b>
Simpson D					<b>0,971</b>	<b>-0,821</b>
Berger-Parker D						<b>-0,861</b>
Camargo D/S						
S (parcela)	-0,432	0,356	0,110	-0,623	-0,541	0,444
S (subparcela)	0,038	<b>0,732</b>	0,508	<b>-0,814</b>	<b>-0,758</b>	<b>0,792</b>
N	0,118	-0,236	-0,158	0,047	0,087	-0,277
SN	-0,190	0,445	0,263	-0,451	-0,441	0,510
ED	-0,020	0,694	0,498	<b>-0,722</b>	<b>-0,704</b>	<b>0,755</b>
<b>AD</b>						
Shannon (H'/ln(S))		0,587	0,645	-0,185	-0,207	0,537
Shannon exp <sup>H'</sup> /ln(S))			<b>0,962</b>	<b>-0,795</b>	<b>-0,773</b>	<b>0,985</b>
Simpson (1/D/S)				<b>-0,745</b>	<b>-0,784</b>	<b>0,915</b>
Simpson D					<b>0,962</b>	<b>-0,752</b>
Berger-Parker D						<b>-0,712</b>
Camargo D/S						
S (parcela)	-0,637	0,214	0,111	-0,596	-0,550	0,240
S (subparcela)	0,044	0,629	0,513	-0,689	-0,598	0,665
N	-0,190	-0,177	-0,177	-0,140	-0,114	-0,212
SN	-0,065	0,308	0,245	-0,146	-0,137	0,366
ED	0,098	0,539	0,504	-0,472	-0,485	0,540

Lo anterior es fácilmente entendible si se tiene en cuenta que la diversidad ( $d$ ) es una función del número de especies presentes y la equitatividad de la abundancia entre estas especies (Camargo 1995), en otras palabras,  $d$  es el producto entre la riqueza ( $S$ ) y la equitatividad ( $E$ ). Si todas las especies tienen la misma abundancia ( $p_i=1/S$ ), la equitatividad entonces es 1, y  $d$  por tanto incrementará su valor monotónicamente en función sólo de la riqueza. Por el contrario, si hay especies dominantes que hacen que la distribución de la abundancia sea menos uniforme entre las especies, el valor de  $d$  será menor y por estar directamente correlacionada con la equitatividad, disminuirá en el mismo sentido hasta un valor que iguale  $1/S$ . En contraste,  $D$  de Simpson y Berger-Parker es una medida de la dominancia en la comunidad, a mayor valor de  $D$  habrá mayor dominancia y consecuentemente menor equitatividad en la muestra.

Los índices de equitatividad siguieron el mismo comportamiento que sus similares de diversidad cuando se correlacionaron con la heterogeneidad de la vegetación ( $ED$ ).  $ED$  siguió el mismo modelo de incremento significativo, entre CN y AD solamente (figura 4.32), que la equitatividad analizada por los índices divididos por la riqueza. Haciendo la salvedad que en el año 1998 la equitatividad fue en promedio similar entre CN y AD. Anteriormente se había afirmado que no existía ningún efecto de siembra sobre la heterogeneidad de la vegetación debido a que el modelo de ANOVA utilizado no fue capaz de detectar diferencias significativas en la interacción *tratamiento\*año* (tabla 4.10). Pero un análisis más minucioso de las diferencias entre CN y AD, gracias a las correlaciones positivas entre  $ED$  y los índices de diversidad (tabla 4.13) y equitatividad (tabla 4.15) permiten establecer que  $ED$  está en función de la equitatividad en condiciones naturales, o en otras palabras, la comunidad tiende a homogeneizarse en las fases finales del experimento debido a la pérdida paulatina de la dominancia en la comunidad.

Cambios similares descritos en el párrafo anterior ocurren en los tratamientos de siembra, BD y AD, pero en este último el efecto de siembra ocasiona un cambio en la funcionalidad del ecosistema que altera profundamente las relaciones de dominancia entre las especies, lo cual no permite una correlación alta con la heterogeneidad. Esto a su vez, confirma el hecho que la gramínea *Bromus inermis*, principalmente, está limitando la dominancia de otras gramíneas colonizadoras a favor del incremento de la dominancia relativa de especies del grupo compuestas-otras. Esta situación parece ser la causante de la

falta de correlación entre la equitatividad y la heterogeneidad en el tratamiento de siembra AD. En la tabla 4.15 también se aprecia que tampoco existen correlaciones altas entre la riqueza (S) o la proporción (S/N), y los índices de equitatividad, esta vez en ambos tratamientos de siembra. Tal y como se había explicado en la tabla 4.14, la disminución en aproximadamente un 5% de las especies con igual abundancia en BD y AD, con respecto a condiciones naturales en CN, está ocasionando estas bajas correlaciones. Síntoma de un cambio de funcionalidad entre los grupos funcionales debido a la siembra.

Ninguno de los índices analizados (figura 4.37) presentó diferencias en la interacción *tratamiento\*año* cuando sólo se comparan los tratamientos de siembra (tabla 4.16), pero entre estos y la colonización natural –CN sí se detectaron diferencias significativas en todos los índices evaluados excepto  $H'/\ln(S)$  (ver explicación más arriba). El análisis de los tres índices divididos por la riqueza (S) muestra que la equitatividad es menor en AD que CN en la mayoría de los años, exceptuando el año inicial (establecimiento de las comunidades) y 1998 (aumento de la productividad independiente de la riqueza). Los tres índices por igual detectan las mismas diferencias, siendo más riguroso el índice de equitatividad D de Simpson que resalta mejor las diferencias del año 2003.

**Tabla 4.16.** ANOVA mixtos de tres factores (valores de significancia *P*). Se muestra el efecto debido al tratamiento (Tr o AD-BD), año (A) y la interacción entre ellos. No se muestra el efecto aleatorio debido al bloque. Los valores significativos de  $P < 0,05$  se muestran en negrita.

Índice	Tr	A	Tr*A	AD-BD	A	AD-BD *A
Shannon ( $H'/\ln(S)$ )	0,234	<b>0,000</b>	0,100	0,230	<b>0,012</b>	0,489
Shannon $\exp^{H'}/\ln(S)$	0,293	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	0,556	<b>0,008</b>	0,490
Simpson ( $1/D/S$ )	0,111	<b>0,001</b>	<b>0,005</b>	0,176	<b>0,057</b>	0,564
Camargo D/S	0,349	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	0,642	<b>0,002</b>	0,262
Simpson D	0,717	<b>0,004</b>	<b>0,000</b>	0,335	<b>0,019</b>	0,960
Berger-Parker D	0,609	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	0,324	<b>0,030</b>	0,834

Por otro lado, ambos índices D detectaron diferencias significativas en la dominancia de CN con respecto a los tratamientos de siembra, esta dominancia fue significativamente menor en CN durante 1999 y 2002, pero el índice no fue lo suficientemente riguroso para detectar cambios en los dos últimos años aunque la tendencia se mantuvo. En 1996 la dominancia fue mucho mayor en CN y durante los siguientes dos años se igualó en los tres tratamientos. A partir del año 1999, la dominancia en CN comenzó a disminuir significativamente y al mismo tiempo empezó a aumentar en los tratamientos de siembra.

**Tabla 4.17.** Correlaciones de Pearson entre los índices de diversidad y varias variables que describen el número y la abundancia de las especies en la colonización natural –CN y los tratamientos de baja –BD y alta diversidad –AD. Correlaciones importantes (> 70%) se resaltan en negrita. Todas las correlaciones son significativas ( $P < 0,000$ ).

Variable	Shannon (H'/ln(S))	Shannon (exp <sup>H'</sup> /ln(S))	Simpson (1/D/S)	Simpson D	Berger - Parker D	Camargo D/S
<b>CN</b>						
Compuestas-otras x parcela	-0,158	<b>0,709</b>	0,668	<b>-0,761</b>	<b>-0,801</b>	0,677
Compuestas-otras x subparcela	0,087	<b>0,758</b>	<b>0,733</b>	-0,628	-0,665	<b>0,766</b>
Especies dominantes x parcela	0,019	<b>0,806</b>	<b>0,740</b>	<b>-0,783</b>	<b>-0,784</b>	<b>0,800</b>
Compuestas-otras dominantes x parcela	0,045	<b>0,759</b>	0,693	<b>-0,708</b>	<b>-0,703</b>	<b>0,762</b>
Gramíneas dominantes x parcela	0,012	<b>0,713</b>	0,667	<b>-0,709</b>	<b>-0,726</b>	<b>0,701</b>
Biomasa Compuestas-otras x subparcela	-0,279	<b>-0,775</b>	<b>-0,708</b>	<b>0,770</b>	<b>0,767</b>	<b>-0,761</b>
Cobertura Gramíneas sembradas	0,082	0,122	0,079	-0,092	-0,046	0,118
Cobertura especies perennes	-0,462	-0,468	-0,445	0,590	0,533	-0,406
Cobertura especies anuales	0,459	0,463	0,442	-0,585	-0,528	0,401
<b>BD</b>						
Compuestas-otras x parcela	-0,431	0,323	0,081	-0,564	-0,483	0,417
Compuestas-otras x subparcela	-0,109	0,546	0,314	-0,674	-0,592	0,631
Especies dominantes x parcela	0,020	0,697	0,500	<b>-0,703</b>	-0,676	<b>0,750</b>
Compuestas-otras dominantes x parcela	-0,020	0,607	0,413	-0,596	-0,554	0,684
Gramíneas dominantes x parcela	0,003	0,495	0,362	-0,567	-0,572	0,498
Biomasa Compuestas-otras x subparcela	0,321	-0,133	-0,041	0,118	0,154	-0,161
Cobertura Gramíneas sembradas	-0,140	-0,508	-0,396	0,604	0,578	-0,530
Cobertura especies perennes	-0,185	<b>-0,694</b>	-0,526	<b>0,753</b>	<b>0,716</b>	<b>-0,735</b>
Cobertura especies anuales	0,203	<b>0,702</b>	0,535	<b>-0,759</b>	<b>-0,723</b>	<b>0,743</b>
<b>AD</b>						
Compuestas-otras x parcela	-0,504	0,267	0,177	-0,517	-0,502	0,297
Compuestas-otras x subparcela	0,038	<b>0,733</b>	0,634	<b>-0,709</b>	-0,670	<b>0,778</b>
Especies dominantes x parcela	0,002	0,655	0,557	<b>-0,746</b>	<b>-0,716</b>	<b>0,668</b>
Compuestas-otras dominantes x parcela	-0,109	0,567	0,478	<b>-0,748</b>	<b>-0,718</b>	0,554
Gramíneas dominantes x parcela	-0,066	0,428	0,390	-0,297	-0,301	0,478
Biomasa Compuestas-otras x subparcela	-0,136	-0,173	-0,167	-0,062	-0,061	-0,202
Cobertura Gramíneas sembradas	-0,193	-0,590	-0,519	<b>0,740</b>	0,641	-0,558
Cobertura especies perennes	-0,238	<b>-0,714</b>	-0,581	0,544	0,452	<b>-0,774</b>
Cobertura especies anuales	0,240	<b>0,713</b>	0,579	-0,543	-0,448	<b>0,774</b>

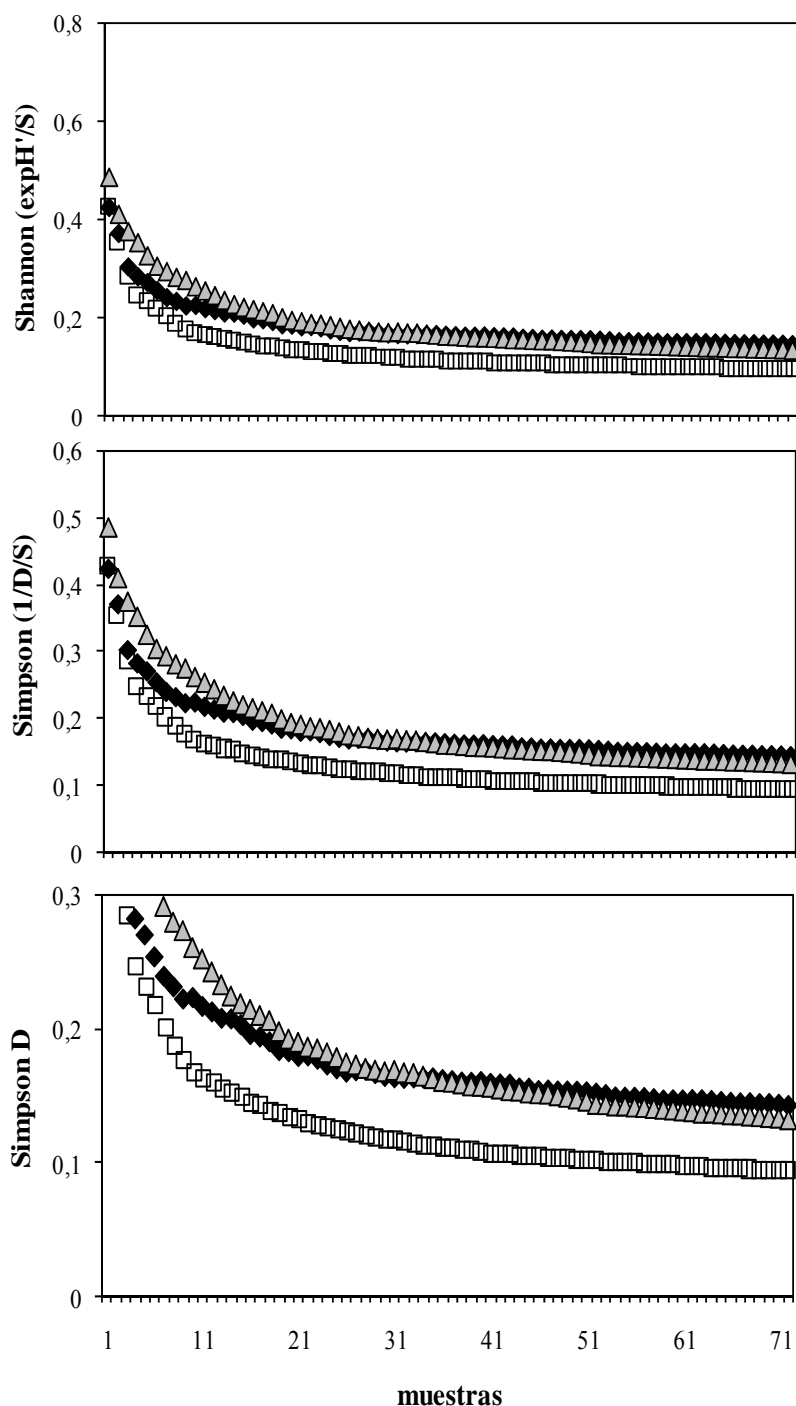
En la explicación de estos cambios temporales de la dominancia entre tratamientos es necesario especificar las diferencias de los grupos funcionales, ya que como ha sido explicado existe un efecto importante de la siembra sobre la funcionalidad del ecosistema. En primer lugar, el número de especies del grupo compuestas-otras está correlacionado positivamente con la dominancia en condiciones naturales y de siembra, pero como se ha venido detallando, el número de especies del grupo de gramíneas sigue correlacionado con la dominancia en condiciones naturales, pero son relegadas plenamente por la siembra de las gramíneas sembradas (ver correlación cobertura gramíneas sembradas en AD, tabla 4.17). Otro hallazgo muy importante es la correlación de la biomasa del grupo compuestas-otras con los diversos índices, que en general aumenta con la dominancia pero disminuye con la equitatividad. Es decir que la biomasa de este grupo aumenta gracias a la dominancia de un determinado número de especies compuestas-otras, pero igualmente se encuentra una relación negativa entre la biomasa de este grupo funcional y la diversidad que refuerza la relación negativa descrita en el apartado anterior entre la productividad del sistema y la riqueza de especies.

Por último, también en la tabla 4.17, se observa que en los tratamientos de siembra es posible encontrar correlaciones negativas entre la equitatividad y la cobertura alcanzada por todas las especies perennes que en su mayoría se corresponden con las especies sembradas. Al mismo tiempo, la cobertura de la especies anuales sigue el modelo temporal de la equitatividad, que hasta cierto grado es dependiente de las especies sembradas, ya que la plasticidad de las especies anuales o colonizadoras es más amplia en condiciones naturales, debido a la ausencia de un competidor fuerte, equivalente a la especie sembrada más efectiva (*Bromus inermis*).

De igual forma que en el capítulo de diversidad, a modo de resumen, se presenta la figura 4.38 que corresponde a las muestras aleatorizadas 100 veces para buscar la estabilización del índice a través del tamaño de muestra. La dominancia se estabilizó en los tres tratamientos desde las fases iniciales del experimento pero la equitatividad no logró por completo el equilibrio. Por otro lado, se alcanzan los mismos resultados de la figura 4.37, en cuanto que la colonización natural alcanzó mayor equitatividad debido a que no existió a lo largo del tiempo una especie competidora fuerte que aumentará la dominancia, a diferencia del tratamiento de siembra en alta diversidad –AD. Consecuentemente, el



efecto de la siembra sobre la equitatividad queda demostrado por el aumento de la dominancia de la comunidad, debido a la efectividad durante el tiempo de determinadas especies sembradas, entre las que destaca principalmente la gramínea *Bromus inermis*.



**Figura 4.38.** Efecto del número de muestras tomadas durante el tiempo sobre los valores de los índices de equitatividad de Shannon ( $\exp^{H'}/S$ ) y Simpson (D). Los valores del número de especies y su abundancia para determinar los índices para diferentes tamaños de muestra se obtuvieron aleatorizando 100 veces el orden de las muestras mediante el programa EstimateS.

### 4.3.5. Estabilidad Temporal

Este tipo de análisis se enfoca en la diversidad de especies y la abundancia total de la comunidad, esta última medida se utiliza para calcular la estabilidad temporal (ET) y el cambio temporal (CV) de la comunidad, que posteriormente es comparada entre la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra. Varias propiedades de la comunidad, como la biomasa o la cobertura, han sido utilizadas para calcular los efectos de la diversidad sobre ET, la mayoría de estudios utilizan la biomasa para medir la relación entre la diversidad y la productividad (Cottingham *et al.* 2001, Van Ruijven & Berendse 2007), pero otros se enfocan en la cobertura (Valone & Hoffman 2003, Vogt *et al.* 2006) por ser una propiedad fuertemente relacionada con la abundancia de la comunidad.

La riqueza media de la comunidad, la estabilidad temporal y el Coeficiente de Variabilidad (CV) de la abundancia de la comunidad variaron independientemente de la manipulación experimental de la siembra en las 15 parcelas de 10-m<sup>2</sup> (3 tratamientos x 5 bloques) examinadas (tabla 4.18). Estos resultados concuerdan con los efectos nulos de la siembra sobre la diversidad que se han venido encontrando a lo largo del escrito. De igual forma, se obtiene que entre los tres tratamientos, la estabilidad temporal y la variación temporal de la abundancia entre las tres comunidades establecidas fueron significativamente similares. Sin embargo, la comunidad en AD, aunque no fue significativamente diferente de las dos restantes, sí presentó las menores fluctuaciones en ET y CV respectivamente, entre las especies constituyentes durante todos los años de experimentación (tabla 4.19).

**Tabla 4.18.** Resultados de un ANOVA simple que compara el efecto de la siembra en baja BD y alta diversidad –AD sobre la riqueza de especies, la estabilidad temporal y el coeficiente de variación de la abundancia de la comunidad (CV).

Variable	F <sub>2,12</sub>	P
Riqueza media	0,53	0,60
Estabilidad Temporal (ET)	2,62	0,11
CV	2,50	0,12

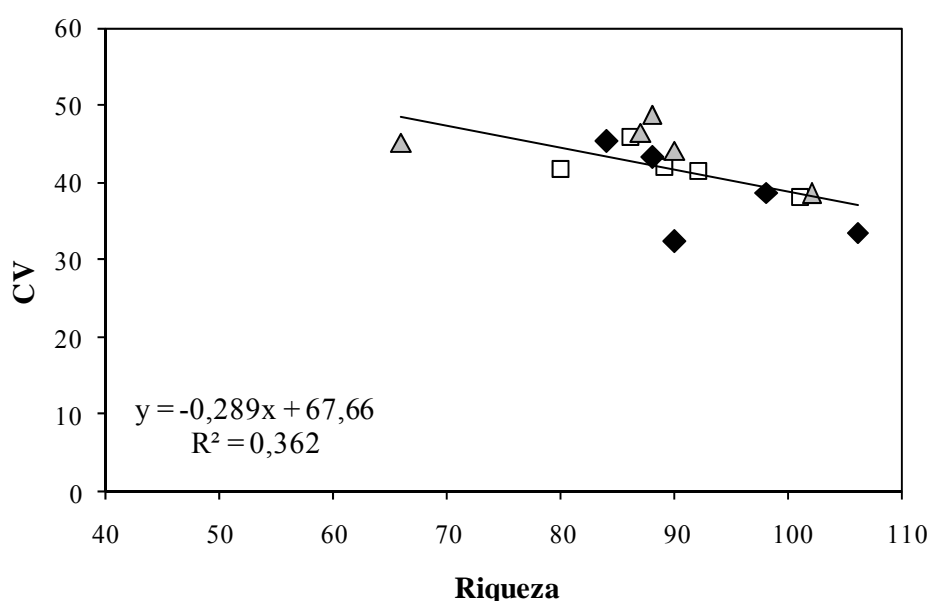
#### *Modelo de diversidad-estabilidad*

Considerando la variabilidad temporal de cada tratamiento en cada uno de los cinco bloques, el CV de la abundancia de la comunidad disminuye significativamente con la

riqueza ( $r = -0,60$ ) presente en cada parcela (figura 4.39). Asimismo, la estabilidad temporal (ET) se incrementa significativamente con el aumento de la diversidad (figura 4.40) y también lo hace de forma significativa ( $r = 0,58$ ). Estos resultados concuerdan con lo que generalmente la teoría predice, un efecto de estabilización de la riqueza sobre el cambio temporal en la abundancia total de la comunidad (menor valor CV indica mayor estabilidad).

**Tabla 4.19.** Media, error estándar y rango de la riqueza de especies, estabilidad temporal (ET) y coeficiente de variación de la abundancia de la comunidades (CV) en la colonización natural –CN y en los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD.

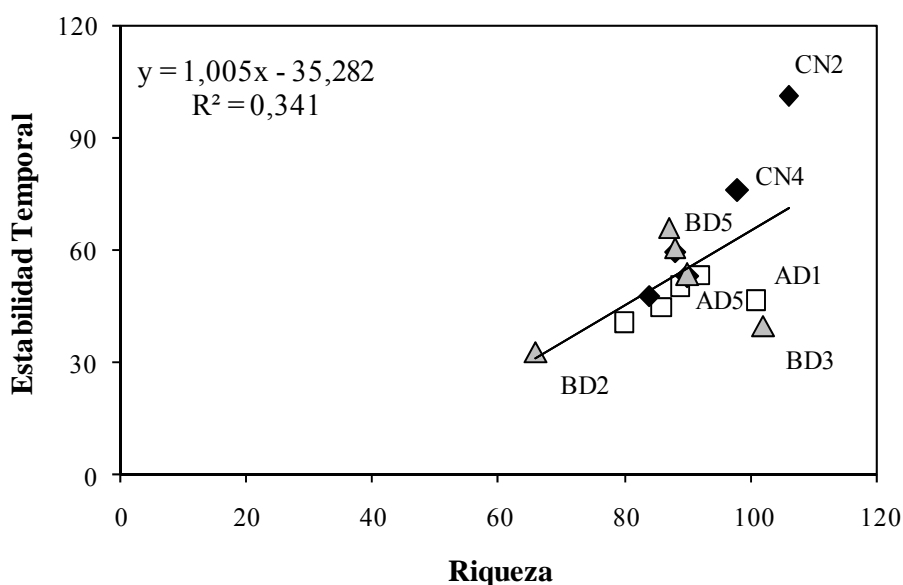
Variable	CN		BD		AD	
	Media (ES)	Rango (longitud)	Media (ES)	Rango (longitud)	Media (ES)	Rango (longitud)
Riqueza	93,2 (3,9)	84,0-106,0 (22,0)	86,6 (5,8)	66,0-102,0 (36,0)	89,6 (3,5)	80,0-101,0 (21,0)
Estabilidad temporal (ET)	67,5 (9,7)	47,5-101,1 (53,6)	50,5 (6,3)	32,8-66,1 (33,3)	46,9 (2,2)	40,5-53,1 (12,6)
CV	38,6 (2,6)	32,3-45,7 (12,9)	44,6 (1,7)	38,5-48,7 (10,2)	41,8 (1,2)	38,2-45,8 (7,6)



**Figura 4.39.** Regresión lineal entre el coeficiente de variación de la abundancia de la comunidad (CV) y la riqueza de la comunidad para cada parcela de 10-m<sup>2</sup> de la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Se etiquetan las parcelas del bloque 2 que tuvieron los mejores rendimientos en abundancia de las especies sembradas. ( $R^2=0,362$ ,  $F_{(1,13)}=7,37$ ,  $P=0,018$ )

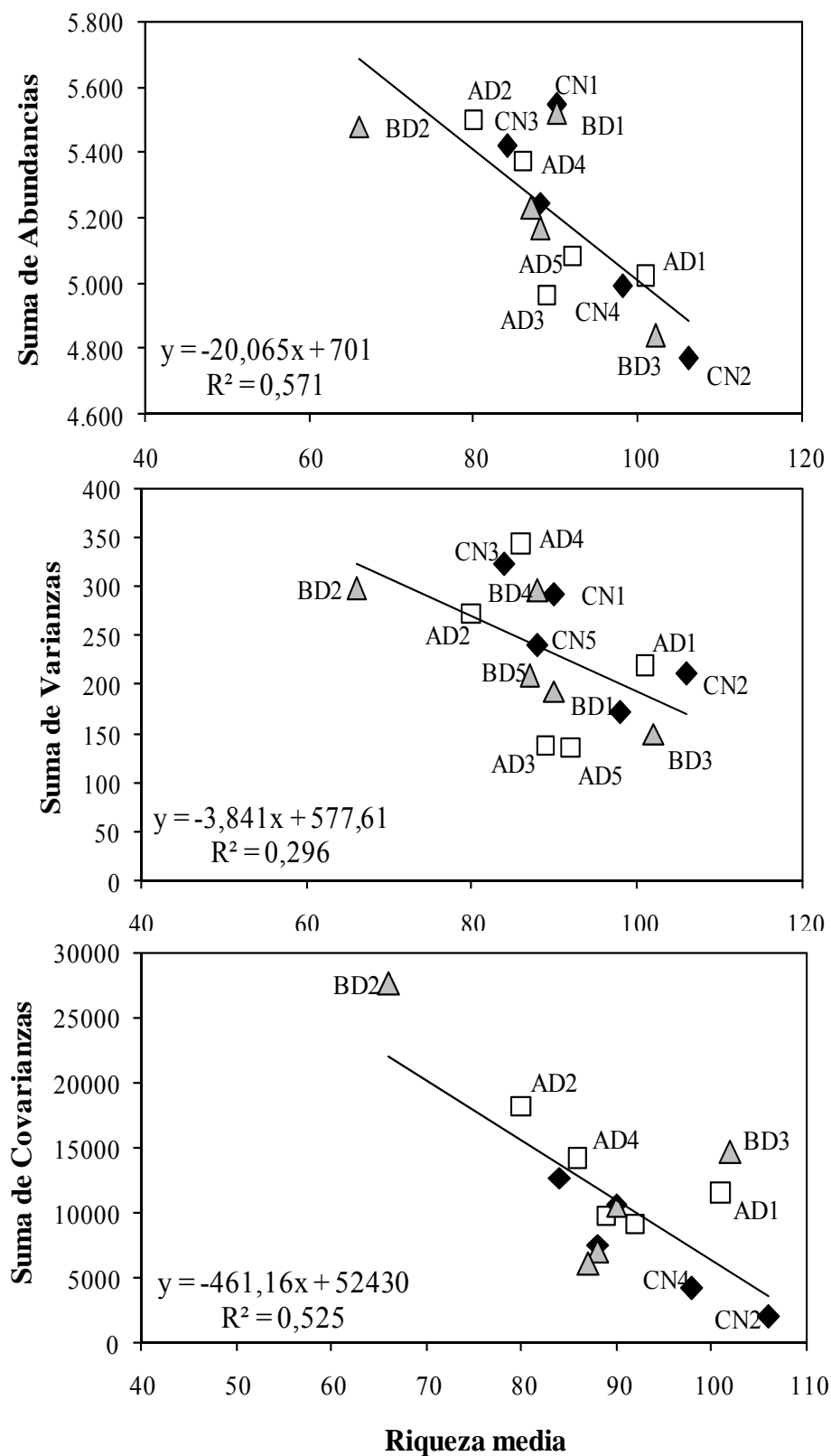
Debido a que la estabilidad temporal tiende a incrementarse con comunidades más diversas, se necesita examinar los mecanismos que generan este tipo de relación. Primero,

la suma de la abundancia tiende a disminuir significativamente con la riqueza de especies ( $r = -0,75$ ;  $R^2=0,571$ ,  $F_{(1,13)}= 17,31$ ,  $P=0,001$ ), en concordancia con la relación encontrada entre el cambio temporal (CV) de la abundancia de la comunidad y la riqueza. Sin embargo, esta relación negativa entra en contraposición con la hipótesis de sobreproducción (Tilman 1999). De igual forma, la suma de varianzas ( $R^2=0,296$ ,  $F_{(1,13)}= 5,46$ ,  $P=0,036$ ) y la suma de covarianzas ( $R^2=0,525$ ,  $F_{(1,13)}= 14,35$ ,  $P=0,002$ ) decrecen significativamente y, de tal forma actúan, estabilizando las comunidades más diversas (figura 4.41).



**Figura 4.40.** Regresión lineal entre la estabilidad temporal (ET) y la riqueza de la comunidad para cada parcela de 10-m<sup>2</sup> de la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Se etiquetan las parcelas con valores extremos en la relación.  $R^2=0,341$ ,  $F_{(1,13)}= 6,71$ ,  $P=0,022$ ).

La suma de abundancias es el único componente de la estabilidad temporal que muestra que hay un proceso de desestabilización (relación negativa abundancia-diversidad) debido a que especies con baja cobertura están dominando en la comunidad, reflejándose en la disminución de la abundancia total con el incremento de la diversidad (Loreau 2000, Loreau & Hector 2001). Estas especies de poca cobertura aumentan con la diversidad y afectan negativamente a la abundancia total a través de un efecto de selección inherente a la riqueza de especies. Este efecto de selección influye sobre la abundancia total al aumentar la probabilidad de que una especie en particular sea incluida cuanto más diversa sea la comunidad (Tilman 1999).



**Figura 4.41.** Regresiones lineales entre la suma de abundancias, varianzas y covarianzas como función de la riqueza de la comunidad en la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Se muestran las parcelas con valores.

La suma de varianzas y covarianzas, por el contrario, muestran un proceso de estabilización del cambio temporal de la abundancia total. Los cambios de la variabilidad a nivel poblacional, son el mecanismo responsable por el cual la riqueza de especies afecta el cambio temporal de la abundancia total. Este mecanismo ha sido encontrado en otros estudios (Petchey 2000) y obedece a la respuesta de la variabilidad de poblaciones individuales pero independientemente del efecto estadístico conocido como efecto de cartera de valores (Tilman 1999). Este efecto está asociado a la suma de las fluctuaciones de la abundancia entre especies, que en conjunto conforman la variabilidad de la abundancia total, con lo cual el cambio temporal de la abundancia total se desestabiliza si la pendiente de la relación entre los logaritmos de la media y la varianza por especie, es menor que 1 o se estabiliza si es mayor que 1. No hay evidencia clara que indique que este efecto estadístico esté estabilizando el cambio temporal de la abundancia total. Sin embargo, este efecto puede ser importante si la equitatividad de la comunidad aumenta con un incremento de la diversidad (Valone & Hoffman 2003), pero en resultados anteriores se encontró que este no era el caso.

A diferencia de la suma de varianzas que se ve afectada por la variabilidad entre poblaciones, los mecanismos propuestos que afectan a la suma de covarianzas son debidos a las interacciones interespecíficas entre poblaciones y a la respuesta de estas poblaciones a fluctuaciones ambientales (Lehman & Tilman 2000). De acuerdo con la relación negativa encontrada entre la suma de covarianzas y la riqueza, se sugiere que las interacciones interespecíficas entre las poblaciones es el mecanismo que está afectando la dinámica de fluctuación de la abundancia total, de tal forma que reduce o estabiliza el cambio temporal de la abundancia total.

#### 4.4. ORDENACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES

##### 4.4.1. Efecto de la manipulación de la diversidad

Por simplicidad de tratamiento de los resultados, en un análisis de componentes principales (PCA), la interpretación se basa en los primeros dos (más importantes) componentes principales, ya que en un análisis no restringido como éste, el número total de ejes que se obtienen es igual al valor más pequeño, ya sea del número de especies o del número de muestras menos uno (Leps & Smilauer 2003). En la tabla 4.20, se observa que los dos primeros ejes explican para el análisis de todos los bloques en conjunto el 24% (0,14 + 0,10) de la variabilidad de las especies durante los siete años de muestreo. Cuando se utiliza la interacción *tratamiento\*año* como la variable explicativa de la composición de especies, la ordenación PCA es capaz de explicar un porcentaje mayor de la variabilidad de las especies en todos los bloques en conjunto o cada uno por separado (última columna de tabla 4.20). Sin embargo, ya que el PCA es un análisis indirecto que proyecta las variables explicativas después que se ha determinado el espacio de la ordenación, es recomendable analizar este porcentaje de un análisis directo como el RDA de la figura 4.43 y 4.42.

**Tabla 4.20.** Resumen del análisis de componentes principales (PCA) cuando se comparan todos los bloques conjuntamente y cada uno por separado. Se presentan los valores propios (eigenvalues) de los 4 primeros ejes de la ordenación y el porcentaje de explicación de los dos primeros ejes.

Ordenación	Ejes				% explicación ejes	% explicación variables
	1	2	3	4		
Todos los bloques	0,14	0,10	0,07	0,05	24%	40,3
Bloque 1	0,17	0,12	0,09	0,06	29%	57,2
Bloque 2	0,17	0,13	0,08	0,06	30%	61,4
Bloque 3	0,14	0,11	0,10	0,07	25%	57,3
Bloque 4	0,16	0,14	0,08	0,05	30%	59,5
Bloque 5	0,16	0,14	0,07	0,06	30%	61,6

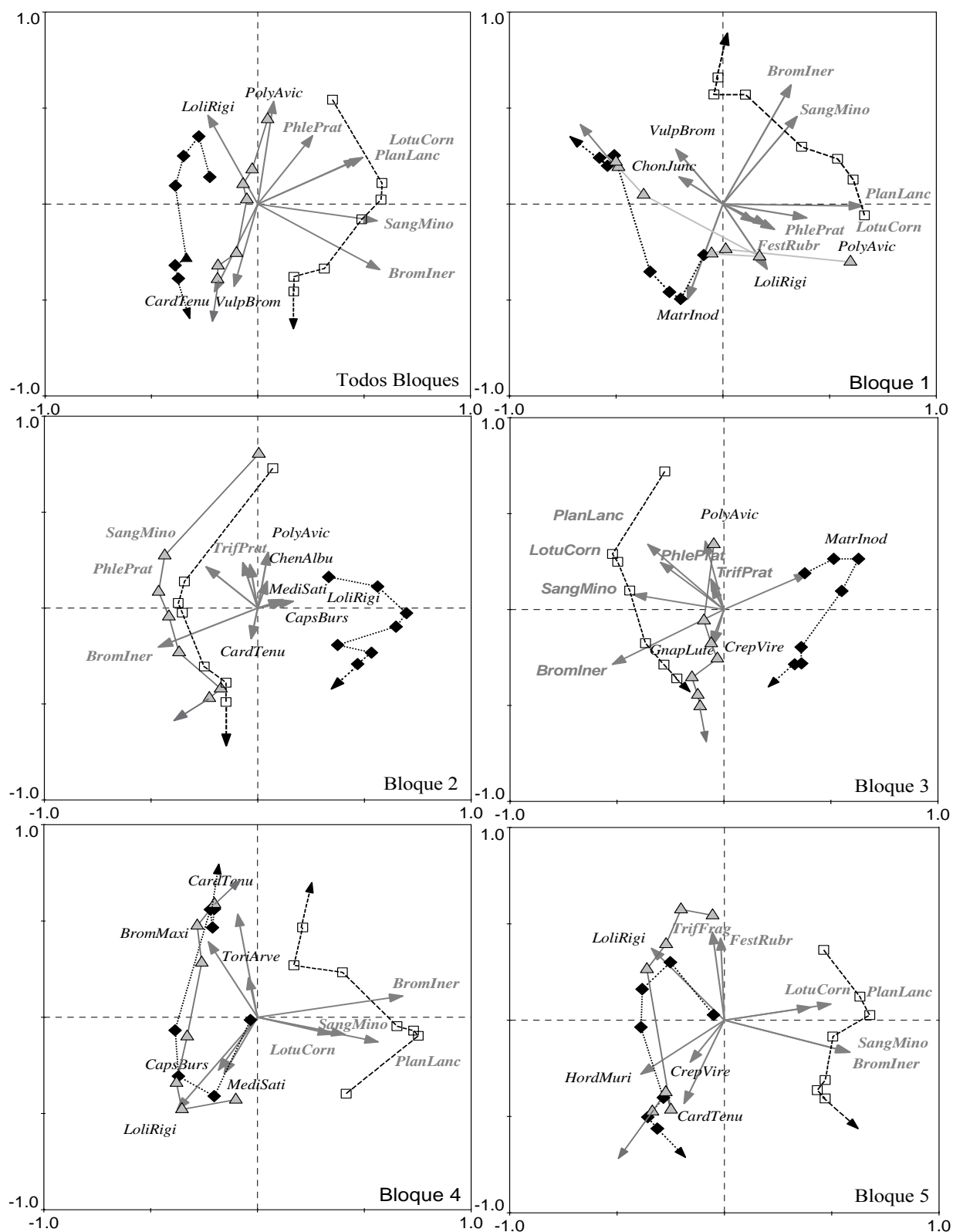
Los tratamientos de siembra causaron rápidamente divergencia entre las comunidades, estableciendo con éxito la variación experimental en la composición de especies desde el año inicial (figura 4.42). El eje horizontal (eje 1) separó los tratamientos de acuerdo a la composición de especies y, en especial, aquella gobernada por las especies sembradas. El tratamiento de siembra -AD siempre se correlacionó positivamente con las especies sembradas en el eje horizontal, mientras que la colonización natural -CN siempre lo hizo

negativamente. Por lo tanto, la primera implicación ecológica de esta ordenación es la alta similitud entre CN y BD, mientras que AD se separa ampliamente de los dos tratamientos anteriores.

Cuando se analizan los bloques en conjunto, el tratamiento de siembra BD se ubicó en una posición intermedia entre los dos restantes tratamientos y cercana al origen, lo que indica que las especies sembradas se presentaron con una abundancia promedio. Por lo tanto, la siembra fue exitosa en este aspecto sólo en AD, ya que la tendencia de BD es ser más similar a CN durante la mayor parte del tiempo. De otro lado, el eje vertical (eje 2) determinó un gradiente de incremento anual del número de especies en ambas direcciones, fue alto en el año inicial en ambos tratamientos de siembra, pero disminuyó considerablemente en AD y levemente en BD, mientras que en CN se mantuvo constante. Sin embargo, en las fases finales del experimento los tres tratamientos convergen en cuanto a un nuevo aumento del número de especies, aunque la disimilaridad en la composición de especies en AD permaneció. Cuando se representa la ordenación de cada bloque por separado, se demuestra el diferente grado de efectividad de establecimiento de las distintas mezclas de especies sembradas en BD (figura 4.42). De estas mezclas en BD, solamente aquellas sembradas en el bloque 2 y 3 fueron capaces de cambiar la composición de especies, debido principalmente al efecto de supresión de la gramínea sembrada *Bromus inermis* y complementada, en el bloque 2, por la compuesta-otra *Sanguisorba minor*. En los restantes bloques donde no aparecen estas dos especies (bloques 1,4 y 5), el patrón anual de BD es muy similar a CN en la mayoría de aspectos que está describiendo la ordenación.

Debido a la falta de una especie sembrada exitosa en los bloques 4 y 5, se evidencia un recambio natural de dominancia entre los grupos funcionales explicado por el eje vertical, por lo que en estos dos bloques el tratamiento de siembra BD tendió hacia condiciones más naturales. En contraste, el bloque 1 siguió un modelo distinto debido a que la leguminosa sembrada *Lotus corniculatus* fue exitosa en el año inicial de experimentación, impidiendo que especies colonizadoras como *Lolium rigidum* o *Matricaria inodora*, consiguieran los altos valores de abundancia obtenidos en los bloques 4 y 5.





**Figura 4.42.** Cambios en la composición de especies en todos los bloques y por separado durante todo el período de muestreo (1996-1999, 2002-2004) en la colonización natural –CN (◆) y los tratamientos de siembra en baja –BD (▲) y alta diversidad –AD (□). Todas las gráficas se basan en un único y común análisis de componentes principales (PCA).

La divergencia de especies se atribuye principalmente a la variación creada experimentalmente en la composición inicial de las especies. La siembra simplemente cambió la dominancia de las especies colonizadoras: *Lolium rigidum* y *Poa* sp. fueron las gramíneas dominantes en condiciones naturales, mientras que la compuesta-otra *Polygonus aviculare* lo fue en los tratamientos de siembra. Aunque la divergencia del tratamiento de siembra AD con CN es debido principalmente al éxito de algunas especies sembradas en el primer tratamiento, pueden ocurrir otras explicaciones que refuercen la separación ocurrida. Durante todo el período experimental, las especies sembradas tuvieron poco éxito en colonizar las parcelas CN u otras BD donde no fueron sembradas, por lo que no se puede descartar la limitación de dispersión de las especies sembradas como factor importante en la divergencia creada.

Durante los tres años iniciales, AD tuvo la mayor proporción en composición de especies establecidas al comienzo del experimento, debido al establecimiento exitoso de la mayoría de especies sembradas, pero a medida que este número disminuyó en importancia, AD se aproximó a la composición de especies media en BD, pero todavía muy lejos de la condiciones naturales alcanzada al final del experimento. Estas diferencias se visualizan mejor cuando se inspecciona el comportamiento de los tratamientos en cada bloque por separado. A diferencia de lo observado con la limitación de dispersión de las especies sembradas, la dispersión de las especies colonizadoras no se vio restringida entre los bloques de CN y en aquellos de BD donde no hubo una especie sembrada dominante (bloques 1, 4 y 5). En el año inicial de siembra en BD, cuando un alto número de especies sembradas se establecieron con éxito, ocasionó diferencias en cuanto a la composición de especies (eje horizontal), pero en ningún momento hubo cambios en la riqueza de especies. La siembra permitió que la compuesta-otra *P. aviculare* alcanzará valores altos de abundancia en su establecimiento (bloque 1), pero al año siguiente fue relegada por la dispersión exitosa de *Lolium rigidum* de las parcelas adyacentes CN o del propio banco de semillas de la parcela.

El rendimiento relativo y absoluto de las especies colonizadoras se describe mejor en un análisis parcial de componentes principales (RDA). Las figuras 4.41 y 4.42 muestran los rendimientos relativos y absolutos respectivamente, sólo de las especies colonizadoras. Como se recordará, para utilizar un tipo de ordenación directa del gradiente como RDA,

primero es necesario conocer la heterogeneidad de los datos de vegetación mediante un DCA, para conocer qué tipo de respuesta se ajusta mejor a los datos de las especies, lineal o unimodal. En la tabla 4.21, se muestran los resultados de los DCA para cada año de muestreo, en el cual la longitud del primer gradiente anual entre 2,89-3,58 indica que está en el rango comprendido para poder proseguir con un análisis directo del gradiente (Leps & Smilauer 2003).

**Tabla 4.21.** Resumen del análisis de correspondencias restringido (DCA) para cada uno de los años de experimentación. Se presenta la longitud del primer gradiente, los valores propios (eigenvalues) de los 2 primeros ejes de la ordenación y el porcentaje de explicación del primer gradiente.

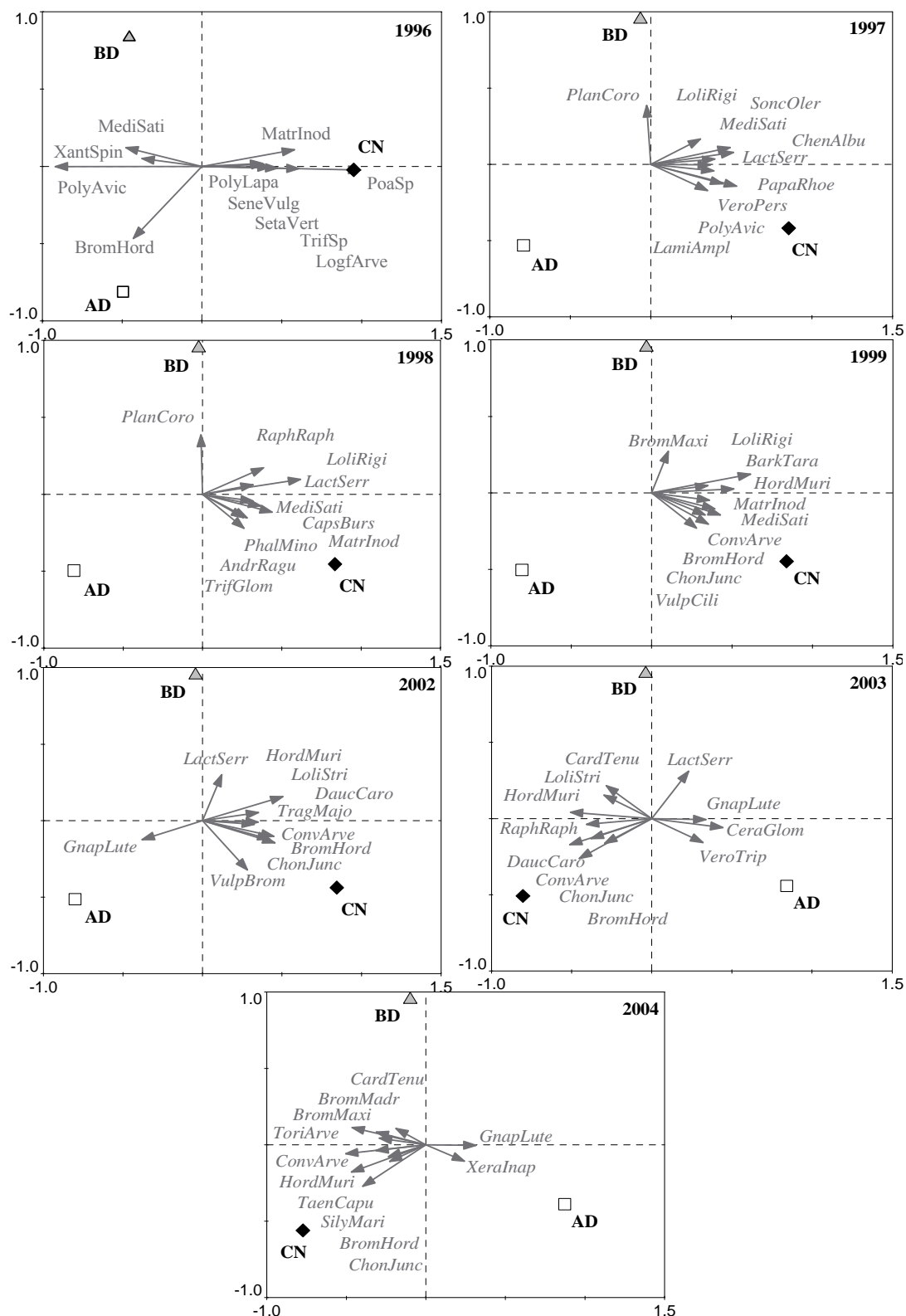
Año	Longitud del primer	Valores propios		% Explicación 1 gradiente
		Eje1	Eje2	
1996	3,583	0,625	0,151	24,7
1997	3,462	0,518	0,292	10,5
1998	3,377	0,469	0,255	15,7
1999	3,574	0,414	0,214	6,6
2002	3,174	0,431	0,231	11,0
2003	2,890	0,315	0,231	10,0
2004	3,132	0,300	0,216	9,2

Los rendimientos relativo y absoluto de las especies colonizadoras se redujeron por los tratamientos de siembra, algunas especies colonizadoras alcanzaron mejores rendimientos en las parcelas sembradas que en condiciones naturales, coadyuvado por procesos de inhibición y facilitación de las especies sembradas (Connell & Slatyer 1977). Para identificar tales especies, se utilizó el análisis parcial de componentes principales (RDA) para describir los datos de abundancia de las especies colonizadoras en cada uno de los años por separado. Estos análisis restringidos, utilizaron el tratamiento como variable explicativa y los bloques como covariable y además tuvieron en cuenta los datos no estandarizados (figura 4.43) y estandarizados (figura 4.44) de las especies. El primer análisis con datos no estandarizados involucra la comparación de las diferencias en abundancias absolutas entre tratamientos, mientras que el análisis utilizando datos estandarizados muestra las diferencias en la abundancia total de las especies colonizadoras entre tratamientos. El segundo análisis refleja, por tanto, las diferencias en la contribución proporcional de cada especie a la abundancia total de las especies colonizadoras en cada parcela.

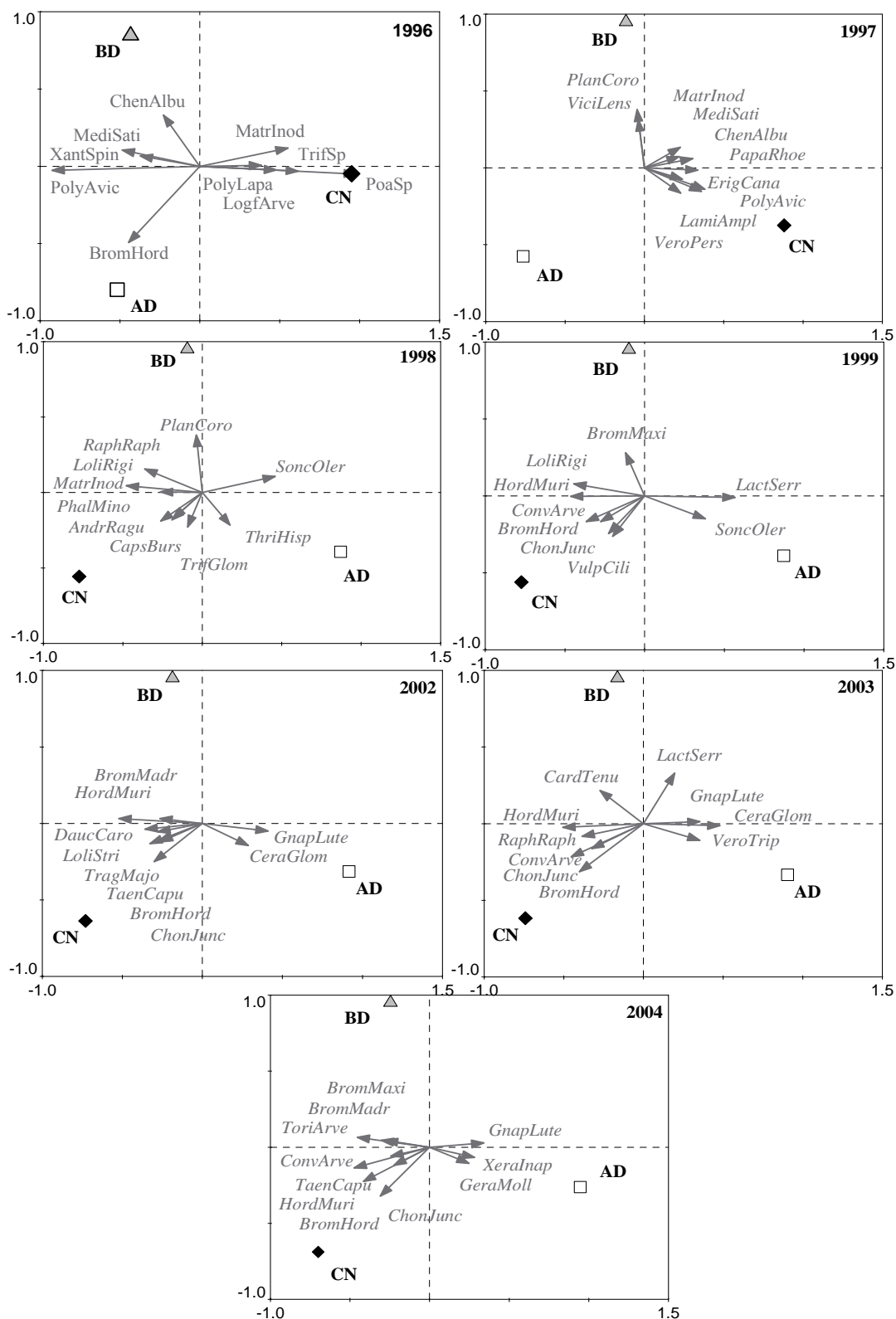
En todos los años se obtiene que el primer eje canónico explica la mayor variabilidad de los datos de las especies (tabla 4.22). El análisis con ambos tipos de datos explica en más del 40% la variabilidad en 1996. En los siguientes años este porcentaje se reduce considerablemente, en especial cuando se utilizan los datos estandarizados de las especies. Para el año 1996 se puede asegurar que existe una tendencia univariada de la variabilidad de las especies, explicada por el eje vertical (figura 4.43 y 4.42), mientras que para los subsiguientes años, la explicación del eje principal horizontal pierde poder de explicación. Sin embargo, este porcentaje de explicación, que no debe considerarse bajo para la cantidad de especies que se involucran en el análisis (Leps & Smilauer 2003), permite identificar la supresión de especies por el tratamiento de siembra -AD. Esta supresión afectó la abundancia de las especies colonizadoras durante la primera fase del experimento y facilitó la colonización de especies que no son dominantes en condiciones naturales.

**Tabla 4.22.** Resumen del análisis parcial de componentes principales (RDA) cuando se analizan los años de muestreo por separado. Se presentan los valores propios (eigenvalues) de los 4 primeros ejes de la ordenación y el porcentaje de explicación de los dos primeros ejes para los datos estandarizados y sin estandarizar de la cobertura de las especies colonizadoras solamente.

Año	1	2	3	4	% explicación eje 1	% explicación variables
<b>Datos sin estandarizar</b>						
<b>1996</b>	0,416	0,018	0,051	0,046	44,3	43,4
<b>1997</b>	0,113	0,018	0,147	0,094	12,7	13,2
<b>1998</b>	0,106	0,022	0,151	0,079	11,8	12,7
<b>1999</b>	0,090	0,012	0,073	0,065	9,8	10,3
<b>2002</b>	0,077	0,025	0,080	0,076	8,7	10,2
<b>2003</b>	0,061	0,022	0,095	0,053	6,8	8,2
<b>2004</b>	0,055	0,017	0,096	0,049	6,1	7,2
<b>Datos estandarizados</b>						
<b>1996</b>	0,413	0,022	0,051	0,043	44,1	43,5
<b>1997</b>	0,031	0,017	0,140	0,103	3,5	4,8
<b>1998</b>	0,061	0,017	0,149	0,077	6,8	7,8
<b>1999</b>	0,072	0,011	0,073	0,062	7,8	8,3
<b>2002</b>	0,047	0,024	0,097	0,072	5,2	7,0
<b>2003</b>	0,056	0,024	0,094	0,058	6,3	7,9
<b>2004</b>	0,050	0,017	0,099	0,052	5,6	6,8



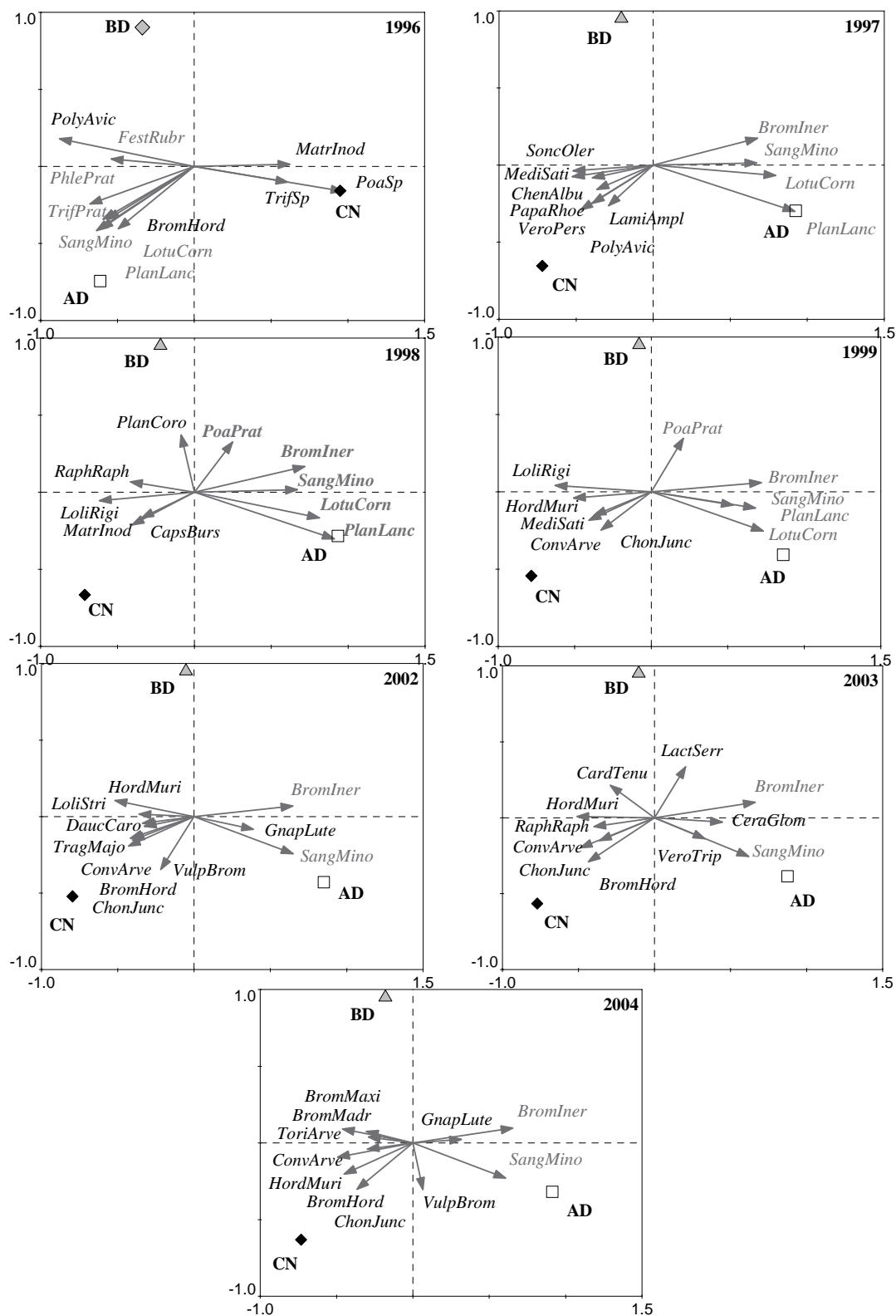
**Figura 4.43.** Ordenación anual producida por un análisis parcial de componentes principales (RDA), con datos sin estandarizar de la cobertura de las especies colonizadoras solamente. Los valores se fijan en los dos ejes principales teniendo en cuenta la correlación entre especies. Se muestran las especies que se ajustan a los ejes en un rango > 10% (10 especies aproximadamente).



**Figura 4.44.** Ordenación anual producida por un análisis parcial de componentes principales (RDA), con datos estandarizados de la cobertura de las especies colonizadoras solamente. Los valores se fijan en los dos ejes principales teniendo en cuenta la correlación entre especies. Se muestran las especies que se ajustan a los ejes en un rango > 10% (10 especies aproximadamente).

A partir del segundo período del experimento (desde 2002), el efecto de siembra facilitó que especies del grupo compuestas-otras como *Cerastium glomeratum*, *Geranium molle*, *Gnaphalium lutescens*, *Veronica triphyllos* y *Xeranthemum inapertum*, alcanzarán valores de abundancia mayores a los obtenidos por las mismas especies en condiciones naturales. La mayoría de estas especies evitan la competición de las especies sembradas, germinando en el otoño son capaces, por tanto, de diseminar las semillas más temprano en la primavera, antes que la expansión de la biomasa ocurra en las especies sembradas. En contraposición también se observa que gramíneas colonizadoras que ganan abundancia en condiciones naturales al final del experimento, como *Bromus hordeaceus*, *B. maximus*, *B. madritensis*, *Hordeum murinum* y *Taeniatherum caput-medusae*, nunca fueron exitosas en los tratamientos de siembra, debido a la inhibición provocada por la gramínea sembrada *B. inermis*.

Cuando el mismo tipo de análisis se realiza con todas las especies, incluidas las sembradas, se alcanza un mayor porcentaje de explicación de la variabilidad de los datos de estas especies (tabla 4.23). Debido a los altos valores de abundancia de las especies sembradas, se alcanzan similares resultados con datos estandarizados o sin estandarizar, situación que se ilustra en la figura 4.45 con datos estandarizados. Análogamente al análisis de las especies colonizadoras solamente, el año 1996 explica la mayor variabilidad de los datos debido a la alta correlación de este eje con las condiciones naturales. Sin embargo, posteriormente a este año inicial de siembra, las especies sembradas adquirieron la mayor importancia dentro de la comunidad y, por tanto, es el tratamiento AD el que se correlaciona con el eje principal horizontal. Desde 1997 hasta 1999 se confirma que la supresión de las especies colonizadoras fue importante debido al efecto conjunto de un alto número de especies sembradas en 1996. Sin embargo, a partir de 2002 cuando la mayoría de especies sembradas quedan relegadas o desaparecen de la comunidad, ciertas especies colonizadoras del grupo compuestas-otras comienzan a ser dominantes en el tratamiento de siembra de alta diversidad –AD. En especial, fueron tres especies del grupo compuestas-otras, ya resaltadas anteriormente, las que fueron facilitadas por la siembra: *Gnaphalium lutescens*, *Cerastium glomeratum* y *Veronica triphyllos*.



**Figura 4.45.** Ordenación anual producida por un análisis parcial de componentes principales (RDA), con datos estandarizados de la cobertura de todas las especies. Los valores se fijan en los dos ejes principales teniendo en cuenta la correlación entre especies. Se muestran las especies que se ajustan a los ejes en un rango > 10% (10 especies aproximadamente).



**Tabla 4.23.** Resumen del análisis parcial de componentes principales (RDA) cuando se analizan los años de muestreo por separado. Se presentan los valores propios (eigenvalues) de los 4 primeros ejes de la ordenación y el porcentaje de explicación de los dos primeros ejes para los datos estandarizados de la cobertura de todas las especies.

Año	1	2	3	4	% explicación eje 1	% explicación variables
<b>Datos estandarizados</b>						
<b>1996</b>	0,388	0,046	0,052	0,043	42,6	43,4
<b>1997</b>	0,247	0,033	0,100	0,069	27,8	28,0
<b>1998</b>	0,244	0,036	0,106	0,066	27,4	28,0
<b>1999</b>	0,187	0,018	0,069	0,049	20,7	20,5
<b>2002</b>	0,144	0,024	0,092	0,061	16,4	16,8
<b>2003</b>	0,101	0,023	0,084	0,063	11,4	12,4
<b>2004</b>	0,098	0,018	0,090	0,065	10,9	11,6

#### 4.4.2. Ordenación de los tratamientos de manipulación de la diversidad

En anteriores apartados de este capítulo, se han analizado diferencias puntuales entre la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra, en cuanto a la riqueza y dominancia de especies, pero falta por abarcar el cambio en la composición de especies en el gradiente de diversidad creado mediante la siembra de especies. La herramienta estadística disponible para abordar este tema, es cualquiera de los métodos de ordenación canónica que permita visualizar, en diagramas de dos ejes canónicos, las correlación entre la interacción *tratamiento\*año* y las especies. El objetivo principal de esta ordenación, por lo tanto será, encontrar los ejes que expliquen la mayor variabilidad de la composición de especies, de acuerdo con un gradiente de diversidad y visualizar la similaridad de las muestras y las especies. Específicamente, se utilizarán los *análisis directos del gradiente*, que permiten encontrar la variabilidad en la composición de especies que pueda ser explicada por las variables explicativas. Esto permitirá conocer si la comunidad se vio afectada por la siembra de especies o si los modelos identificados fueron simplemente debidos al azar.

Las interacciones *tratamiento\*año* conjuntamente con las especies fueron analizadas mediante un análisis de correspondencias sin tendencias (DCA). La interpretación del diagrama de ordenación de la figura 4.46 se efectúa de acuerdo a la regla de distancia, que es una extensión del principio del centroide y expresa que dos puntos (*tratamiento\*año*) son más similares cuanto más cerca se encuentren entre sí. Asimismo, una especie que se

encuentre cercana a uno de estos puntos es más probable que pertenezca a este que otro punto más lejos de ella. Además, el rango de las abundancias de varias especies en un punto determinado se puede inferir de la distancia de las especies a ese punto (ter Braak & Smilauer 2002). Al utilizar la opción de escalamiento de *Hill*, con énfasis en la distancia entre muestras, los puntos que indican el posicionamiento de las especies se disponen rodeando a los diferentes puntos de las interacciones y participan en su composición en una relación aproximadamente proporcional a su distancia al mismo.

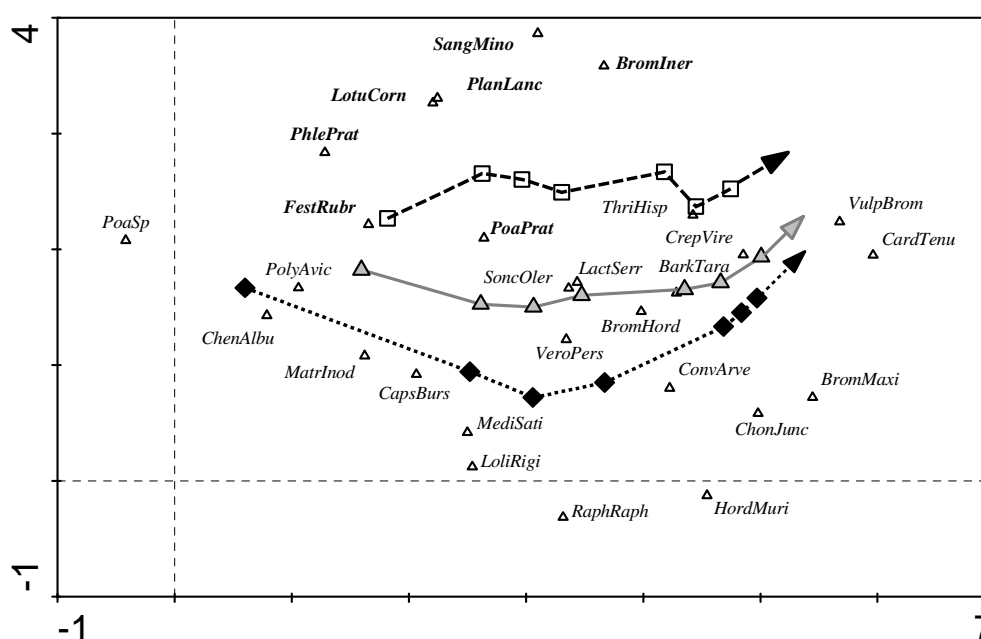
La longitud de los gradientes de la tabla 4.24 muestra la variabilidad total explicada, que es una medida de la heterogeneidad total de los datos de las especies. La longitud del primer eje en la escala de Hill es de 5,78 (unidades de desviación estándar), un valor muy alto que indica una respuesta unimodal de las especies a las variables explicativas. El primer eje del modelo explica un 9,3% de la variabilidad total de las especies (un valor alto si tenemos en cuenta que se están analizando 187 especies), mientras que el segundo eje explica mucho menos (5,2%). Este porcentaje indica que los datos están gobernados por un único gradiente dominante de diversidad, donde el tratamiento de siembra en baja diversidad -BD representa una transición entre la siembra en alta diversidad AD y la colonización natural -CN, pareciéndose a cualquiera de estos dos extremos del gradiente, dependiendo de la importancia anual de las especies sembradas (figura 4.46).

**Tabla 4.24.** Resumen de la ordenación del Análisis de correspondencias sin tendencias (DCA). Inercia total= 6,73.

Datos de la ordenación	Ejes			
	1	2	3	4
Eigenvalues (valores propios)	0,61	0,34	0,18	0,15
Longitud del gradiente	5,78	3,80	2,80	3,42
Porcentaje acumulado de la varianza				
• de los datos de las especies	9,3	14,5	17,2	19,5
• de la relación variables-especies	28,6	42,3	0,0	0,0
Suma de todos los eigenvalues				6,54
Suma de todos los eigenvalues canónicos				1,97

El análisis de la ordenación producida por el DCA, que ordena la composición de especies de acuerdo con su respuesta a los tratamientos de siembra y la colonización natural -CN (figura 4.46), asume un modelo de comportamiento similar al evaluado en el

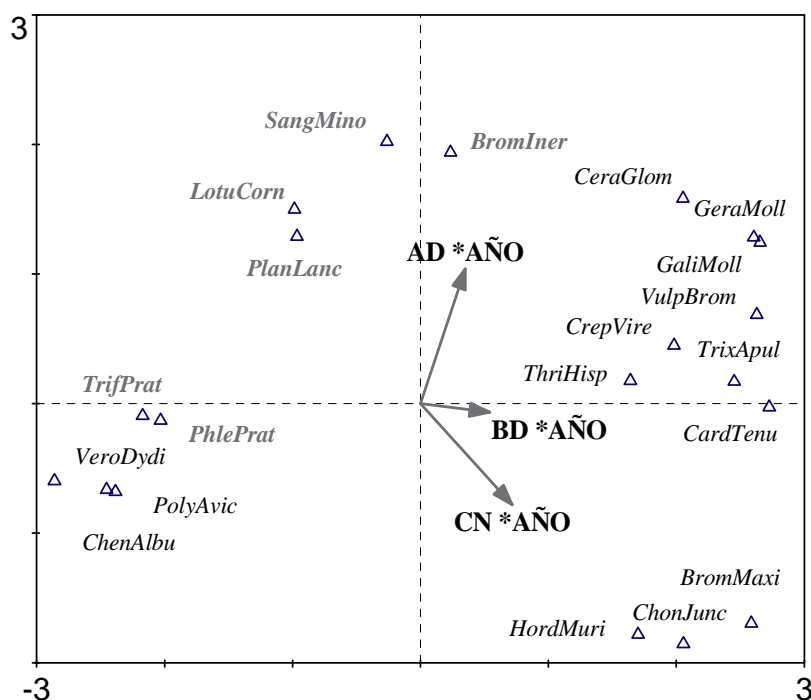
apartado 4.4.1. Se encuentra por tanto alta variabilidad de la composición de especies en los años iniciales del experimento con muy pocos cambios durante los tres años siguientes, para culminar con poca variabilidad en los tres últimos años, donde además se aprecia convergencia entre los tratamientos, debido a la pérdida de efectividad de las especies sembradas. El comportamiento de las especies sembradas durante el gradiente recorrido por el tratamiento de alta diversidad –AD se relaciona directamente con la pérdida de efectividad a través del tiempo, siendo *B. inermis* en los tres últimos años de experimentación la única especie en obtener los mayores rendimientos desde su siembra.



**Figura 4.46.** Análisis de correspondencias sin tendencias (DCA). Diagrama de ordenación de la interacción *tratamiento\*año*. Colonización natural (◆), tratamiento de siembra en baja –BD (△) y alta diversidad –AD (◻). Se muestra solamente el 16% de las especies (△) que mejor se ajustan a los dos ejes de la ordenación de acuerdo con peso que fija el programa Canoco. Las especies sembradas se resaltan en negrita.

Debido a que la longitud del gradiente obtenido con el DCA es mayor que 5,8, se procedió a utilizar un análisis de correspondencia canónico (CCA) basado en la respuesta unimodal de las especies. Hay varios análisis que se pueden realizar dependiendo del tipo de variación explicada por la interacción *tratamiento\*año*. En el primero (figura 4.47), utilizando la interacción como variable explicativa y los bloques como covariable, es posible extraer el promedio de la variación de las muestras sobre el tiempo. En este caso, el tiempo (años de muestreo) se toma como una variable continua y se prueba que no hay cambio direccional en la composición de especies a través del tiempo y que esta es común

para todos los tratamientos de manipulación de la diversidad, o específica para tratamientos particulares.



**Figura 4.47.** Posiciones de las especies sembradas (negrita) y colonizadoras, y de la interacción tratamiento\*año, tomando el tiempo como variable continua en un análisis de correspondencias canónico (CCA). CN: colonización natural, BD y AD: tratamiento de siembra en baja y alta diversidad respectivamente. Se muestran las especies que se ajustan a los ejes de la ordenación en un porcentaje > 15%.

El primer CCA separa 4 ejes de gradiente de correlación con valores propios (eigenvalues), solo el primer eje (tabla 4.25) explica el 8,5% de la varianza total de los datos de especies y establece gran diferencia de los valores con los demás ejes. Este porcentaje sugiere que las variables (*tratamiento\*año*) en el primer eje son los responsables por la variación de la composición de especies, que se separa dentro del espacio de la ordenación dependiendo de la correlación de la abundancia de las especies y la variable explicativa *tratamiento\*año* en el gradiente significativo del eje horizontal. Gráficamente se obtiene un gradiente temporal en el que *Bromus inermis* y *Sanguisorba minor* son las únicas especies sembradas que llegan al final del experimento como dominantes. De igual forma, se demuestra el recambio natural de dominancia de las especies colonizadoras, que en la colonización natural –CN son las especies del grupo gramíneas (*Hordeum murinum* y *Bromus maximus*) y la especie del grupo compuestas-otras *Chondrila juncea*, que llegan como dominantes al final del experimento, mientras que

el efecto de siembra facilita la dominancia de especies colonizadoras solamente del grupo compuestas-otras (*Cerastium glomeratum*, *Galium mollugo* y *Geranium molle*).

**Tabla 4.25.** Resumen de la ordenación del Análisis de correspondencias canónico (CCA) tomando el tiempo como variable continua. Inercia total= 6,52.

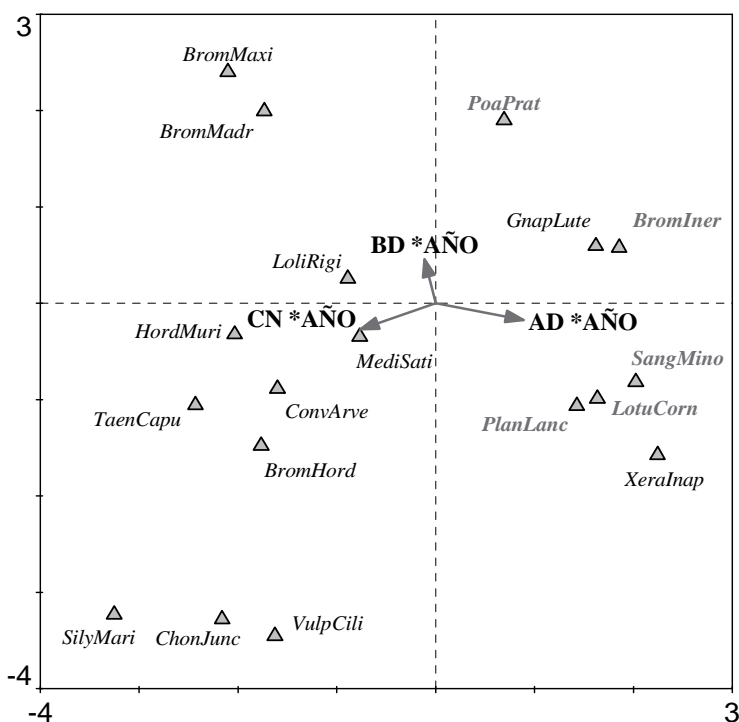
Datos de la ordenación	Ejes				
	1	2	3	4	
Eigenvalues (valores propios)	0,536	0,194	0,038	0,483	
Correlación especies-variables	0,953	0,765	0,613	0,000	
Porcentaje acumulado de la varianza					
• de los datos de las especies	8,5	11,5	12,1	19,8	
• de la relación variables-especies	69,7	95,0	100,0	0,0	
Suma de todos los eigenvalues					6,322
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0,768

En el segundo CCA de la figura 4.48, se prueba que el gradiente temporal en la composición de especies es independiente de los tratamientos. Aunque el porcentaje de explicación del primer eje (horizontal) es mucho menor que el CCA anterior (tabla 4.26), es clara la separación en este eje del tratamiento de siembra en alta diversidad –AD y la colonización natural –CN. Este eje explica solamente el 3,5% de la varianza total de los datos de especies y establece gran diferencia con los valores del segundo eje. Sin embargo, queda un porcentaje alto de explicación que debe ser atribuido a otras fuentes de variabilidad diferentes a la siembra. Cuando se elimina el efecto temporal al tomar el año continuo como covariable, los tratamientos se separan en el eje horizontal y las especies altamente correlacionadas con cada tratamiento se muestran cercanas a cada uno de ellos, pero independientemente del tiempo.

**Tabla 4.26.** Resumen de la ordenación del Análisis de correspondencias canónico (CCA) tomando el tiempo como variable continua. Inercia total= 6,52.

Datos de la ordenación	Ejes				
	1	2	3	4	
Eigenvalues (valores propios)	0,201	0,038	0,483	0,363	
Correlación especies-variables	0,776	0,613	0,000	0,000	
Porcentaje acumulado de la varianza					
• de los datos de las especies	3,5	4,1	12,5	18,7	
• de la relación variables-especies	84,0	100,0	0,0	0,0	
Suma de todos los eigenvalues					5,793
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0,239

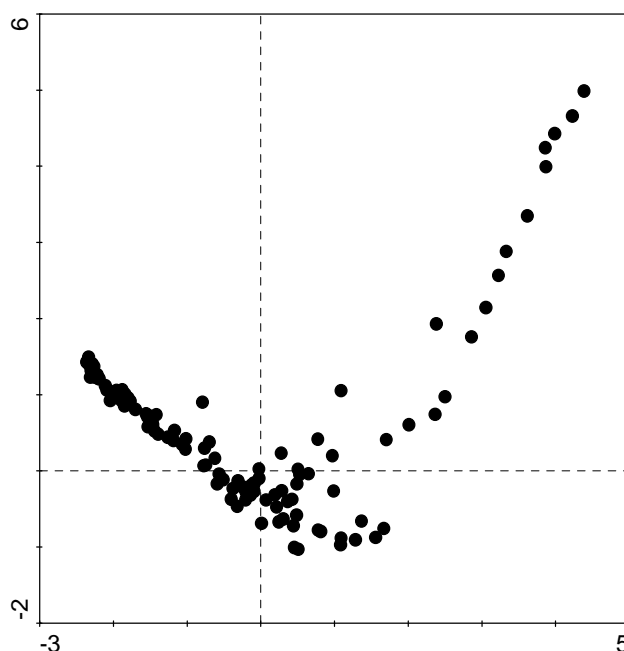
En la ordenación producida cuando se elimina el tiempo como variable explicativa, resultaron importantes cuatro las especies sembradas durante todo el experimento. Aparte de la gramínea *Bromus inermis*, también destaca la presencia de las compuestas-otras *Sanguisorba minor* y *Plantago lanceolata*, y de la leguminosa *Lotus corniculatus*. Entre las especies colonizadoras destacan las compuestas-otras *Gnaphalium lutescens* y *Xeranthemum inapertum*, por estar muy correlacionadas con AD. Nuevamente se obtiene que las gramíneas es el grupo con mayor número de especies colonizadoras importantes en la colonización natural –CN: *Hordeum murinum*, *Taeniatherum caput-medusae* y *Bromus hordeaceus*); además, la compuesta-otra *Convolvulus arvensis* y la leguminosa *Medicago sativa*.



**Figura 4.48.** Posiciones de las especies sembradas (negrita) y colonizadoras, y de la interacción tratamiento\*año, tomando el tiempo como variable continua en un análisis de correspondencias canónico (CCA). CN: colonización natural, BD y AD: tratamiento de siembra en baja y alta diversidad respectivamente. Se muestran las especies que se ajustan a los ejes de la ordenación en un porcentaje > 15%.

Una última posibilidad de análisis es tomar el tiempo como una variable discreta y extraer la información para cada año por separado. A diferencia de las dos ordenaciones descritas anteriormente, en la figura 4.49 se muestra el efecto de arco producido cuando se toma el tiempo como variable discreta. Los datos de vegetación muestran un efecto de arco muy marcado cuando se utiliza un CCA con la variable discreta tiempo, debido a una

dependencia cuadrática del segundo eje sobre el primero. Este efecto es causado principalmente por la alta correlación entre las variables, sin embargo, al no poder quitar del análisis ninguna de las variables explicativas para dilucidar donde ocurre esta correlación, la alternativa más apropiada en este caso es optar por un análisis restringido del CCA, conocido como análisis de Correspondencia Canónico Restringido (DCCA), para que corrija este efecto de arco (Leps & Smilauer 2003).



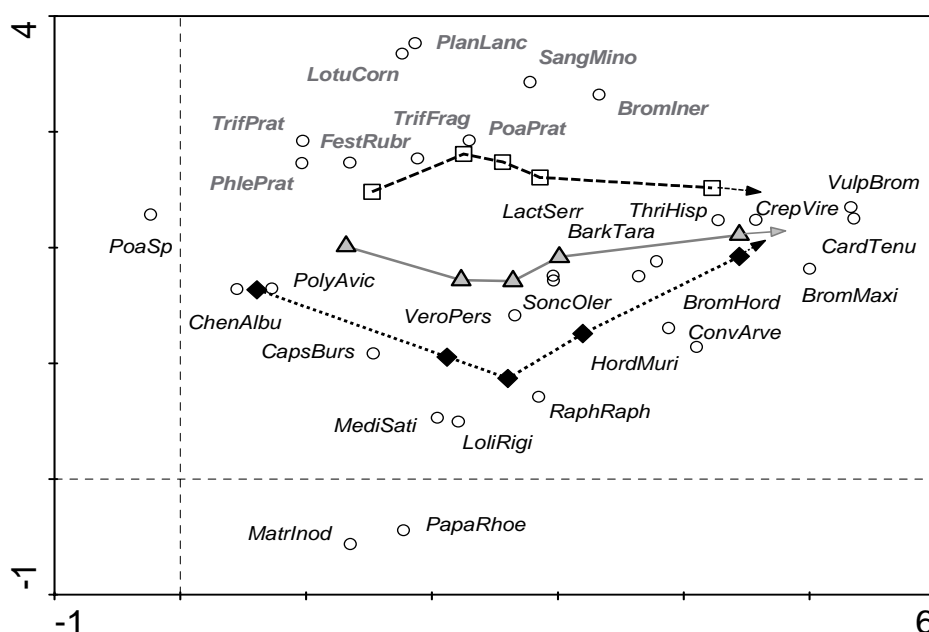
**Figura 4.49.** Posiciones de las muestras en un análisis de correspondencias canónico (CCA), tomando el tiempo como variable discreta. Se muestra la dependencia cuadrática del segundo eje sobre el primero.

El DCCA obtenido que se muestra en la figura 4.50 se asemeja mucho a la ordenación obtenida mediante el análisis de correspondencias restringido (DCA) de la figura 4.46. Aunque este DCA se realizó con fines exploratorios, se obtuvo una tendencia del cambio temporal en la composición de especies debida al efecto de siembra. De igual forma el DCCA (figura 4.50) muestra estas diferencias, pero con un porcentaje de explicación comparativamente mayor de la variabilidad temporal de las especies en el eje horizontal (9,2%) y correlacionado bastante mejor ( $r=0,977$ ) con la interacción *tratamiento\*año* (tabla 4.27). Mientras tanto, el segundo eje explica (4,1%) la separación entre los tratamientos, debido a la alta correlación de las especies sembradas sobre este eje vertical. La alta influencia de las especies sembradas sobre la composición de especies que minimiza la contribución relativa y absoluta de las especies colonizadoras durante todo el

experimento, causa el bajo poder explicativo de la composición de especies cuando se toma el tiempo como variable continua. En consecuencia, resulta de suma importancia la utilización de varios análisis, como los utilizados hasta ahora, para identificar el cambio temporal de las especies colonizadoras entre tratamientos.

**Tabla 4.27.** Resumen de la ordenación del Análisis de correspondencias canónico restringido (DCCA) tomando el tiempo como variable discreta. Inercia total= 6,52.

Datos de la ordenación	Ejes			
	1	2	3	4
Eigenvalues (valores propios)	0,581	0,244	0,028	0,009
Correlación especies-variables	0,977	0,907	0,736	0,705
Porcentaje acumulado de la varianza				
• de los datos de las especies	9,2	13,1	13,5	13,6
• de la relación variables-especies	29,1	43,3	0,0	0,0
Suma de todos los eigenvalues				6,322
Suma de todos los eigenvalues canónicos				1,939



**Figura 4.50.** Análisis de correspondencias canónico restringido (DCCA) tomando el tiempo como variable discreta. Se muestra la interacción *tratamiento\*año*. Colonización natural (◆), tratamiento de siembra en baja –BD (▲) y alta diversidad –AD (□). Se muestra solamente el 16% de las especies (○) que mejor se ajustan a los dos ejes de la ordenación de acuerdo con peso que fija el programa Canoco. Las especies sembradas se resaltan en negrita.

Las especies colonizadoras que se muestran en la figura 4.50, son las que se ajustan a los ejes de la ordenación en un porcentaje similar al explicado por dichos ejes. Por lo tanto, aumentan la probabilidad de que la ordenación represente fielmente su proximidad a los puntos de cada *tratamiento\*año*. Hasta el momento las especies representadas en los

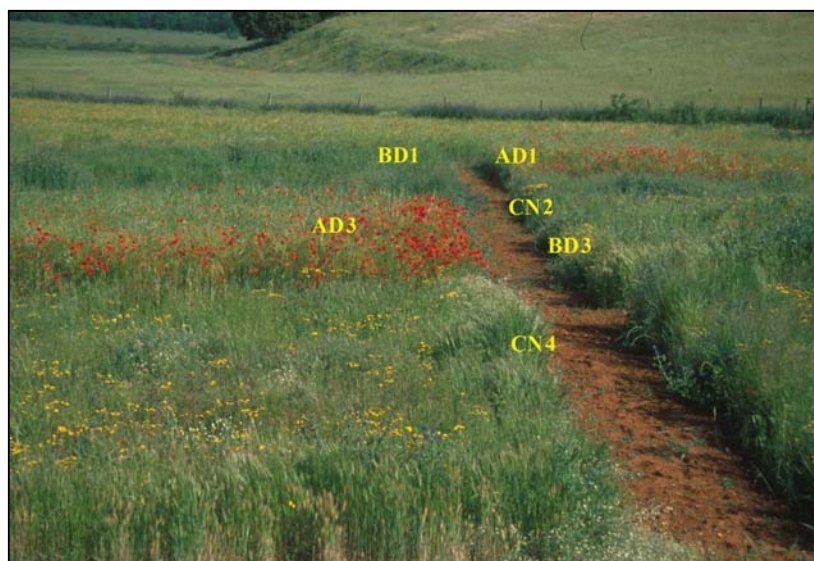


distintos diagramas de ordenación habían mostrado la facilitación o inhibición de la siembra sobre especies generalmente anuales tanto gramíneas como compuestas-otras. Sin embargo, no se había logrado visualizar el efecto de la siembra sobre las especies colonizadoras perennes, que al final se espera que promueva la aceleración de la sucesión secundaria. En este sentido, resulta de alto significado que dos especies perennes *Thrinacia hispida* y, en especial, *Carduus tenuiflorus*, del grupo compuestas-otras estén explicadas altamente por el tratamiento de siembra en alta diversidad –AD, situación que hasta el momento sólo había sido detallado para BD. Al mismo tiempo, se corrobora la confluencia de los tratamientos al final del experimento.

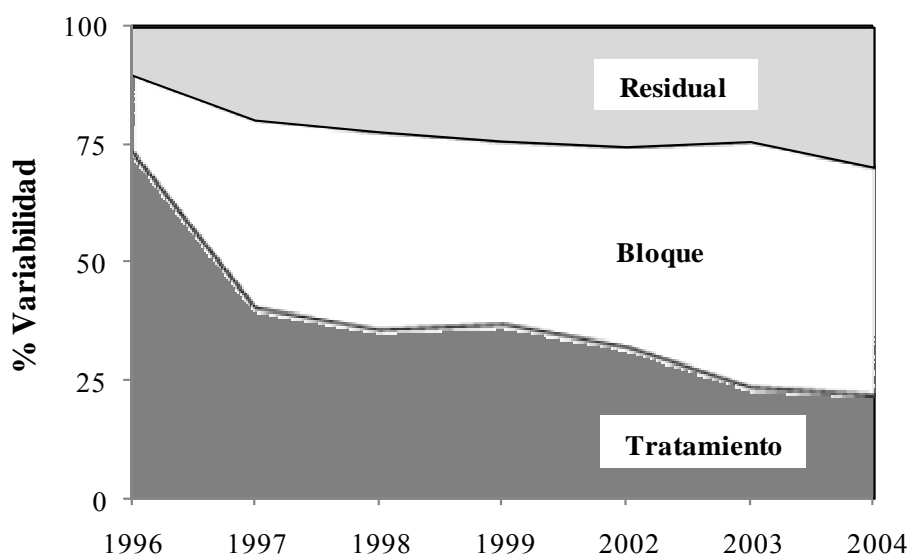
#### 4.4.3. Variabilidad anual de la composición de especies

El efecto de siembra pierde intensidad con el tiempo, de las 15 especies sembradas en el año 1996, sólo 14 de ellas se establecieron en los dos tratamientos de siembra, pero con el tiempo la mayoría de ellas quedaron relegadas en la comunidad. Sólo dos especies llegaron al final de la experimentación siendo dominantes, con lo cual mantienen los efectos de la siembra adquiridos desde el año inicial. Sin embargo, la pérdida de intensidad del efecto de siembra se nota en los distintos análisis realizados y en todos es posible observar la convergencia temporal de los tratamientos de siembra con la colonización natural (figura 4.51). Mediante la partición de la variación explicada por los factores considerados en el diseño experimental también es posible examinar la pérdida de efectividad de la siembra con el tiempo.

En la figura 4.52 y tabla 4.28 se examina la variabilidad anual explicada por los tratamientos, bloques y el error residual. Mientras el poder explicativo del tratamiento decrece significativamente con el tiempo, la variabilidad debida al factor bloque aumenta. La composición de especies en el tratamiento de siembra –AD sigue siendo diferente de la colonización natural pero no ocurre lo mismo en el tratamiento de siembra –BD, donde sólo aquellas mezclas de especies constituidas por las especies sembradas más importantes del experimento, no permiten la convergencia completa entre ambos tratamientos. Esta es una de las razones por las cuales la variabilidad debida al tratamiento decae drásticamente con el tiempo, hasta valores de varianza más o menos constantes en los últimos años del experimento.



**Figura 4.51.** Apariencia general de la colonización natural –CN y los tratamientos de baja–BD y alta diversidad –AD) después del cuarto año de muestreo. Se observa que CN y BD no muestran diferencias entre sí mientras AD claramente favorece las mismas especies en diferentes bloques.



**Figura 4.52.** Porcentaje de variabilidad anual de la composición de especies explicado por el tratamiento, bloques y el error residual. La varianza de cada factor se calcula mediante la suma y significancia de los ejes canónicos de un análisis de ordenación directa (RDA). El error residual es el complemento de la suma de los otros dos factores.

Por otro lado, el bloque explica una parte importante de la variabilidad de la composición de especies debido a que la cercanía de las parcelas en un mismo bloque facilita la dispersión de especies entre ellas pero, como se ha visto, este suceso sólo se establece entre las especies colonizadoras, ya que el suceso de colonización de las especies sembradas en parcelas CN o BD, donde no fueron sembradas, es muy escaso. En este sentido, el tratamiento –AD mantiene la variabilidad explicada por el tratamiento en el

modelo de partición de la varianza extraído del diseño experimental. Asimismo queda un porcentaje de variabilidad que no es controlado por el experimento (error residual) y se mantiene constante a lo largo del tiempo.

**Tabla 4.28.** Descomposición de la variabilidad entre tratamientos, bloques y error residual que explican la composición de especies en el diseño experimental de bloques aleatorizados. El porcentaje de variabilidad de cada factor se calcula mediante la suma y significancia de los ejes canónicos obtenido de un análisis de ordenación directa (RDA).

Año	Longitud gradiente DCA	Descomposición de la variabilidad			P
		Tratamiento	Bloque	Residual	
<b>1996</b>	3,58	73,5	16,3	10,2	0,002
<b>1997</b>	3,46	40,4	39,7	19,9	0,001
<b>1998</b>	3,38	35,8	41,8	22,4	0,001
<b>1999</b>	3,57	37,0	38,6	24,4	0,020
<b>2002</b>	3,17	32,2	42,2	25,6	0,035
<b>2003</b>	2,89	23,6	51,9	24,5	0,056
<b>2004</b>	3,13	22,1	47,9	30,0	0,046

## 4.5. FACILITACIÓN DE LA COLONIZACIÓN

### 4.5.1. Comportamiento anual de las parcelas stepping stone

Durante este apartado se analizarán las parcelas del experimento stepping stone (SS) (figura 4.53), que utilizan los tratamientos de siembra en alta y baja diversidad y se comparan igualmente con la colonización natural. Sobre estas parcelas, además se incorporó el tratamiento con stepping stone (+SS) y sin stepping stone (-SS). Por lo tanto, cada bloque estuvo conformado por 6 parcelas de 2 m<sup>2</sup> y cuyo control será la parcela de colonización natural sin stepping stone (CN-SS). Se sigue la misma nomenclatura para diferenciar los tratamientos de siembra y la colonización natural, además se diferencian ahora si tienen o no el tratamiento de stepping stone incorporado.



**Figura 4.53.** Apariencia general de las parcelas stepping stone (1m<sup>2</sup>).

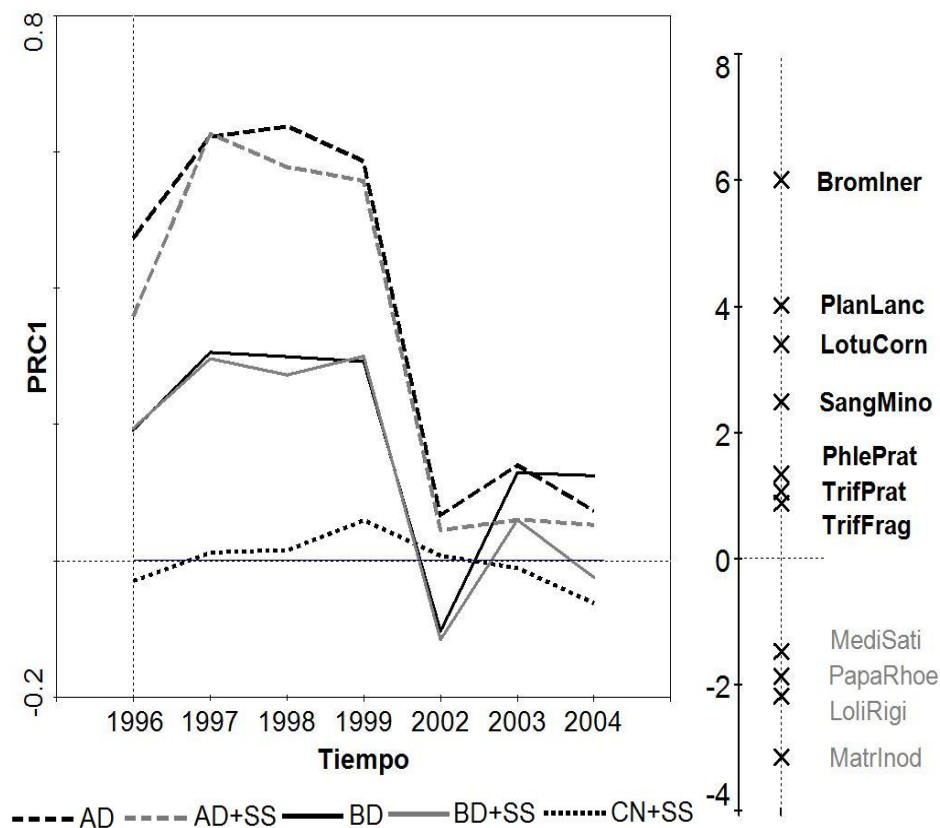
Para investigar el efecto del tratamiento de la facilitación de la colonización (stepping stone) y el efecto del tratamiento de siembra conjuntamente, así como para enfatizar las interacciones entre estos dos tratamientos con el tiempo (años de muestreo), en un primer análisis se aplicó el método de la respuesta de curvas principales (PRC) a la cobertura de los datos de las especies según la metodología explicada por Leps & Smilauer (2003). Este

tipo de análisis realizado con el programa CANOCO se basa en los análisis RDA que elimina parcialmente los efectos del tiempo y utiliza solamente la interacción *tratamiento\*año* como la única variable explicativa. Este método refleja el primer componente principal del efecto del tratamiento frente al tiempo (figura 4.54) y expresa el efecto del tratamiento como desviaciones del tratamiento control.

En este análisis, la colonización natural sin stepping stone (CN-SS) fue considerado como el tratamiento control (en el diagrama se muestra como una línea recta delgada sobre el origen horizontal de la ordenación). La significancia del primer componente principal (PRC1) se probó mediante pruebas de permutación de Monte Carlo. El diagrama producido fue complementado por otro diagrama unidimensional que mostró el valor alcanzado por las especies en la ordenación, el cual se coloca al lado del PRC principal haciendo coincidir su origen en el eje horizontal de ambos diagramas (figura 4.54). El cambio de una especie bajo un determinado tratamiento y tiempo, en comparación con el tratamiento control en el mismo tiempo, puede ser calculado por la multiplicación del valor alcanzado por el tratamiento en la ordenación y los valores alcanzados por las especies. Si este producto es positivo entonces las especies incrementan su valor en comparación con el control en un tiempo dado y si es negativo luego las especies decrecen su valor.

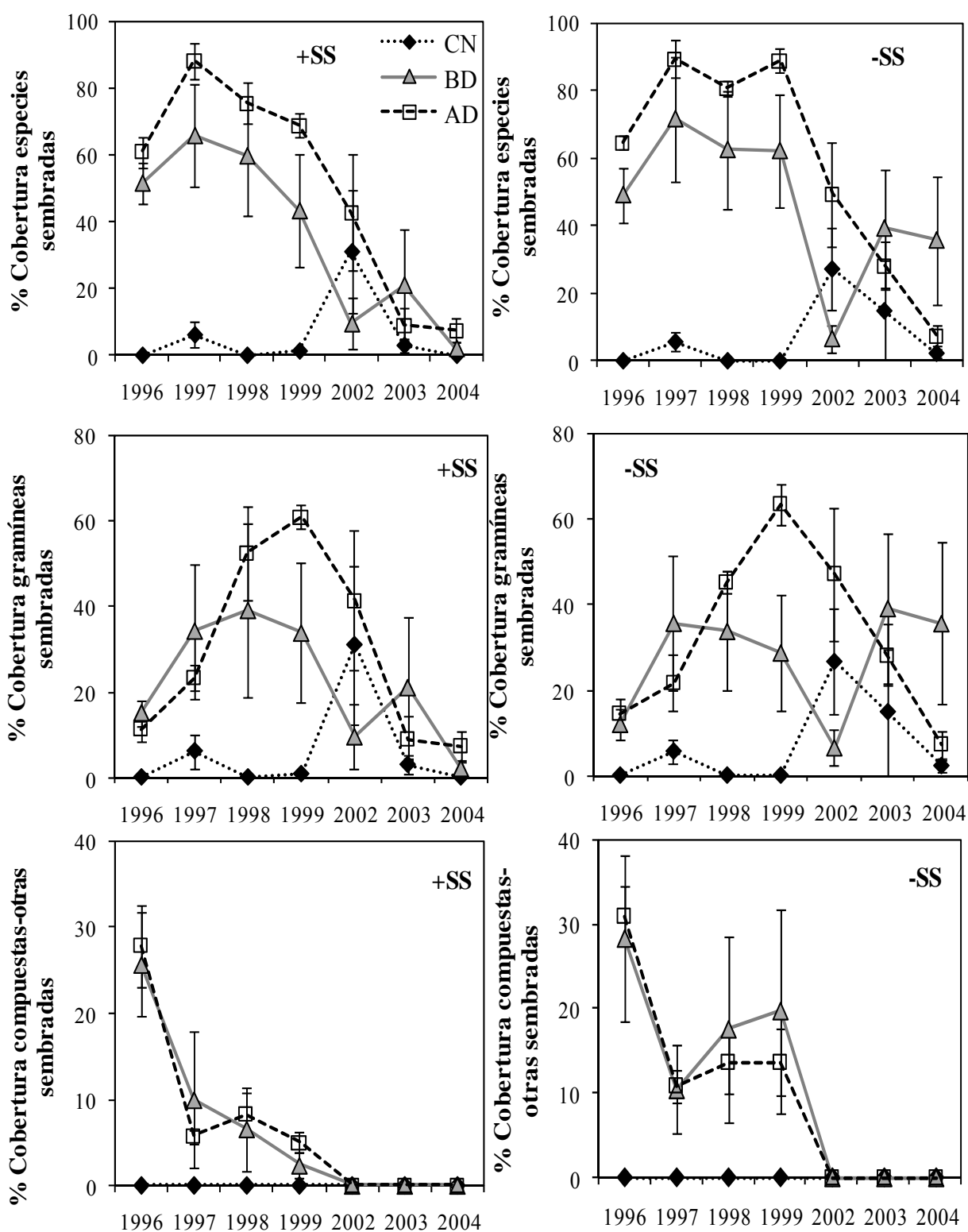
Siete de las 15 especies sembradas se establecen exitosamente en las parcelas stepping stone, siendo *Bromus inermis* la más importante de ellas (figura 4.54). Todas las especies sembradas además fueron más abundantes en los tratamientos en que fueron sembradas y hubo una disminución significativa de la abundancia de ellas en las últimas fases del experimento. A partir de 2002, la abundancia de las especies sembradas cae hasta el 40% en ambos tratamientos de siembra, con o sin stepping stone (figura 4.55). Sin embargo, se aprecia que en los dos últimos años en las parcelas con seteping stone este porcentaje se reduce significativamente a valores menores del 20% de la cobertura total, mientras que en las parcelas sin stepping stone, este porcentaje se mantiene constante. En ambos tratamientos de siembra disminuyó la dominancia de las especies sembradas con el tiempo, pero no se confirmó que el tratamiento de stepping stone fuera un factor adicional en la pérdida de dominancia de estas especies, a pesar que exista una leve respuesta de los tratamientos con stepping stone en los dos últimos años. En la figura 4.55 se observa que la cobertura conjunta de las especies sembradas disminuyó en 2002 independientemente del

tratamiento stepping stone. Sin embargo, en la figura 4.55 se aprecia que la disminución es más acentuada en el grupo de las gramíneas, pero sin ser afectadas tampoco por el tratamiento stepping stone.

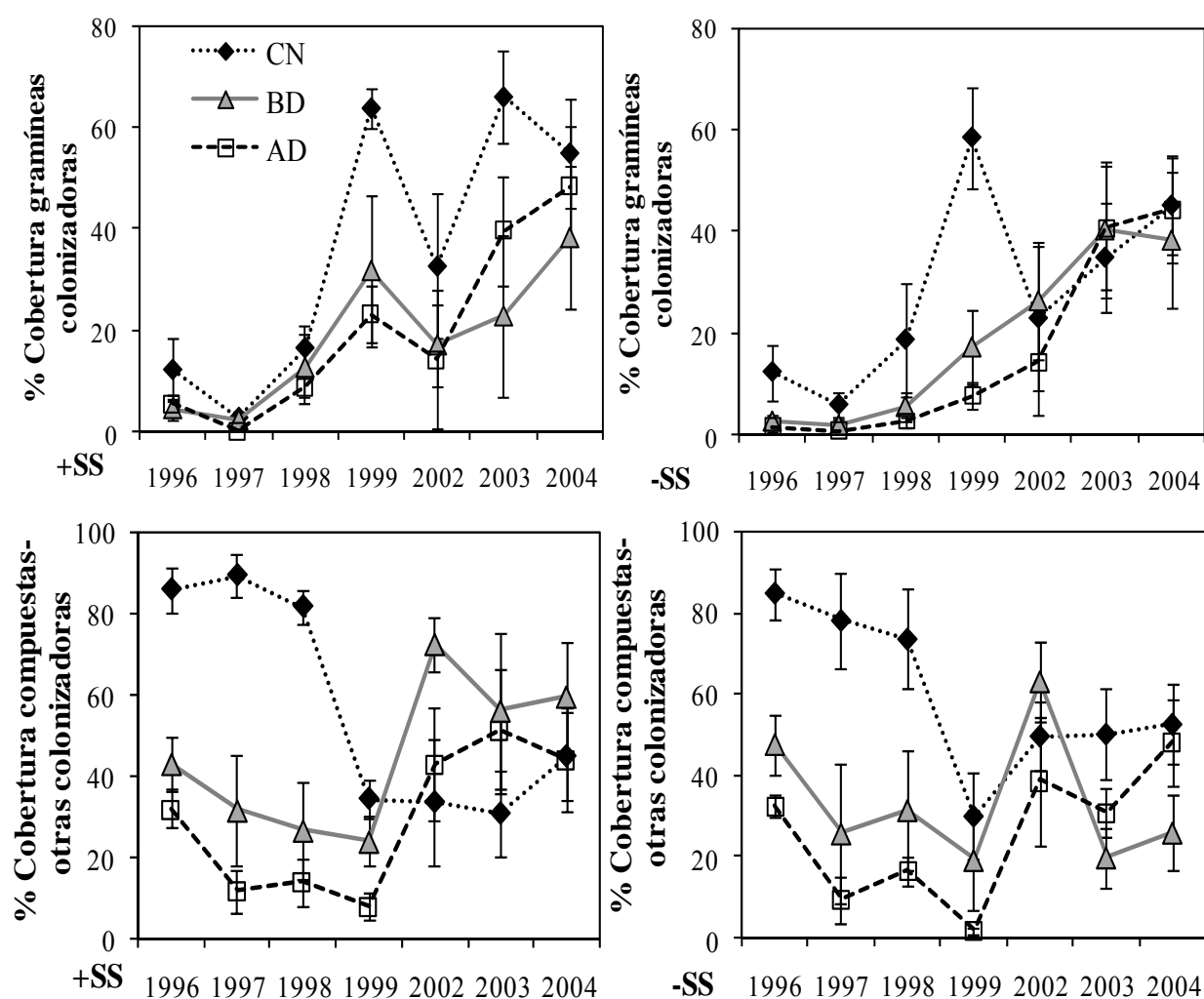


**Figura 4.54.** Respuesta de curvas principales (PRC) de los tratamientos de siembra y stepping stone frente al tiempo. PRC1 es el primer componente principal sobre el que también se ajustan los valores de las especies. CN: colonización natural; BD y AD: tratamientos de siembra en baja y alta diversidad respectivamente. +SS: tratamiento stepping stone.

Del mismo modo, hay que señalar que la respuesta anual de cada tratamiento de siembra con o sin stepping stone es muy similar (figura 4.54), siendo mayor en AD por la acción combinada de mayor número de especies sembradas, pero en general, ambos tratamientos siguen un modelo similar con o sin stepping stone. AD-SS y BD-SS presentan un leve aumento en los dos últimos años del experimento debido a un aumento de la cobertura de las gramíneas sembradas (figura 4.55) y al mismo tiempo una disminución de la cobertura de las especies colonizadoras del grupo compuestas-otras (figura 4.55). De ambas figuras se extrae que la cobertura de las especies colonizadoras del grupo compuestas-otras está correlacionada negativamente ( $r=-0,708$ ,  $P<0,001$ ) con la cobertura de las gramíneas sembradas.



**Figura 4.55.** Porcentaje anual de las especies sembradas separadas en cada grupo funcional (gramíneas, compuestas-otras y leguminosas) en la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Además, cada parcela con aplicación del tratamiento stepping stone (+SS) o sin stepping stone (-SS).



**Figura 4.56.** Porcentaje anual de las especies colonizadoras, separadas en los grupos funcionales: gramineas y compuestas-otras, en la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD; con aplicación del tratamiento stepping stone (+SS) o sin stepping stone (-SS).

El aumento de las gramineas sembradas es más acentuado en BD-SS, pero no es producto del efecto del tratamiento –SS, sino del recambio funcional de especies en el sistema, provocado por interacciones propias de competición entre especies debido a la limitación de nutrientes a una escala espacial pequeña. Esta misma situación se presenta cuando se analiza el comportamiento de los grupos funcionales sembrados (figura 4.55), entre ellos las gramineas fueron el grupo dominante durante todo el tiempo y en condiciones de bajo rendimiento (período final del experimento), no existieron las condiciones propicias para que las compuestas-otras o leguminosas dominarán dentro de la comunidad.



Una situación contraria se presenta entre las especies colonizadoras, las gramíneas colonizadoras se vieron relegadas por la alta dominancia de las gramíneas sembradas. Pero al mismo tiempo, las gramíneas sembradas facilitaron la dominancia de las compuestas-otras colonizadoras, es decir que se comprueba nuevamente un reemplazo funcional en la comunidad debido al efecto de siembra. Sin embargo, en condiciones naturales el grupo compuestas-otras es el grupo dominante, sin importar el tratamiento stepping-stone y también se evidencia un cambio funcional de dominancia en 1999 (figura 4.56), pero al mismo tiempo se observa el efecto del tratamiento de siembra sobre este grupo pero en mucho menor grado que sobre las gramíneas colonizadoras.

#### 4.5.2. Efecto sobre la composición de especies

Este análisis se centró en el cambio de la composición de especies mediante la utilización de análisis parciales de componentes principales (RDA). Este método, (explicado anteriormente) basado en la respuesta lineal de las especies, se utilizó porque la composición de especies en las diferentes parcelas de stepping-stone fue más o menos homogénea y las variables explicativas fueron categóricas. Es necesario destacar que el uso de varias combinaciones de variables explicativas y covariables en el RDA, junto con el esquema apropiado de permutación de la prueba de Monte Carlo, permiten construir pruebas análogas para probar la significancia de los términos particulares en un modelo de ANOVA. En un ANOVA todos los efectos se prueban simultáneamente. En CANOCO, análisis separados se usan para probar cada efecto por separado. Cuando las covariables se utilizan en el análisis, su efecto se elimina primero y la variación residual luego se relaciona con las variables explicativas.

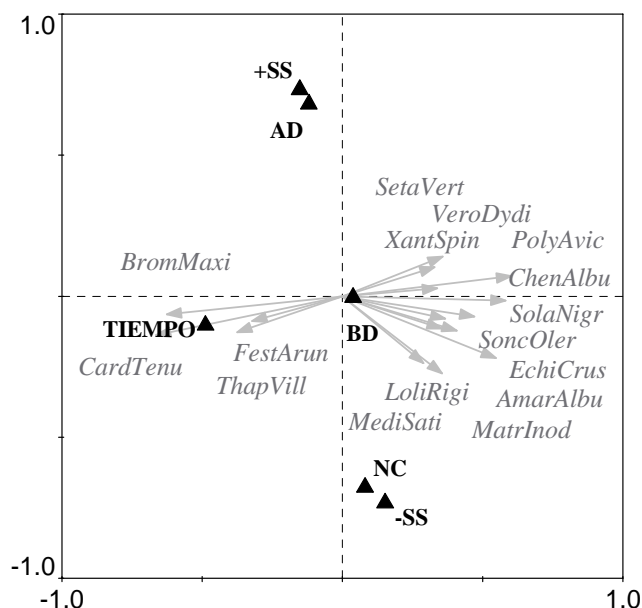
Como los datos de las especies provienen de varios muestreos anuales que incluyen las medidas al inicio del establecimiento de los tratamientos, la interacción *tratamiento\*año* se convierte en gran interés de estudio y corresponde al efecto de la manipulación del experimento. Cuando se prueba la significancia de esta interacción, las variables explicativas que identifican cada parcela (tratamiento, año, bloque, stepping stone) son utilizadas como covariables. De esta forma, se sustrae en cada parcela el promedio de cada una de estas variables sobre el tiempo y así sólo los cambios en una parcela particular son analizados.

Los análisis individuales llevados a cabo se resumen en la tabla 4.29, donde se describe la pregunta que se pretende responder en cada análisis y se muestran las variables explicativas tenidas en cuenta como factores de variabilidad y las que son eliminadas al ser tomadas como covariables. Además, cada análisis lleva la respectiva prueba de significancia de la variabilidad encontrada que corresponde a la suma de todos los ejes canónicos hallados en el RDA respectivo.

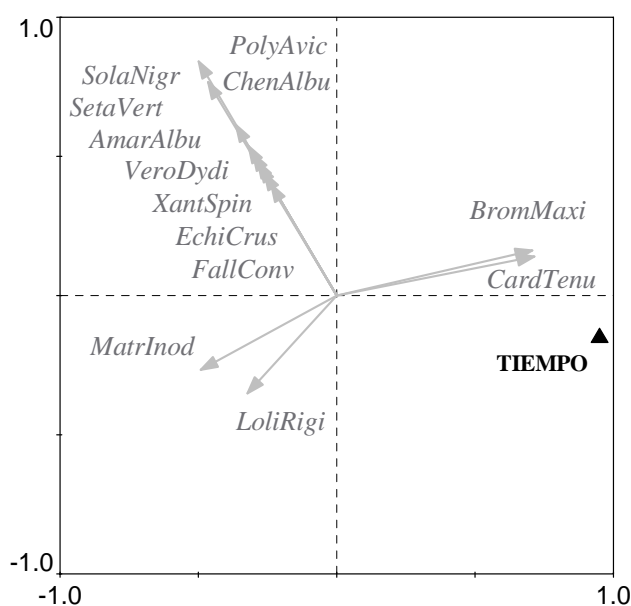
**Tabla 4.29.** Análisis de componentes principales parciales (RDA). Se presentan las variables explicativas o covariables. A: tiempo; T: tratamientos de siembra (CN, BD y AD); SS: stepping-stone; B: Bloque. Las interacciones se indican con asterisco. La variabilidad explicada se halla con las especies colonizadoras solamente o incluyendo las especies sembradas (valor entre paréntesis).

Pregunta del análisis RDA	Variables explicativas	Covariables	Variabilidad explicada	P
1. ¿La representación de especies está relacionada con las variables	A, T, SS, T*A,	B	0,437 (0,457)	0,002
2. ¿Hay una tendencia sucesional común en la representación de especies?	A	B, T, SS	0,320 (0,272)	0,002
3. ¿Hay algún efecto de las especies sembradas en la representación de especies?	T, T*A	B, SS, A	0,048 (0,062)	0,292
4. ¿Hay un efecto a gran escala del tratamiento stepping stone sobre la representación de especies?	SS, SS*A	B, T, A	0,047 (0,091)	0,002

Todas las variables explicativas (tiempo, tratamiento de siembra y tratamiento stepping stone) fueron usadas como exploratorias para obtener la totalidad de variabilidad explicable en la comunidad y los análisis particulares fueron utilizados para aislar los efectos de los tratamientos particulares entre sí. El primer análisis de la tabla 4.29 revela que todos los ejes canónicos restringidos explican cerca del 43% de la variabilidad de los datos de las especies cuando se tienen en cuenta las especies colonizadoras solamente o incluyendo las especies sembradas (45%). El primer eje fue determinado principalmente por el factor tiempo, mientras que la diferenciación de los otros ejes se debió principalmente a los tratamientos de siembra, en el cual en lados opuestos se ubican el tratamiento de siembra -AD y la colonización natural -CN con el tratamiento de siembra BD en posición intermedia entre los dos anteriores. En la figura 4.57, se muestra que la mayoría de especies colonizadoras decrecen en abundancia con el tiempo y sólo unas pocas aumentan como la gramíneas colonizadoras *Bromus maximus* y *Festuca arundinaceae*, y las compuestas-otras, *Thapsia villosa* y *Carduus tenuifolius*. Esta última especie es la única especie perenne que domina en la fase final del experimento.



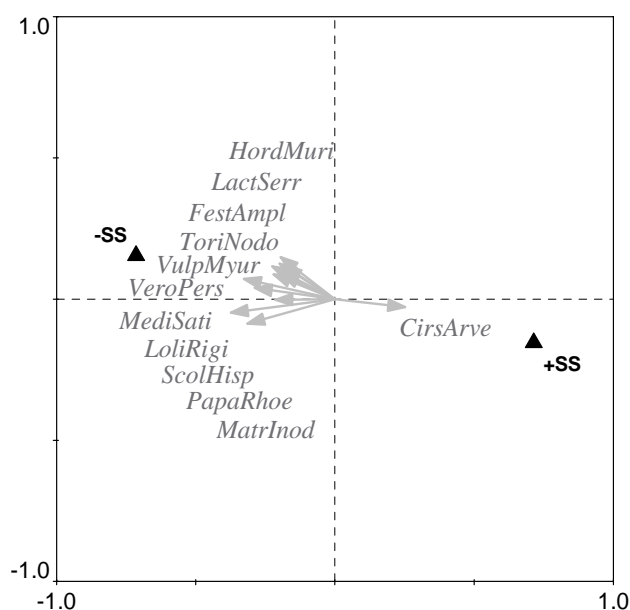
**Figura 4.57.** Análisis parcial de componentes principales (RDA) que muestra los cambios de la comunidad de plantas en las parcelas de stepping stone. Se muestra la colonización natural –CN y los tratamientos de siembra en baja –BD y alta diversidad –AD. Además el tratamiento de stepping stone +SS o sin stepping stone –SS.



**Figura 4.58.** Análisis parcial de componentes principales (RDA) que muestra los cambios temporales de la comunidad de plantas en las parcelas de stepping stone.

Cuando las variables explicativas se prueban por separado se obtiene que el tiempo (análisis 2) explica en mayor proporción (32% de la variabilidad total de los datos). En este análisis fueron solo dos las especies con valores altos en el primer eje, es decir que incrementan su abundancia con el tiempo sin importar el tratamiento de siembra o stepping stone, la gramínea *Bromus maximus* y la compuesta-otra *Carduus tenuifolius* (figura 4.58).

En años intermedios dominaron la comunidad las especies *Matricaria inodora* (compuesta-otra) y *Lolium rigidum* (gramínea), mientras que fueron en su mayoría especies del grupo compuestas-otras que dominaron en el año de establecimiento del experimento. El análisis 4 prueba el efecto del tratamiento de stepping stone sobre la facilitación de la sucesión al incluir inoculo de suelo proveniente de comunidades de sucesión secundaria. Las variables explicativas explican sólo el 4,7% de la variabilidad total y solo una especie se ve positivamente influenciada por el tratamiento de stepping stone (+SS), la compuesta-otra *Cirsium arvense* (figura 4.59 y 4.60).



**Figura 4.59.** Análisis parcial de componentes principales (RDA) que muestra la respuesta de las especies colonizadoras a los tratamientos con stepping stone (+SS) y sin stepping stone (-SS).



**Figura 4.60.** *Cirsium arvense*, especie colonizadora del grupo compuestas-otra.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA

#### 5.1.1. Ensamblaje de las comunidades

##### *Especies sembradas*

El diseño de un experimento a largo plazo cuenta con varios problemas metodológicos como el número de replicaciones y el tamaño de las parcelas a ser utilizados, ya que las implicaciones ecológicas del experimento dependen del realismo y la factibilidad de los tratamientos para la restauración (Leps 2004b). El área utilizada (10 m<sup>2</sup>) es grande en comparación con otros experimentos de diversidad, pero fue planeada de esta forma para prevenir la dispersión de especies entre parcelas, lo cual tuvo relativamente poco éxito ya que no impidió la dispersión de las especies anuales, que conlleva directamente a que la composición de especies entre tratamientos confluya con el tiempo pero mucho más rápido entre parcelas de un mismo bloque. En Holanda, con un protocolo similar, casi el 73% de las especies sembradas son abundantes en las parcelas de colonización natural (Fukami *et al.* 2005), mientras este porcentaje para nuestro experimento fue inferior al 5%, aunque el efecto de dispersión siguió siendo muy importante entre las especies anuales y tempranas en la sucesión.

La otra limitación debida al diseño del experimento fue la falta de réplicas en las mezclas de baja diversidad. Esto implica que no es estadísticamente posible conocer los efectos en los bloques causados por factores ambientales y por la composición de las mezclas de semillas sembradas. Este efecto es alto si se tiene en cuenta que las diferencias observadas entre los valores mínimos y máximos de las respectivas mezclas BD también lo fueron. Pero debido a que el rendimiento de la mejor mezcla BD estuvo siempre entre los mejores rangos de rendimiento en AD, gracias a la especie dominante *Bromus inermis*, aún es posible examinar el efecto de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema en BD, teniendo como base de comparación el efecto de identidad de esta especie. Sin embargo, estas diferencias experimentales pueden enmascarar ciertos factores ocultos no

cuantificables (Huston 1997), como ciertos procesos bióticos y abióticos del suelo, que pueden tener un efecto negativo sobre la productividad (Wardle 2001a).

Así mismo, las diferencias encontradas entre ambos tratamientos de diversidad pueden estar relacionadas con varios aspectos asociados al establecimiento de las especies en ambas mezclas de diversidad (Grime 1997b, Huston 1997, Huston *et al.* 2000, He *et al.* 2002, Brose *et al.* 2003). En un ambiente controlado, cuando las semillas son sembradas en el campo, las especies germinan en diferentes secuencias, lo que conduce a diferencias en la competencia entre comunidades (Bazzaz 1996, Bever *et al.* 1997). Las condiciones iniciales de establecimiento de las especies sembradas indican que una especie nunca germinó (*Galium verum*) y otras no lo hicieron bien, llegando a ser excluidas rápidamente por competencia (*Matricaria chamomilla*, *Trifolium subterraneum* y *Poa trivialis*). Por tanto, a diferencia de la opinión de van der Putten *et al.* (2000), aquí se argumenta que la desaparición o el poco éxito de algunas de las especies sembradas aminoró el efecto de la diversidad sobre la productividad, en especial si se considera la escasa dominancia de las leguminosas en la comunidad. Sin embargo, esta apreciación no puede comprobarse experimentalmente debido a que el rendimiento de cada especie no se chequeó con monocultivos individuales de ellas, ni tampoco se realizaron tratamientos adicionales para estimar las consecuencias de la densidad de siembra aplicada.

De este modo tenemos que sólo cuatro de las quince especies sembradas son dominantes durante la mayor parte de los años en evaluación, mientras la mitad de las restantes se comportan como subordinadas y otras desaparecen completamente, a pesar de que todas ellas son especies perennes de estadios tardíos de la sucesión típicas de la dehesa. Adicionalmente, el éxito de las gramíneas (*Bromus inermis*) repercutió negativamente en el desarrollo de especies del grupo compuestas-otras (*Plantago lanceolata*, *Sanguisorba minor*) y las leguminosas (*Lotus corniculatus*) que solamente alcanzaron dominancia en ausencia de la especie anterior. El comportamiento de las gramíneas está acorde con varias evidencias teóricas y experimentales (Aarssen 1997, Huston 1997, Grime 1998), que sugieren que el grado con que una especie afecta la funcionalidad del ecosistema, es probablemente predecible de su contribución a la biomasa total. Esto está acorde, también, con la idea que las propiedades del ecosistema están determinadas hasta cierto punto por las características de las especies dominantes y,

además, son relativamente insensibles a la variación en la riqueza de especies en circunstancias donde cambios en la funcionalidad del ecosistema son atribuidos a cambios en el número de especies subordinadas y transitorias (Grime 1998).

El éxito de establecimiento de las especies sembradas, por tanto dependió en buena medida de los atributos específicos de los distintos grupos funcionales. La persistencia de las gramíneas, por ejemplo, fue más dependiente de las características que les permiten ser dominantes, entre las cuales el crecimiento vertical aumentó el éxito de establecimiento, pero no fue suficiente para competir exitosamente al lado de la gramínea dominante *Bromus inermis*. Mientras que las especies de crecimiento en roseta (especies de *Poa*) tuvieron un rendimiento bajo-moderado desde su establecimiento en la comunidad. De tal forma, se observó que el éxito de las gramíneas estuvo muy relacionado con sus adaptaciones al hábitat y atributos que le permiten competir por recursos en la comunidad. Las compuestas-otras y leguminosas, también dependieron de la forma de crecimiento para establecerse ya que, la mayoría de especies, han desarrollado mecanismos que les permiten competir ante condiciones adversas. Por ejemplo, las leguminosas presentan diferente tamaño de semilla dependiendo si son tolerantes a la sombra o heliófilas, mientras en las compuestas este comportamiento está más asociado a la forma de crecimiento y al oportunismo en la colonización.

Sin embargo, dentro de los mismos grupos funcionales, algunas especies son más específicas del tipo de hábitat, como el caso de la compuesta-otra *Galium verum* que se establece bien en pastizales de suelos arcillosos (Pakeman *et al.* 2002; parcelas del proyecto CLUE del Reino Unido, van der Putten *et al.* 2000), pero falló rotundamente en nuestro sitio así como en el experimento del proyecto CLUE de la República Checa, a pesar que es una especie nativa de hábitats cercanos a ambos sitios. Esto comprueba que se debe ser muy cauto a la hora de utilizar especies comunes y potencialmente dominantes para ser usadas en rangos de condiciones de hábitats diferentes con propósitos de restauración: tres de las especies utilizadas en este estudio se desarrollan bien en comunidades remanentes o perturbadas: *Plantago lanceolata* y *Sanguisorba minor* (Leps *et al.* 2007), y *Bromus inermis* (Pakeman *et al.* 2002), sin embargo *Galium verum* se establece bien en unos hábitats, pero mal en otros, debido a la no germinación de sus semillas a pesar de ser una especie común en zonas de dehesa (Blanco *et al.* 1989).

A diferencia del estudio de Pakeman *et al.* (2002), las gramíneas en nuestro experimento no se establecieron óptimamente cuando se incluyó la especie dominante *Bromus inermis*. Además, estas gramíneas sembradas no se dispersaron muy bien por las parcelas en que no fueron sembradas, aunque sí se encuentran individuos de estas gramíneas, la proporción de aparición de alguna de ellas como dominantes está en una frecuencia inferior al 5%, en contraposición con otros experimentos CLUE como Holanda (Fukami *et al.* 2005). *Phleum pratense* resalta aún más la diferencia de nuestro sitio con los demás sitios CLUE en Europa, ya que no se encontró en otra parcela diferente a la que fue sembrada. Tal vez su forma de dispersión autocórica le impidió dispersar sus semillas con éxito. El tamaño de la semilla es una característica clave para la regeneración del nicho de especies de pastizales y afecta la competencia y la habilidad de dispersión de las especies (Tilman 1997b, Turnbull *et al.* 1999, Jensen & Gutkunst 2003). La dispersión de las semillas se facilita por el tamaño de las mismas, sin embargo, de la visualización de pesos de semillas (gr/1000 semillas; obtenidos de <http://epic.kew.org/>) de las especies sembradas, vislumbra que la mayoría de las especies utilizadas son de tamaño grande, excepto las especies de *Poa* (*P. pratensis* y *P. trivialis*) y *Phleum Pratense* (Ver Anexo 1).

Hay experimentos que muestran que la fertilidad del suelo y las perturbaciones ambientales controlan el proceso de ensamblaje de una forma que hace predecible la diversidad final. Las leguminosas sembradas a pesar de su ventaja de fijación de nitrógeno fue el único grupo funcional que no perpetuó su ventaja inicial, al igual que lo encontrado por Körner *et al.* (2007), por lo tanto el efecto de inicio de establecimiento para este grupo desapareció en la primera estación. Para las comunidades de gramíneas y compuestas-otras sembradas parece que se requiere mucho más tiempo para que los efectos iniciales que ayudan a su establecimiento desaparezcan.

Como se ha planteado, la persistencia de los efectos iniciales de establecimiento son mayores en el grupo de las gramíneas y en especial en *Bromus inermis* durante todo el tiempo. La exploración inicial del suelo y la formación de biomasa radical durante la fase de establecimiento parece determinar el status competitivo de esta especie. Por el contrario, el recambio regular del índice de área foliar hasta valores bajos no son un indicativo que resalte las diferencias con las condiciones creadas inicialmente (Körner *et al.* 2007). En este sentido las plantas individuales mantienen un equilibrio funcional entre el crecimiento



del vástago y la raíz, excepto por las leguminosas que se recuperan rápidamente de la supresión como resultado de su aparición tardía (Brouwer 1983). Peco *et al.* (2005) establecen que varias especies de leguminosas, entre las que se incluyen varias del género *Trifolium* se encontraron exclusivamente asociadas a sitios con pastoreo, explicando en parte el poco éxito de este grupo funcional en sitios de dehesa con abandono de este tipo de manejo. El éxito de pocas especies sembradas es persistente en el tiempo, pero se espera finalmente la confluencia de los tratamientos de siembra con la colonización natural, una vez estas especies pierdan completamente su efecto de dominancia (Fukami *et al.* 2005). Sin embargo, el no cortar anualmente las comunidades en el sitio de España provoca que el efecto de la hojarasca permita que la diferenciación continúe en el tiempo, a diferencia de los otros sitios CLUE /excepto Holanda), en que se perdió más rápido en el tiempo.

### ***Colonización natural***

Comparando con otros estudios, estimamos que los estudios de sucesión e invasión tienen los mismos principios básicos (Leps *et al.* 2001). Los resultados de este estudio, por tanto, pueden ser explicados en términos de invasión, con lo cual al mismo tiempo que se analizan aquellas características de la comunidad que las hacen más propensas a la invasión, se revelan las condiciones que afectan la invasión de especies colonizadoras. Por consiguiente, cuando nos referimos a una especie invasora estamos haciendo referencia a una especie colonizadora que generalmente son especies anuales y muy frecuentes en las dehesas, y que corresponden en su gran mayoría a malas hierbas de cultivo.

Las parcelas de este estudio, junto con la del sitio CLUE del Reino Unido, que tienen en común suelos pobres, muestran que la alta siembra presenta una menor proporción de supresión de especies colonizadoras que otros países. Así mismo, la supresión en las mezclas de baja diversidad en los cinco sitios pertenecientes del proyecto CLUE, muestra una considerable variación en la supresión de malas hierbas (Leps *et al.* 2001), tanto que para nuestro caso, el efecto de la supresión fue mucho más homogéneo entre las réplicas del tratamiento de alta diversidad (Hedlund *et al.* 2003). La gran variabilidad de las distintas mezclas del segundo tratamiento corrobora el punto de vista de Huston (1997), quien concluye que los efectos de especies individuales pueden ser importantes en los experimentos de diversidad. Nuestros datos sugieren que existe un cambio en el modelo de

dominancia de la comunidad después de la siembra de especies, pero no se observó un incremento claro de la relación P:A, pero sí de la composición de especies. A diferencia de nuestros resultados, Hector *et al.* (2001) encontraron que las mezclas tienen bajos niveles de invasión con respecto a los más resistentes monocultivos.

Las similitudes en la composición de especies encontrada entre las parcelas de un mismo bloque, indistintamente del tratamiento, está altamente influenciado por reglas de ensamblaje, tal como ha sido propuesto por Körner *et al.* (2007). El establecimiento es una fase crucial en el desarrollo de las comunidades por lo que uno de los problemas asociados a los experimentos de diversidad es que la siembra en una única fecha termina rompiendo la sincronía entre las poblaciones causando, a largo plazo, mayor vulnerabilidad a extinciones locales por singularidades o perturbaciones ambientales. Este problema se agudiza, aunque no fue este nuestro caso, por la práctica de sembrar mezclas de semillas en suelo desprovisto (por ejemplo Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999) que aumenta considerablemente el error experimental. Por tanto, en experimentos que intentan probar la hipótesis de la diversidad, incluido el nuestro, se hace necesario conocer la magnitud del efecto de la llegada de las distintas especies o grupos funcionales. El papel que ciertas especies o grupos funcionales juegan en la comunidad se determina en alto grado desde su establecimiento inicial. De tal forma, que el efecto de la siembra sobre la sincronía inicial de la composición es el responsable directo de la discrepancia de resultados entre comunidades naturales y experimentales simplemente porque la siembra da prioridad no intencionada a las especies anuales de rápido crecimiento por el efecto de muestreo/selección. Este tipo de especies son muy abundantes en las dehesas cuando se comparan con otros tipos de bosques analizados en el noroeste de España, mientras que en otros ecosistemas asociados con *Quercus pyrenaica* la cobertura está por debajo del 10% (Tárrega *et al.* 2007), razón por la cual desde las fases de establecimiento están dirigiendo la similaridad de especies entre los tratamientos en especial cuando la mayoría de especies sembradas van perdiendo su carácter de dominante a través del tiempo.

Por el contrario, la divergencia en la composición de especies, persistente en el tiempo, de los tratamientos de siembra y la colonización natural en el experimento CLUE de Holanda es explicada por la variación biótica inicial, que dirige el ensamblaje inicial de la comunidad a través de mecanismos de inhibición y la facilitación (Fukami *et al.* 2005).

En otras palabras, estos autores exponen que las especies sembradas directa o indirectamente afectan el potencial de establecimiento de las especies colonizadoras, y que estos efectos primarios, desde el año inicial de experimentación, colectivamente causan este alto grado de divergencia. En contraposición con estos resultados, las condiciones iniciales de establecimiento en nuestras parcelas parecen desaparecer con el tiempo a medida que la mayoría de especies sembradas van desapareciendo de las comunidades. Esto corrobora que el establecimiento inicial depende del contexto específico de cada sitio, suelos ricos en nutrientes en el caso de Holanda y suelos pobres en nutrientes y muy ácidos en España (van der Putten *et al.* 2000). De la misma forma, la siega anual introduce oportunidades para que las especies sembradas bien establecidas dirijan la sucesión, mientras que en condiciones de limitación de espacio debido a la acumulación de biomasa seca, indica que las reglas de ensamblaje son más determinantes como proponen Fukami *et al.* (2005)

Al inicio del experimento, en condiciones naturales, es más probable que especies anuales pioneras de rápido crecimiento dominen durante las fases de establecimiento de la comunidad. Con el tiempo, la sincronía inicial puede desaparecer, pero los efectos del establecimiento pueden prolongarse con lo cual se afecta la estructura de la comunidad y la biomasa. Se ha establecido que la dominancia de ciertas especies en comunidades de pastizales maduras puede ser el resultado de efectos de establecimiento (Grime 1998), que a la vez puede afectar la composición de la comunidad por una serie de años. En la colonización natural, se espera que el ensamblaje haya sido producto de la variabilidad natural de la llegada y germinación de especies, mientras que en las parcelas de siembra esta variabilidad haya sido eliminada por las especies sembradas en una misma fecha.

Nuestros resultados sugieren, por tanto, que existen limitaciones de dispersión de las especies sembradas que pueden ser vistos como limitaciones para propósitos de restauración (Hutchings & Booth 1996, Pywell *et al.* 2002), pero para mantener la composición de especies también es importante en sentido contrario (Ozinga *et al.* 2005). Adicionalmente, el éxito de dispersión de las colonizadoras, ya sea entre parcelas o a través del banco de semillas del suelo tiene, que verse en otro contexto propio de la dispersión de estas especies en la dehesa que por su parte contribuyen a la confluencia en la composición de especies entre tratamientos en contraposición con el punto de vista de Leps *et al.*

(2007). En este sentido, este hallazgo concuerda con los resultados de Fukami *et al.* (2005) que encuentra que la convergencia se da por similitudes en la composición de grupos funcionales y además lo resaltan como un aspecto determinante en el proceso de la restauración (Pywell *et al.* 2003).

Aunque la convergencia de la composición de especies entre los tres tratamientos se presenta hacia el período final de experimentación, el ensamblaje inicial también es importante de acuerdo con Körner *et al.* (2007). Diamond (1975) propuso que la composición de la comunidad se caracteriza por una serie de reglas de ensamblaje que puede ser predecible por pocas variables claves como el tamaño del conjunto de especies, ambientales abióticas e interacciones interespecíficas. Sin embargo, la composición puede variar entre sitios en que las variables claves parecen ser similares y sugiere por tanto que el tiempo de llegada de las especies invasoras conducirá a equilibrios estables múltiples (Mouillot *et al.* 2007).

El modelo de ensamblaje de Mouillot *et al.* (2007), aunque con controversia, puede ser una explicación sustancial para las similitudes de las fluctuaciones anuales de los tratamientos de siembra y la colonización natural en varias características de la comunidad, independiente de la diversidad, como el número de especies que colonizan las parcelas o la biomasa exhibida. En primer lugar, no importa el tiempo de entrada de las especies, sino que las especies colonizadoras tengan acceso a todas las comunidades establecidas y si esto resulta válido, entonces la composición de especies convergerá hacia una única configuración en localidades con condiciones ambientales similares. Esto se observa claramente entre BD y CN en las proximidades de un mismo bloque donde la gramínea dominante, *Bromus inermis*, no se presenta. De tal forma, que esta especie crea condiciones ambientales diferentes en AD, principalmente limitaciones de espacio, que limitan la colonización de especies del mismo grupo funcional. Sin embargo, cuando la cobertura efectiva de los tratamientos de siembra cae hasta niveles por debajo del 40% (ver figura 4.14) de la cobertura total de la parcela, los tres tratamientos convergen entre sí.

Es claro que existen diferencias funcionales entre los tratamientos, por ejemplo, las gramíneas son el grupo funcional más importante en condiciones naturales, mientras que en los tratamientos de siembra, la mayoría de gramíneas colonizadoras son inhibidas por la gramínea sembrada dominante, *Bromus inermis*. De la misma forma, Fargione *et al.* (2003)

encontraron que cada grupo funcional residente fue más efectivo en inhibir invasoras del mismo grupo funcional. Debido a que la composición de especies en nuestro experimento parece no verse afectada por la historia de invasiones ya que al final convergen, nuestros resultados concuerdan con Diamond (1975), quien asevera que la historia de invasiones no es importante ni tampoco que las especies que invadan una comunidad sean altamente variables.

Sin embargo, nuestro experimento sugiere que en la comunidad más diversa se incrementó la resistencia a las invasiones, debido a que contó con un competidor fuerte que le niega a estas invasoras el acceso a los recursos limitantes (Tilman 2004). Esto significa que las reglas de ensamblaje probablemente se basan en la disponibilidad de recursos (Turnbull *et al.* 2004). De ser así, las especies tienen mayor probabilidad de colonizar con éxito si son capaces de utilizar los recursos a los que los residentes ya presentes no pueden acceder. Por tanto, el encuentro entre colonizadoras y residentes debe ser un factor determinante en el éxito de la colonización (Tilman 2004) y en la convergencia con las comunidades menos resistentes, o que presentan competidoras menos fuertes. Si la convergencia se establece significa que la invasión se facilita a medida que las especies sembradas dominantes pierden importancia, simultáneamente las especies invasoras sobreponen totalmente los nichos de estas especies establecidas (Tilman 2004), situación que indica que el encuentro entre los grupos funcionales de las especies invasoras y las especies residentes es crítico para el éxito de la invasión.

En general, el comportamiento de las leguminosas cambia con la interacción con los otros dos grupos funcionales, gramíneas y compuestas-otras, tal y como ha sido observado por Turnbull *et al.* (2004). Los experimentos de diversidad han mostrado que las parcelas que contienen al menos una especie de leguminosa tienen más alta disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Spehn *et al.* 2002, Scherer-Lorenzen *et al.* 2003), que puede inhibir la germinación de leguminosas invasoras. En nuestro caso, ninguna leguminosa colonizadora fue importante en las parcelas de siembra, mientras que en algunos años *Medicago sativa* fue importante en condiciones naturales. Sin embargo, tal como afirman Peco *et al.* (2005) en las dehesas, las leguminosas se encuentran exclusivamente asociadas a sitios de pastoreo. Independientemente del mecanismo involucrado en el bajo éxito de las especies de leguminosas, tanto en condiciones naturales como en siembra, la habilidad

---

---

reducida de las leguminosas para invadir parches establecidos con otras especies leguminosas se enmarca dentro de las reglas de ensamblaje de la comunidad que las hace resistentes a las invasiones (D'Antonio *et al.* 2001; Munday 2004).

Se ha encontrado que la leguminosa sembrada *Trifolium pratense* es muy resistente a la invasión por otras leguminosas (Turnbull *et al.* 2004) y al mismo tiempo es muy exitosa en invadir otras parcelas en que se encuentre otra leguminosa. El comportamiento de las leguminosas parece ser mediado por la presencia de otras especies diferentes a su grupo funcional (figura 4.13). Hay un modelo de desaparición de *Trifolium fragiferum* al tiempo que desaparece la compuesta-otra sembrada *Plantago lanceolata*; y *T. pratense*, *Medicago lupulina* y *T. subterraneum* desaparecen junto con *Phleum pratense*. Las compuestas-otras tienden a un crecimiento más robusto que las gramíneas y además tallos de la inflorescencia más leñosos, que proporcionan mayor sostén para las trepadoras y por tanto favorecen el balance de competición a favor de las leguminosas (Turnbull *et al.* 2004).

Estudios previos de invasión que utilizan gradientes de diversidad usualmente muestran que las mezclas más diversas tienen mayor resistencia a la invasión (Levine & D'Antonio 1999), mientras que los estudios de observación de comunidades naturales algunas veces muestran resultados opuestos (Von Holle 2005). El estudio de Turnbull *et al.* (2004) muestran, además, que las especies establecidas pueden crear condiciones heterogéneas para que las especies de gramíneas y compuestas-otras ofrezcan oportunidades para las leguminosas trepadoras y no trepadoras. Esto dependerá en gran parte si las mezclas utilizadas se comportan como un promedio de sus componentes o al contrario mantienen una estructura de parche distintiva. El problema de los experimentos de diversidad es que establecen parcelas de más alta diversidad y por lo tanto carecen de estructura del parche característico de comunidades naturales, donde las limitaciones de reclutamiento y crecimiento vegetativo sobre largos periodos de tiempo pueden crear parches grandes, mono-específicos o inclusive mono-funcionales. Esto puede explicar algo de la discrepancia surgida entre los estudios observacionales y experimentales que entrelazan la invasibilidad con la diversidad residente (Levine & D'Antonio 1999).

### 5.1.2. Composición de especies y de grupos funcionales

Nuestros resultados enfatizan la importancia de atributos funcionales de las especies y la identidad de especies en adición a la riqueza de especies per se (Hooper *et al.* 2005). Algunos autores analizan la diversidad en términos del número de especies (Leps *et al.* 2001, 2004), pero otros tienen en cuenta además la diversidad funcional que es un parámetro que covaría al lado de la riqueza (Zavaleta & Hulvey 2007). Varios problemas asociados al diseño experimental, complican la tarea de separar los efectos debidos a la diversidad de especies y a los grupos funcionales (Reich *et al.* 2004). En nuestro experimento, por ejemplo, sólo el tratamiento de alta diversidad está generando un efecto de muestreo (Wardle 2001b), al aumentar la probabilidad de que un grupo funcional determinado contenga una especie dominante que persista a lo largo del tiempo. Mientras que en la siembra de baja diversidad, al emplear dos gramíneas por una compuesta-otra y una leguminosa, se le está dando mayor importancia al primer grupo tratando de imitar la alta dominancia de este grupo en condiciones naturales y para asegurar que al menos una de ellas fuera dominante (Leps *et al.* 2001).

A pesar de estas restricciones metodológicas, podemos argumentar firmemente el papel predominante que muestran las compuestas-otras colonizadoras en la estructuración de las comunidades producto de la siembra: 1) el mecanismo de respuesta de este grupo está relacionado con la dominancia de las gramíneas colonizadoras en condiciones naturales y de la gramínea sembrada dominante *Bromus inermis* en ambos tratamientos de siembra; 2) *B. inermis* suprime otras gramíneas colonizadoras y sembradas estimulando la dominancia de las compuestas-otras colonizadoras; y 3) la biomasa de las compuestas-otras está correlacionada negativamente con el número de especies que colonizan. Como otros estudios han encontrado la facilitación de la gramínea sembrada, *B. inermis*, en AD sobre las compuestas-otras no necesariamente está condicionado por un aumento de biomasa, sino que en comunidades de diversidad más alta puede deberse al reemplazo de la biomasa en lugar de ser adicionada (Zavaleta & Hulvey 2004).

El efecto negativo de *B. inermis* sobre las gramíneas colonizadoras, por tanto tiene un efecto positivo e indirecto sobre las compuestas-otras que reemplazan funcionalmente a las gramíneas por su mejor adaptación a limitaciones por luz (Zavaleta & Hulvey 2007). Este reemplazo funcional, hace que las compuestas-otras colonizadoras aumenten su biomasa o

el uso de recursos mediado por la disminución en el número de especies de gramíneas colonizadoras, pero también es importante el efecto particular de las especies sembradas. Este mecanismo es factible ya que nuestras parcelas presentan productividades bajas y hay una carencia de relación entre la biomasa de las colonizadoras y de las sembradas. Se ha encontrado que *B. inermis* excluye competitivamente otras gramíneas colonizadoras, pero sin aumentar su biomasa, asimismo el efecto positivo sobre las compuestas-otras no se da por la adición de nuevas especies sino por la ganancia de la abundancia de las colonizadoras ya presentes.

Por lo tanto, este hallazgo es similar al establecido en otros experimentos que han encontrado que la diversidad funcional (o las características funcionales particulares de las especies), en lugar de la riqueza de especies *per se*, predice la magnitud y variación de procesos ecosistémicos particulares (Hooper & Vitousek 1997, Wardle *et al.* 1997b, Symstad 2000, Dukes 2001b). En la escala espacial pequeña (subparcela), que se asocia al efecto de una planta individual sobre las circundantes, las interacciones competitivas pueden funcionalmente estimular la coexistencia entre especies diferentes y la desaparición de especies similares a las plantas vecinas persistentes (Walker *et al.* 1999). Este mecanismo de coexistencia, permite que los distintos grupos funcionales persistan en el tiempo en comunidades creadas experimentalmente a diferencia de aquéllas, por ejemplo, sujetas a la remoción aleatoria de especies (Zavaleta & Hulvey 2007).

El efecto de la diversidad de nuestro experimento está asociado también a la supresión de colonizadoras que intentan establecerse en lugares circundantes a la gramínea sembrada dominante. Pero, cuando se contabiliza el número de especies totales a nivel de toda la parcela, este efecto queda imperceptible. Por lo tanto, se asume que los modelos de variabilidad y cambios en la riqueza y abundancia de las especies a escala pequeña, probablemente afectan los procesos de los ecosistemas creados experimentalmente en concordancia con el punto de vista de Zavaleta & Hulvey (2007). Estos autores observaron que las respuestas de las especies a lo largo del tiempo pueden ser el resultado de cambios en la diversidad funcional que es acompañado por disminuciones de la riqueza de especies, con un grupo funcional específico, hierbas activas de estadios tardíos jugando un papel principal en la respuesta de la colonización natural. La supresión de especies de plantas



tempranas en la sucesión (malas hierbas de cultivo) por otras de estadios más tardíos se considera como una función de la diversidad de especies en las mezclas sembradas.

La pérdida de las gramíneas colonizadoras tiene importantes efectos sobre la composición de la flora remanente, y así cambia la dinámica y diversidad de la vegetación, pero no impacta en la productividad. Por el contrario, la pérdida de la mayoría de especies sembradas tuvo un impacto mayor, debido a que las colonizadoras se beneficiaron haciendo que los tratamientos convergieran en la composición de especies al final del experimento. Así, el efecto de pérdida de las gramíneas colonizadoras no tuvo un efecto directo sobre la funcionalidad del ecosistema, mientras que la pérdida de gramíneas y compuestas-otras sembradas tuvieron un efecto negativo sobre otras leguminosas sembradas a las que ofrecían soporte y protección, especialmente en las condiciones secas del verano en que ocurren con más frecuencia los efectos de supresión (Thomas 1984). Sin embargo, pueden presentarse otros efectos positivos y compensatorios entre diferentes grupos funcionales, ya que la eliminación de un grupo funcional generalmente no generó grandes efectos con respecto a la cobertura total, biomasa o productividad. Generalmente, en condiciones en que la sobreposición es alta y la competición por recursos es intensa, la pérdida de una especie dada puede ser ampliamente compensada por otra especie, resultando en una biomasa y productividad menos sensible a la pérdida de especies (Hooper & Vitousek 1997, Hooper 1998).

En las comunidades establecidas se observaron además fluctuaciones anuales altas, con un rápido incremento inicial en cobertura, productividad y biomasa (reflejando colonización y sucesión inicial en el suelo descubierto), seguido por una alta disminución de estas propiedades originadas por condiciones secas y con nuevos incrementos de biomasa y cobertura luego que las condiciones mejoraron. En el análisis de estas fluctuaciones anuales y las similitudes de comportamiento entre los tratamientos de siembra y la colonización natural no se detectó ningún efecto asociado a la pérdida de grupos funcionales a través de los años en la productividad o biomasa, aunque es una de las causas importantes en la mayor estabilidad de la productividad y abundancia alcanzada en el tratamiento de alta diversidad, es decir aquí se presentaron abundancias más homogéneas entre las especies. Hay grandes diferencias entre bloques replicados a través del estudio y es aparente que la presencia de las especies sembradas dominantes fue capaz,

al menos parcialmente, de reducir esta variación. Estos resultados sugieren que existen efectos compensatorios (Wardle *et al.* 1999), consistente en que la pérdida de un subconjunto de especies puede ser enmascarada por un incremento de la riqueza de las especies remanentes. Esto ayuda a explicar el porqué la pérdida de componentes significativos a menudo no resulta en la caída de la riqueza total de especies a escala de toda la parcela.

Tampoco hay evidencia de que la pérdida permanente de subconjuntos de especies tiene consecuencias unidireccionales o negativas para las propiedades del ecosistema, ya que son compensadas rápidamente por los atributos de otros componentes de las especies remanentes. Esto se presenta con hallazgos que puntualizan el papel de la composición de la vegetación y la significancia de las especies dominantes en dirigir la funcionalidad del ecosistema (Hooper & Vitousek 1997, Tilman *et al.* 1997, Wardle *et al.* 1997b, Grime 1998). Del mismo modo, no se encuentran efectos unidireccionales de la eliminación de grupos funcionales sobre la estabilidad (variabilidad temporal), o heterogeneidad espacial de las propiedades consideradas. Parte de las razones por las que no se detectaron estos efectos puede ser debido a que el sistema parece estar grandemente amortiguado contra los efectos de pérdida y ganancia de especies, ya que las especies anuales que colonizan son muy oportunistas, dependiendo de perturbaciones periódicas que les permitan evadir la competencia sin invertir demasiados recursos. Por tanto, la exclusión de un subconjunto de especies puede ser compensada fácilmente por especies de otro grupo funcional, sin que en ello se involucren grandes cambios en la producción de biomasa, todo lo contrario a lo encontrado por (Hooper 1998).

El éxito de las especies perennes (sembradas) está asociado con la disminución de la riqueza, en circunstancias donde esta disminución puede atribuirse a cambios en el número de especies subordinadas (colonizadoras anuales). Se supone que las especies perennes se desarrollan como especies dominantes, con muchas respuestas en la dinámica vegetativa de hojas y raíces (Grime 1997a, 1998) debido, en parte, a los nutrientes disponibles después de los primeros estados de la sucesión. Las especies de plantas subordinadas pueden coexistir junto a especies dominantes a través de una variedad de mecanismos. Grime (2001) asume que las asociaciones entre ciertas especies dominantes y subordinadas

reflejan una explotación complementaria del hábitat con la consecuente mejor captura de recursos y menores beneficios en la productividad.

Sobre la base de la fenología de especies, las especies perennes y anuales pueden ser identificadas como grupos funcionales distintos. Además, estos grupos seguramente difieren en otras características relevantes a la retención y reciclado de nutrientes, incluyendo la profundización del enraizamiento, competición, tamaño y la proporción C/N del follaje, entre otros (Hooper & Vitousek 1997). Aunque estos grupos difieren en la fenología y la profundidad de enraizamiento que implica una explotación complementaria del hábitat, las interacciones competitivas dadas en las mezclas no causaron efecto sobre la biomasa total, de acuerdo a lo esperado con la teoría de competición (Hooper & Vitousek 1997). De esta forma, nuestros resultados muestran que las gramíneas perennes fueron altamente competitivas cuando fueron dominantes. Por lo tanto, este tipo de relación negativa entre la diversidad y la productividad puede ser explicada también por las interacciones competitivas entre las formas de vida anuales-perennes, más allá de la complementariedad en el uso de los recursos.

### 5.1.3. Diversidad de especies

Se ha establecido que la comunidad de las dehesas alcanza la máxima riqueza entre los tipos de comunidades de diferente uso y perturbación asociados con *Quercus pyrenaica* (Tárrega et al. 2007). Estos autores indican que el tipo de comunidad está compuesto principalmente por especies herbáceas, que aumenta la riqueza total hasta las 104 especies, pero solamente detectaron 30 especies exclusivas y 23 especies comunes entre diferentes sitios estudiados. Aparentemente, esta alta riqueza está asociada a altos grados de perturbación por el uso agrícola previo y pastoreo, que junto con la severidad del clima seco fuerza a muchas especies a convertirse en resistentes a las presiones impuestas, al mismo tiempo que los niveles de biomasa caen hasta valores muy bajos. En contraposición con este argumento, se ha demostrado que las relaciones positivas entre la riqueza y la productividad sólo se han encontrado en niveles altos de nutrientes (He et al. 2002). Estos últimos autores, además, sugieren que los nutrientes pueden ser parte de las razones por las cuales los efectos positivos de la diversidad son más consistentes en experimentos que en

observaciones de ecosistemas naturales (Schlapfer y Schmid 1999, Duffy 2003), donde los nutrientes están más uniformemente distribuidos en el suelo.

En nuestro estudio, no se detectaron diferencias en el número de especies totales por parcela al final del experimento entre las parcelas de siembra y la colonización natural, pero si cuando se analiza el mismo número de especies a escala pequeña de subparcelas. Este resultado tiene implicaciones en la extrapolación de rasgos de la diversidad del experimento, desde una escala pequeña hasta grandes áreas de restauración (Leps *et al.* 2007). La extrapolación adoptada por Tilman (1999), con base en las relaciones especie-área, estima cuantas especies se necesitan por hectárea para conseguir alta productividad, pero el valor de esta relación es válido sólo cuando las especies están determinando la productividad. Compartimos el punto de vista de Leps *et al.* (2007) quienes aseguran que el resultado de la extrapolación puede ser errada ya que la constante de la relación es muy variable y depende de la historia de vida de las especies; las especies colonizadoras exhiben gran incremento en el número de especies de nivel de subparcela ( $m^2$ ), pero sin incrementar su biomasa.

Nuestros resultados soportan la hipótesis que las consecuencias del cambio de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema se relacionan mejor con el cambio de los atributos de las especies (altura máxima alcanzada, tolerancia al estrés, altas tasas de germinación, etc.), que con el número de especies per se (Chapin *et al.* 1997, 2000, Hedlund *et al.* 2003). Algunos autores consideran que estos atributos o diferencias funcionales entre las especies son la base de los efectos de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema (Tilman *et al.* 1997, Loreau 1998, Nijs & Roy 2000), al mismo tiempo que otros han complementado la definición de los grupos funcionales diferenciándolos respecto a atributos específicos (Díaz & Cabido 2001).

Dentro de nuestros resultados existen evidencias claras acerca del efecto de los grupos funcionales más que de la propia diversidad, así es como encontramos que las gramíneas fueron las principales responsables de la mayor supresión de colonizadoras naturales, y al mismo tiempo, las que aportaron en mayor proporción a la biomasa en repercusión de plantas del grupo compuestas-otras, tal y como fue observado por Puerto *et al.* (1990), quienes apuntan a la dominancia de las gramíneas como responsables de la reducción de la diversidad en las dehesas por eliminación de otras especies. De esta forma, tan pronto

como distintas especies con diferente funcionalidad, son mezcladas (por ejemplo, especies de estadios de sucesión diferentes), los efectos de las diferencias en los atributos oculta cualquier otro efecto de la riqueza de especies (Huston 1997) y, por tanto, la abundancia relativa de los diferentes grupos funcionales se convierte en una medida significativa para caracterizar los efectos de la diversidad (Nijs & Roy 2000).

Se desconoce cómo la riqueza de especies o de grupos funcionales afecta la funcionalidad del ecosistema, aunque varias hipótesis han sido propuestas para los distintos tipos de relaciones que puedan existir. Algunos trabajos (Hooper & Vitousek 1997, 1998) tratan de separar el efecto de la riqueza de los grupos funcionales de aquellos efectos debidos a la composición de especies. Se ha comprobado que incrementando la riqueza de uno a cuatro grupos funcionales potencialmente se puede afectar la productividad, pero también que los efectos de la composición de especies fueron más importantes y parecieron por sí solos ser responsables por el mejoramiento de las propiedades funcionales del ecosistema al nivel del suelo (Wardle *et al.* 1999, 2000). Ya que el rendimiento de la productividad en las mezclas de especies en estos experimentos, fue mayor que en los monocultivos de cada especie, ellos sugirieron que el enriquecimiento de grupos funcionales probablemente favorece la productividad a través de efectos complementarios de las especies coexistentes con sobreposición parcial de nicho (Wardle *et al.* 2000).

Las parcelas bajo manipulación no soportan altas productividades durante largos períodos de tiempo, por lo que a diferencia de estadios más tardíos, los primeros estados de la sucesión, compuestos de especies anuales, bianuales y algunas herbáceas, son mucho menos productivos. Cuando la cobertura total se cierra y la vegetación crece con el curso de la sucesión, la luz se convierte en un recurso limitante y las plantas pueden crecer hasta estratos superiores, donde sus hojas pueden alcanzar la luz. Por lo tanto, estas plantas llegan a ser más tolerantes al incremento de los costos energéticos para mantener una mayor biomasa. Por el contrario, pueden comportarse como plantas subordinadas con bajos costos energéticos, pero a expensas de vivir en ambientes con bajas cantidades de luz (Hirose & Werger 1995, van der Heijden 1999). Ambas estrategias involucran situaciones subóptimas con respecto a la adquisición de luz por unidad de biomasa (Röttgermann *et al.* 2000), situación que puede estar ocurriendo bajo nuestras parcelas. Lo que estaría

explicando la posición intermedia de las diferentes mezclas de especies sembradas en las parcelas de baja diversidad, entre aquellas parcelas control y las altamente manipuladas. Este hecho, además, realza la importancia de los atributos de las especies, desde que hemos considerado que la morfología y la arquitectura determinan la intercepción de la luz y, por lo tanto, la actividad fotosintética (Hirose & Werger 1995, Diemer *et al* 1997).

La diversidad de especies nativas o residentes es una característica importante en la regulación de la invasión de especies dentro de una comunidad (Tilman 1997b). La hipótesis de Elton (1958), quizás la más conocida sobre este postulado, predice que la diversidad baja de residentes favorece las invasiones y se soporta con soportes teóricos (Lockwood *et al.* 1997) y experimentales (Knops *et al.* 1994), mientras que por el contrario la mayoría de estudios observacionales hechos en pastizales naturales, encuentran que esta, relación es nula o negativa (Stohlgren *et al.* 1999). La explicación más probable para estos resultados contradictorios es la alta covariación de factores extrínsecos con la diversidad de plantas residentes y la invasión. Tales factores que covarían junto con la diversidad de especies incluyen perturbaciones ambientales, niveles fluctuantes de agua y nutrientes, porcentaje del follaje abierto o suelo descubierto, proximidad a fuentes altas de perturbación y clima. Generalmente, en los estudios experimentales puede ser removida tal covariación mientras en estudios observacionales una serie de factores extrínsecos hacen imposible una generalización positiva entre la diversidad de plantas residentes y la invasión, tal como se espera de la hipótesis de Elton.

En general el mecanismo de competición propuesto por Elton (1958) se basa en que altos niveles de la diversidad residente reduce la invasibilidad de otras especies debido a que generan un ambiente competitivo mayor. De tal forma que altos niveles de diversidad conducen a comunidades que representan ambientes más competitivos, que hacen más difícil la invasión por especies no residentes, a menos que perturbaciones o extinciones locales creen las condiciones oportunas para la invasión (Law & Morton 1996). Aparentemente, además de la factores abióticos asociados con el suelo, las características como la productividad y la naturaleza de las especies (de aquellas que invaden y las especies de las comunidades que fueron invadidas), pueden afectar la invasibilidad de las comunidades de plantas. Los presentes resultados están en línea con las conclusiones de

Stohlgren *et al.* (1999), e indican el porqué la hipótesis de Elton puede no ser generalmente válida.

La gramínea sembrada *Bromus inermis* facilita que las especies del grupo compuestas-otras adquieran cierta importancia en la comunidad, debido a que relega por exclusión competitiva a las gramíneas colonizadoras. El papel de las especies menores ha sido tratado en experimentos mediante la hipótesis de que algunos grupos de especies dominantes y subordinadas (menores), dentro de un ecosistema son funcionalmente similares, y que esta similaridad funcional provee amortiguación o resiliencia contra las perturbaciones o variabilidad ambiental (Walker *et al.* 1999). De tal forma, que las especies que dominan bajo un conjunto dado de condiciones ambientales sirven para mantener el funcionamiento del ecosistema bajo ciertas condiciones. Especies subordinadas pueden ser funcionalmente similares a las especies dominantes, pero con requerimientos ambientales y tolerancias diferentes. Estas especies mantienen la resiliencia en ecosistemas permitiendo que el ecosistema se estabilice bajo condiciones cambiantes. Así, bajo esta hipótesis, un esquema de clasificación que relaciona los atributos de las especies al funcionamiento del ecosistema producirá un sistema en que especies dominantes y subordinadas están presentes, además estos dos tipos de especies se expresarán en abundancia bajo condiciones ambientales cambiantes y esta potencial abundancia afectará roles funcionales también.

#### ***Diversidad de especies en relación con diferentes escalas espaciales***

El muestreo en subparcelas de 1 m<sup>2</sup> dentro de una parcela grande de 10 m<sup>2</sup> permite el estudio de la heterogeneidad espacial y el cambio de la riqueza de especies en dos escalas espaciales distintas. Las especies sembradas incrementaron el número de especies por su presencia (figura 4.15), pero también tendieron a heterogeneizar las parcelas debido a que contribuyen considerablemente a la acumulación de biomasa seca y limitación de espacios, en especial la gramínea clonal *Bromus inermis*. Este resultado entra en contraposición con Leps *et al.* (2007), quienes encontraron parcelas más homogéneas por el efecto de las especies sembradas. En nuestras parcelas, por el contrario, la baja disponibilidad de espacio ocasionó la formación de parches heterogéneos asociados a la gramínea sembrada de mayor éxito, *Bromus inermis*.

Debido a que la competición probablemente es un proceso dependiente de la escala espacial con diferentes efectos ocurriendo a diferentes niveles (Crawley *et al.* 1999), este experimento examinó el éxito de la siembra de especies por la supresión de especies colonizadoras en dos niveles. El primero es a escala pequeña, en el cual se examinan las consecuencias de las interacciones entre las plantas circunvecinas entre sí (Cain *et al.* 1995). Las inmediaciones de una planta es una escala apropiada para parcelas relativamente heterogéneas como las nuestras donde, a través del tiempo, los efectos de la competición son más localizados y menos difusos debido a la falta de espacio promovido por la acumulación de material vegetal muerto que va cubriendo altos porcentajes de la parcela. Por lo tanto, tal como propone Goldberg & Schneider (1993), los efectos de la competición pueden variar a través de la escala espacial y temporal. Sin embargo, la frecuencia de perturbaciones como la sequía por ejemplo, puede afectar el resultado competitivo, el cual causa efectos no localizados, sino más bien operantes al nivel de toda la parcela, razón por la cual se hace necesario examinar las asociaciones entre las plantas también a nivel de toda la parcela (Naeem *et al.* 2000).

Las especies sembradas tuvieron efecto de supresión sobre las especies que colonizan las parcelas naturalmente en cobertura y en número de especies, siendo más importante en la escala pequeña o en las inmediaciones de las especies sembradas que sobre la escala grande (parcela completa). Extrapolando estos resultados a estudios de invasibilidad, nuestros resultados siguen el postulado de Elton (1958), en los tratamientos de siembra cuando se analiza a escala pequeña, aquí se encontró que las especies que colonizan las parcelas de siembra lo hacen en menor número que en condiciones naturales. Debido a que factores extrínsecos no fueron manipulados, incluso la siega y remoción de la biomasa seca acumulada, estos resultados son con alta probabilidad atribuidos a factores asociados con la variación de la diversidad de plantas residentes (Naeem *et al.* 2000), específicamente con las especies sembradas.

El mecanismo de competición de la relación inversa observada entre el rendimiento de las especies sembradas y su efecto sobre la colonización de especies está asociado con la competición interespecífica por espacio, luz y nutrientes entre plantas circunvecinas. En nuestras parcelas el principal factor limitante para el desarrollo de la vegetación es la limitación por espacio (Naeem *et al.* 2000). Nuestros resultados muestran que la relativa



abundancia de las especies sembradas y en menor proporción de las especies residentes y colonizadoras, está relacionada significativamente con la disminución de la biomasa y el porcentaje de cobertura. Por tanto, se puede inferir tal y como lo encontró Naeem *et al.* (2000) en parcelas experimentales, que la variación en la diversidad de plantas es responsable por la variación de estos factores que a su vez afectan el éxito de la colonización de especies.

La limitación de espacio para nuevas colonizaciones ocurre por igual entre las parcelas naturales y de siembra, además se observa que el éxito en el incremento de biomasa o ganancia de diversidad está asociado con condiciones climáticas más húmedas que incrementen la colonización de especies o ganancia de biomasa por mayor disponibilidad de niveles de agua y nutrientes. Las especies colonizan un espacio reducido que va disminuyendo con el tiempo, mecanismo más probable que ocurra a nivel de plantas circunvecinas, sin que la competición interespecífica disminuya, ya que a este nivel las gramíneas colonizadoras son eliminadas o reducidas por competición por la gramínea sembrada *Bromus inermis*. Podemos inferir que la complementariedad de nicho o el efecto de muestreo/selección son los mecanismos que probablemente estén actuando, debido a que las especies del grupo compuestas-otras no se eliminan, sino que hay un reemplazo funcional a favor de estas plantas y en detrimento de las gramíneas colonizadoras (Naeem *et al.* 2000).

Los efectos de la biodiversidad, tales como los observados al nivel de la interacción de las plantas sembradas en esta escala pequeña, puede ser explicada por el efecto de muestreo (Aarseen 1997, Hooper & Vitousek 1997, Hector 1998, Loreau 1998). El efecto de muestreo ocurre cuando las comunidades más diversas aleatoriamente seleccionadas de un conjunto de especies aseguran que las parcelas más ricas tengan mayor probabilidad de incluir especies con impactos más pronunciados sobre los procesos del ecosistema (Hector 1998, Loreau 1988). Sin embargo, este efecto es más acentuado cuando la exclusión competitiva permite que las especies dominantes incrementen su biomasa y les permita excluir otras especies (Crawley *et al.* 1999).

Del análisis de la cobertura se obtuvo que las especies residentes en condiciones naturales y en presencia de especies sembradas mostraron diferentes comportamientos en el uso del espacio de las parcelas. En condiciones naturales, las especies residentes

mostraron un uso ineficiente del espacio, menor del 40%, durante la mayor parte de tiempo (figura 4.14), debido a que esta comunidad natural está compuesta en su mayoría por especies menores que no aportan relativamente nada a la abundancia y biomasa de la comunidad. Similar situación ocurre en las parcelas sembradas, aunque se evidencia el gran aporte de cobertura de las especies sembradas en la mayor época de producción, expresado en alto uso del espacio y biomasa. En condiciones adversas y por limitación de espacio y nutrientes empiezan a disminuir con el tiempo, hasta confluir con los niveles alcanzados en condiciones naturales. Encontramos, por tanto, que especies individuales o grupos funcionales únicos informaron de los modelos observados, ya que las abundancias de especies individuales se correlacionaron con los patrones observados. Por lo tanto, desde el comienzo del experimento y sin importar altos niveles de nutrientes, una especie de gramínea sembrada *Bromus inermis* se convirtió en la especie dominante de las parcelas sembradas, situación que demuestra que la identidad de esta especie sembrada es probablemente el mejor estimador de la resistencia a la invasión de especies que la diversidad de especies per se (Crawley *et al.* 1999).

La superioridad de esta especie puede relacionarse con su excepcional forma de crecimiento en comparación con otras gramíneas, debido a su morfología que le permite posicionar sus espículas verticalmente en las capas superiores del dosel, en contraste con las gramíneas subordinadas que crecen vegetativamente también, pero se caracterizan por el posicionamiento basal de sus meristemas. Varios estudios con gramíneas evidencian que los cambios en la calidad de la luz (especialmente en el espectro rojo) resultan en la elongación del tallo y espículas (Roscher *et al.* 2007). Una regulación negativa de la morfología y follaje densos está en correspondencia con una densidad constante en mezclas más diversas, por lo que la ventaja competitiva (producción relativa incremento) de varias especies fue acompañado por un incremento en la distribución de la biomasa a tallos y compartimientos reproductivos.

Nuestros resultados por tanto soportan la hipótesis de Elton y el mecanismo de competición de Crawley *et al.* (1999), pero considerando sólo la escala pequeña. Este mecanismo no entra en contradicción cuando se comparan los mismos resultados a nivel de toda la parcela, ya que como también encontró Naeem *et al.* (2000), a este nivel los factores extrínsecos que covarian junto con la diversidad no permiten la generalización

encontrada en escalas más pequeñas. Tal como proponemos a nivel de parcela nuestro experimento se asemeja a estudios observacionales ya que no se controló la biomasa seca de las parcelas. De igual forma, los estudios observacionales no pueden identificar los mecanismos responsables de asociación (Levine & D'Antonio 1999), ni tampoco separar los efectos debido a los factores extrínsecos que covarían con la diversidad (Underwood 1997). Probablemente a nivel de toda la parcela ocurre una correlación positiva entre la abundancia y la riqueza de especies residentes y colonizadoras asociada a factores como la acumulación de biomasa seca u otros factores como ha sido observado en otros experimentos (Ullmann *et al.* 1995). Tal covariación, por tanto produce la asociación positiva entre la diversidad de residentes y colonizadoras, tal como es explicado por Palmer & Maurer (1997), quienes acuñan la expresión “*diversidad engendra diversidad*” por ser un resultado comúnmente encontrado en estudios observacionales.

Tal como indican Naeem *et al.* (2000) los experimentos de siembra de semillas son similares a estudios observacionales, debido a que no se manipulan factores extrínsecos (Turnbull *et al.* 2000), porque no se promovió la remoción de biomasa tratando de asemejar las condiciones naturales para acelerar la sucesión secundaria. Dentro de estos estudios observacionales, unos encuentran relaciones positivas asociadas entre la diversidad y el éxito de la invasión (Robinson *et al.* 1995), mientras otros una asociación negativa (Tilman 1997b). Ninguno de estos estudios manipula directamente la diversidad de plantas residente después del establecimiento como nosotros, de tal forma que no es posible derivar de estos estudios de adición si la reducción de la diversidad *in situ* incrementará o disminuirá el éxito de la invasión.

#### **5.1.4. Equitatividad de especies**

La equitatividad o la abundancia relativa de las especies en una comunidad, raramente se considera en estudios de diversidad. Los experimentos generalmente manipulan la riqueza típicamente, imponiendo altos niveles de equitatividad inicial (Schwartz *et al.* 2000), pero en condiciones naturales las comunidades exhiben a menudo una equitatividad más baja (Weiher & Keddy 1999). Se ha comprobado también, que la abundancia relativa de las especies puede explicar mayor varianza que la riqueza lo hace (Stirling & Wilsey 2001, Wilsey *et al.* 2005) y tiende a cambiar más rápida y frecuentemente, en respuesta a

perturbaciones que el número absoluto de especies (Chapin *et al.* 2000). Como complemento, estudios teóricos (Nijss & Roy 2000) predicen que la equitatividad afecta el grado de explotación de nichos, a una más alta equitatividad los recursos disminuyen más rápidamente incrementado de esta forma la productividad de una comunidad haciéndola a la vez menos sensible a la invasión o colonización de especies. Sin embargo, en comunidades naturales esta relación equitatividad-productividad no se ha comprobado totalmente (Polley *et al.* 2003).

La equitatividad promueve la productividad y reduce la disponibilidad de luz, pero no es importante para la vulnerabilidad a nuevas colonizaciones. Los efectos de la diversidad en las propiedades de la comunidad (productividad e invasibilidad) son a menudo explicadas por el efecto de muestreo y complementariedad del nicho (Naeem *et al.* 1994, Tilman 1999, Wardle 2001a), pero la distinción efectiva entre estos dos efectos se dificulta en estudios que manipulan la riqueza debido a que su es fácilmente confundible con aquellos de la identidad de especies (Wilsey & Potvin 2000, Wilsey & Polley 2002). El diseño del estudio de Mattingly *et al.* (2007), por ejemplo controló este problema manteniendo un nivel constante de riqueza de especies y grupos funcionales, pero en diferentes tratamientos de equitatividad para evitar el efecto de muestreo asociado con la manipulación de la riqueza. El diseño también excluyó efectos composicionales debido a que la composición de especies y la identidad de las especies dominantes en cada réplica fueron seleccionadas aleatoriamente. De tal forma que las relaciones positivas entre la equitatividad y la productividad nativa puede ser atribuida, más que todo, a un efecto de la complementariedad del nicho.

Nuestro estudio, encontró una relación neutra entre la equitatividad y la productividad tal y como lo encontró Polley *et al.* (2003), debido a la baja productividad inherente de nuestras comunidades establecidas. Sin embargo, la biomasa de las compuestas-otras se relacionó negativamente con la equitatividad solamente en condiciones naturales, de la misma forma como fue observado por Mulder *et al.* (2004). Para entender estos resultados es necesario definir que entendemos por alta o baja equitatividad, primero la equitatividad disminuye cuando una especie aumenta considerablemente su abundancia relativa, cambiando por lo general los modelos de productividad existentes. Con la siembra, al incluir una especie potencialmente dominante, se espera cambiar las relaciones de

abundancia relativa entre las especies, ya que la especie dominante por competición eliminará las especies colonizadoras y, por tanto, disminuirá al mismo tiempo la equitatividad con respecto a condiciones más naturales.

Sin embargo, los resultados fueron muy distintos a lo que se esperaba desde el inicio de la siembra. El promedio anual de diferencias en equitatividad sólo fue del 5% de disminución debido a la siembra y entre años particulares estas mínimas diferencias fueron aun más insignificantes (tabla 4.14). A rasgos generales, en condiciones naturales no existe una especie común dominante que esté enmascarando el poco éxito de las especies sembradas en disminuir la equitatividad. Por lo tanto, la explicación se debe centrar en el alto éxito de colonización de las especies anuales por la evasión de la competencia con estas especies sembradas, con lo cual no aumentan la productividad o contribuyen de forma mínima a la abundancia total de la comunidad. De igual forma, la mayoría de especies sembradas van desapareciendo y la única especie sembrada exitosa, *Bromus inermis*, excluye competitivamente a otras especies colonizadoras del mismo grupo funcional, pero sin incrementar la biomasa en el proceso tal vez por limitaciones de espacio. En este cambio funcional evidenciado en el tratamiento de alta diversidad, se favorece un grupo funcional (compuestas-otras) en detrimento de otro (gramíneas), pero sin que exista una ganancia substancial en la productividad del sistema. Esto confirma que las especies sembradas, propias del mismo ecosistema, están adaptadas para competir y utilizar recursos pero no por el mecanismo de complementariedad de nicho y en contraposición con lo que la teoría de competición predice (Nijs & Roy 2000).

Algo que destaca de las relaciones entre la equitatividad y el número de especies es que estas relaciones se presentan en un número muy bajo de especies, por ejemplo Mulder *et al.* (2004) encontró que el rango de especies para que la equitatividad fuera importante tuvo un valor máximo de hasta doce especies, por encima de este número la equitatividad fue consistentemente baja. Similar comportamiento sucede en nuestra comunidad que a un alto número de especies ( $> 30$ ) como nuestras parcelas, que en su mayoría son especies anuales, presentan valores muy bajos de equitatividad ( $< 0,4$ ) durante la mayor parte del tiempo tal y como también ha sido encontrado por Weiher & Keddy (1999) y Mulder *et al.* (2004) en comunidades herbáceas.

Wilsey & Polley (2002) encontró que la equitatividad alta decrece la invasión de dicotiledóneas, mientras que tiene efecto insignificante en la resistencia a invasores de especies monocotiledóneas. Estudios de observación que analizan la relación equitatividad-invasibilidad han presentado tanto relaciones positivas como negativas, lo cual sugiere que la invasión puede ser contingente en la identidad de las especies nativas dominantes dentro las comunidades de baja equitatividad (Crawley *et al.* 1999, Smith *et al.* 2004). La fijación de nitrógeno concede ventaja competitiva a especies en suelos pobres en nutrientes, especialmente cuando la habilidad de fijar nitrógeno está ausente en la comunidad nativa (Musil 1993). Aunque es posible también que la habilidad de fijar nitrógeno varíe entre las especies.

Cuando se consideran los datos de toda la parcela hay muy poco sustento para el concepto de que una mayor equitatividad es equivalente a tener más especies (Mulder *et al.* 2004), sólo un 5% fue la diferencia entre la equitatividad de la colonización natural, con mayor número de especies anuales, y los tratamientos de siembra, que suprimen varias de ellas (tabla 4.14). Sin embargo, hay un hallazgo muy importante, en condiciones naturales, la biomasa de las compuestas-otras se encuentra negativamente relacionada con la equitatividad (donde no hay una especie dominante sembrada), mientras que en presencia de una especie dominante sembrada esta relación se pierde, de la misma forma como lo establecieron Mulder *et al.* (2004) al evaluar el efecto de las especies comunes (dominantes) y no comunes (subordinadas) sobre la equitatividad.

La explicación que Mulder *et al.* (2004) sostienen para este comportamiento es diferente a un efecto de muestreo, ya que las relaciones negativas como las encontradas para las compuestas-otras son el resultado de que una especie grande (particularmente si es dominante, p.e. *Carduus tenuifolius*) incrementa su biomasa y reduzca la equitatividad. Algo muy probable de ocurrir es que la presencia de la compuesta-otra *C. tenuifolius* es importante en el período final del experimento en todas las parcelas, indistintamente del tratamiento de siembra y, al mismo tiempo, muestran equitatividad baja. De forma similar a como estos mismos autores encuentran, en presencia de especies dominantes como las sembradas en nuestro experimento, no se encuentra ninguna relación entre la equitatividad y la biomasa por lo que se sugiere que aunque, estas especies son importantes, no hay

---

evidencia de que muestren una reducción de la equitatividad o un aumento de la productividad del sistema.

Nuestros datos indican que el tamaño grande de algunas compuestas-otras (p.e. *C. tenuifolius*) en condiciones naturales están permitiendo un aumento de la biomasa de este grupo a baja equitatividad. Mientras que en la siembra, este efecto se enmascara, ya que un mayor número de especies compuestas-otras pequeñas se ven favorecidas por la gramínea sembrada dominante *Bromus inermis*. Por esta razón, podemos asegurar que la correlación negativa entre la equitatividad y la biomasa encontrada en condiciones naturales para este grupo funcional, es en parte debido al efecto negativo de la riqueza de especies sobre la equitatividad, y complementada por el efecto positivo de la riqueza de especies sobre el tamaño máximo de la planta, que a su vez incrementa la biomasa. Estos resultados expuestos hasta ahora, aclaran el porqué los efectos de la equitatividad sobre la biomasa son neutrales en presencia de las especies sembradas y negativa para condiciones naturales donde no existe una especie dominante equivalente a las sembradas. Así mismo, permite resaltar que el tamaño grande de algunas especies anuales es importante para incrementar la productividad del sistema, aunque no incremente la equitatividad en condiciones naturales, donde el número de especies anuales pequeñas continúa siendo alto.

La teoría predice que en presencia de especies muy dominantes y de gran porte como *Bromus inermis* (la única especie grande entre las sembradas) exista una fuerte relación negativa entre la equitatividad y biomasa, es decir en los tratamientos de siembra (Mulder *et al.* 2004), ya que esta especie es muy exitosa, presentando un rápido crecimiento y suprimiendo otras gramíneas colonizadoras (baja equitatividad pero sin aumento de biomasa). Por tanto, se excluye la posibilidad de que la productividad aumente por el efecto de esta única especie sembrada dominante, ni que tampoco resulte de un efecto de codominancia entre varias especies de diferente tamaño en el tratamiento de siembra y por tanto, mostraran una complementariedad de nicho (Aarssen 1983). El problema de las generalizaciones de conceptos teóricos en nuestros resultados se basa en que las comunidades de dehesa son muy poco productivas impidiendo correlacionar distintas propiedades agregativas de este ecosistema.

Se puede indicar, que tenemos bases fuertes para excluir cualquier complementariedad de nicho que explique el efecto de la diversidad sobre distintas propiedades del ecosistema.

Al tiempo que no podemos excluirla totalmente en condiciones naturales entre las especies compuestas-otras de distinto tamaño y en especial durante años particulares, por ejemplo 2003, cuando la comunidad en condiciones naturales fue la única en ajustarse perfectamente al modelo de abundancia de las series geométricas. En este año, la abundancia relativa de la compuesta-otra *C. tenuifolius* permitió que otras especies pequeñas del mismo grupo explotaran los recursos de una forma complementaria aunque sin incrementar significativamente la biomasa. A pesar de esto, se puede inferir que existe poca sobreposición de nicho entre esta especie común (dominante) y las no comunes (anuales) que no causan efectos negativos entre ellas (Aarssen 1983).

Todo esto sugiere que la especies no comunes, la mayoría anuales, evitan la competición como ya algunos autores han sugerido (Tilman *et al.* 2006), respondiendo más a factores físicos (fotoinhibición o estrés hídrico, Caldeira *et al.* 2001) o limitaciones fisiológicas (bajos niveles de saturación por luz o tasas de crecimiento bajas; Smith & Knapp 2003). Por tanto, nuestros resultados no soportan un modelo de competición como el de Nijs & Roy (2000) que asume que las tasas de adquisición de recursos y tasas de crecimiento sólo están en función de atributos de especies individuales, mientras que nuestros resultados soportan estudios previos que indican que las especies de gran porte no son consistentemente dominantes (Hector *et al.* 2002) y que las interacciones entre las especies juegan un papel significativo en su efecto sobre la biomasa (Caldeira *et al.* 2001, Hector *et al.* 2002, Mulder *et al.* 2002). En tal sentido, la alta equitatividad luego, se puede representar por múltiples especies que no son tan comunes y pequeñas, lo cual no producen ningún efecto sobre la biomasa total.

Nuestros resultados también son consistentes con los de Smith & Knapp (2003) en estudios de remoción de especies. Ellos encuentran que las especies dominantes compensan completamente (en términos de biomasa) por la eliminación de especies menores, lo que conduce a una nula relación entre la equitatividad y la biomasa. Así mismo la eliminación de una especie común equivalente a la pérdida de dominancia de las especies sembradas no conduce a un incremento de las especies subordinadas, de tal forma que no hay un incremento en la producción de biomasa y resultando en una relación negativa debido al efecto de dominancia de plantas individuales dentro de la comunidad. Estos resultados nos llevan a pensar que existe algún grado de complementariedad entre las



especies subordinadas de las compuestas-otras principalmente en condiciones naturales, por varias evidencias relatadas anteriormente y basados en las predicciones de Aarssen *et al.* (2003), que predicen que la complementariedad de especies resulta en relaciones neutras o positivas entre la productividad y equitatividad.

Varios mecanismos pueden ser causales indirectos en lugar de directos en la relación equitatividad-productividad. Una relación negativa resulta porque especies de gran porte reducen la equitatividad e incrementan la productividad (Drobner *et al.* 1998, Nijs & Roy 2000). Esto puede establecerse en ausencia de interacciones, pero el efecto puede ser aumentado si las especies que son productivas en monocultivos lo son igualmente en policultivos a través del efecto de muestreo reduciendo la equitatividad (Aarssen 1997). La variación en morfología entre especies puede también afectar la relación equitatividad-productividad, pero la dirección dependerá de si las plantas difieren primariamente en tamaño (altura, área foliar total), o en forma (área foliar, tipo de raíz, raíz principal vs. rizomatosa). La variación en tamaño es muy probable que se correlacione con la biomasa y disminuya la equitatividad. Las especies que difieren más en forma también lo harán en el uso de los recursos (mayor diferenciación de nicho; Ewel 1986), luego habrá mayor variación en forma que resultará en mayor equitatividad (menor competición interespecífica asimétrica) y productividad (Hooper & Vitousek 1998, Farley & Fitter 1999).

Estos mecanismos propuestos por Mulder *et al.* (2004), no son mutuamente excluyentes entre sí; varios de ellos pueden operar al mismo tiempo y la relativa importancia de cada uno determinará la relación general alcanzada entre la biomasa y la equitatividad. Además de estos mecanismos, se debe tener en cuenta la composición de la comunidad en términos de especies comunes y no comunes; naturalmente, ambos tipos de especies afectan la equitatividad general y el grado de operación de los mecanismos involucrados, debido a que estos dos tipos de especies difieren en sus relaciones interespecíficas.

La habilidad competitiva incluye tanto la habilidad de un individuo para reducir los recursos de otro (efecto competitivo) como la habilidad de tolerancia a la reducción de un recurso (respuesta competitiva; Aarssen 1983). Las especies comunes se desempeñan mejor en condiciones de pocos recursos, mientras que las no comunes (especies

subordinadas) son mejores en tolerar condiciones sub-óptimas. A nivel de competición en la comunidad, las especies no comunes están involucradas principalmente en encuentros interespecíficos, mientras que las especies comunes competirán primariamente con individuos intraespecíficos. Por lo tanto, la selección por las diferenciaciones de nicho puede operar en competidores raros o inferiores que entre competidores superiores o comunes, de ahí que incrementen su respuesta competitiva (Aarssen 1983). De esta exploración de conceptos de competición dentro de la comunidad, existen dos factores más probables que disminuyan la equitatividad (la inclusión de una especie mayor y alta variación en el tamaño de las plantas entre especies constituyentes) los cuales tendrán un mayor impacto en comunidades donde una alta proporción de especies sean especies naturalmente comunes, que en aquéllas donde la mayoría o todas las especies sean naturalmente no comunes.

---

---

## 5.2. RELACIONES FUNCIONALES ENTRE LA DIVERSIDAD Y LA PRODUCTIVIDAD

### 5.2.1. Producción de biomasa

Para la totalidad de los sitios en el proyecto CLUE, Leps *et al.* (2007) encontraron que el tratamiento de alta diversidad fue el más productivo, por el contrario para el análisis por separado del sitio CLUE de España en este estudio, no se encontró esta misma conclusión. Además de los suelos pobres en nutrientes, el sitio CLUE en España se separa de los demás debido a que no se realizó el corte de biomasa anual para retirada de biomasa como una medida de manejo que favorezca el establecimiento de nuevas colonizaciones, pero que paraliza la sucesión natural y probablemente mantiene las respuestas idiosincráticas de la comunidad sobre la biomasa (Hedlund *et al.* 2003). Estas diferencias hacen que la productividad no se relacione únicamente con la diversidad total de la comunidad Leps *et al.* (2007) y al mismo tiempo soporta la hipótesis que las relaciones funcionamiento–diversidad son altamente dependientes de las especies y el hábitat (Wardle & Zackrisson 2005).

Los efectos idiosincráticos detectados resultan de los efectos fuertes de la composición de especies de las comunidades establecidas en la siembra, en que los atributos funcionales de especies particulares sobrepasan las respuestas a la riqueza de especies (Hooper & Vitousek 1997, Mulder *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005). Estos efectos, vistos bajo condiciones ambientales, pueden o no reflejar los modelos actuales vistos para particulares ecosistemas bajo especiales escenarios de pérdida de especies o invasión, que dependerán no sólo del efecto funcional de los atributos de las especies involucradas sino también de los atributos que determinan como las especies responden a los cambios de las condiciones ambientales (Symstad & Tilman 2001, Lavorel & Garnier 2002). A diferencia de los sitios CLUE segados anualmente, nuestro sitio no retiró la biomasa seca conservando así la sucesión natural y probablemente manteniendo las respuestas idiosincráticas pero solamente de las especies dominantes ya que las respuestas de las especies menores o subordinadas se ven atenuadas por la hojarasca (Hedlund *et al.* 2003).

Se identificó además, un fuerte efecto de la identidad de especies o grupos funcionales (Huston 1997, Symstad *et al.* 1998, Allison 1999) sobre la productividad, donde los

modelos encontrados fueron principalmente el resultado del grado de dominancia de las especies perennes sembradas sobre las malas hierbas anuales. Este hallazgo, validó la hipótesis de que la respuesta del funcionamiento del ecosistema a los cambios de diversidad se relaciona mejor con los atributos de las especies que con el número de especies *per se* (Chapin *et al.* 2000, Leps *et al.* 2001). Se propone, por tanto, que los efectos de la riqueza de especies pueden ser sólo efectivos en estrechos rangos de la composición funcional de las comunidades (Tilman 1999, Hector *et al.* 1999), debido a la combinación de varios factores como la identidad de especies, los efectos de los atributos de las especies (Symstad *et al.* 1998) y en menor grado la complementariedad del uso de los recursos (Hooper & Vitousek 1997, Hooper y Dukes 2004), que fue probada indirectamente en este estudio, especialmente para el grupo de las compuestas-otras

La producción de biomasa total en cada uno de los tratamientos de siembra en este estudio, fue un poco superior a la encontrada por Puerto *et al.* (1990) cuando estudiaron nueve tipos diferentes de dehesas, entre ellos la comunidad con mayor riqueza alcanzó un rango de 150-350 g.m<sup>-2</sup> en producción de biomasa. Estos autores encontraron, además, que la riqueza de especies mostró una clara relación con la producción y los valores de cobertura. Pero siendo los pastizales altamente pastoreados, fue el único tipo de dehesa que se desvió de este modelo, el cual presentó una riqueza y diversidad bajas con respecto a su biomasa y cobertura. Esto concuerda ampliamente con nuestro hallazgo e indica además un claro efecto negativo de la diversidad, debido a un alto grado de perturbación efectiva dado en su caso por el pastoreo y en el nuestro por el uso agrícola intensivo.

Del mismo modo, nuestros resultados de biomasa se encuentran entre los rangos encontrados por Peco *et al.* (2006), quienes en un estudio de gradientes de productividad asociados a la topografía en zonas de dehesa de la Sierra de Guadarrama, encontraron una baja productividad de zonas de alta y baja pendiente que varían entre 150 y 250 g/m<sup>2</sup> respectivamente. Estos bajos valores son consecuencia de la extremada pobreza de los suelos, ya que en otros sitios con moderadas condiciones se han encontrado valores entre 200 g/m<sup>2</sup> en zonas altas hasta 700 g/m<sup>2</sup> en zonas de escorrentía (Montalvo *et al.* 1993). Estos autores sugieren que las bajas productividades encontradas se presentan en ambientes semiáridos mediterráneos como los estudiados por Milchunas *et al.* (1988), en el que el crecimiento de las plantas y la diversidad es inicialmente limitada por los recursos

del suelo (agua y minerales) y no tanto por la luz, como sucede en hábitats más productivos (Peco *et al.* 2006).

El período del año y el método empleado para el corte de la biomasa son factores cruciales para la valoración de la productividad en un ecosistema (He *et al.* 2002). Algunos experimentos estiman la biomasa en el punto máximo de producción (Tilman 1996) y otros en idéntico tiempo pero con respecto a cada grupo funcional (Hooper & Vitousek 1997), de tal forma que si la dinámica de la biomasa de los grupos funcionales es diferente, puede influir significativamente en los resultados. Otro factor metodológico conlleva a que solamente se estimó la biomasa aérea durante todos los años, descartándose la biomasa radicular en varios años de muestreo, por dificultades en su medición. Sin embargo, si tenemos en cuenta que en comunidades de herbáceas cerca de un 60-80% de la biomasa se produce bajo tierra (Liira & Zobel 2000), entonces la relación no puede ser estimada en su totalidad, mientras no se tome en cuenta la biomasa radicular (Copley 2000). En varios estudios se encuentra que el efecto de la diversidad sobre la biomasa radicular es baja, mientras que es alta en la aérea debido a que la contribución de la biomasa radicular a la total es muy escasa (8-15% de magnitud). Pero en otros ecosistemas, donde si puede contribuir grandemente, la incorporación de esta biomasa puede producir diferentes resultados, quizás puede ser este nuestro caso.

### **5.2.2. Relación productividad-diversidad negativa**

Como se mencionó en el apartado anterior, dentro de los países que participaron en el proyecto CLUE, solamente España y el Reino Unido fueron los únicos sitios que no presentaron relaciones positivas productividad-diversidad, lo que indica que condiciones específicas del sitio, incluyendo la fertilidad del suelo y parámetros climáticos (Sala *et al.* 1988, Lane *et al.* 1998, Fridley 2003), más que a factores intrínsecos de la relación, pueden estar influyendo en los resultados. Ambos sitios presentan suelos poco fértiles pero en España además presentan contenidos relativamente bajos de materia orgánica, nitrógeno total y fosforo total, mientras que las concentraciones de magnesio y sodio fueron relativamente altas (van der Putten *et al.* 2000), todo esto acrecentado por condiciones extremas de sequía en épocas de verano (Puerto *et al.* 1990).

Nuestros resultados muestran que la siembra de especies no incrementó la biomasa, o en otras palabras, que otros componentes diferentes a la riqueza de especies pueden estar afectando la productividad, en particular las especies dominantes que excluyen competitivamente otras especies pero sin ganar biomasa en el proceso (Nijs & Roy, 2000). Varios autores (Garnier *et al.* 1997, Grime 1997a), por ejemplo, han asociado la productividad de las comunidades de baja diversidad, dominadas por hierbas de rápido crecimiento, con aquella de los monocultivos de sus especies más dominantes. Estas diferencias en productividad entre los tratamientos de siembra pueden, por tanto, ser atribuidas a la capacidad particular de la siembra en modificar la proporción relativa de las especies constituyentes. De tal forma, que un aumento de la dominancia de las especies sembradas exitosas tienen un efecto negativo sobre la producción de biomasa.

A este respecto, la posición intermedia de las parcelas de baja diversidad entre los valores de las parcelas de colonización natural y de alta diversidad, permite observar el papel de la identidad de especies sobre la manipulación del proceso de la sucesión, independientemente de la diversidad de especies (Loreau 2000). La gran variabilidad de la productividad entre las distintas mezclas de especies de baja diversidad muestra también que las comunidades que difieren en su capacidad de producción, al mismo tiempo, están compuestas por especies que difieren en su capacidad de dominancia (Leps *et al.* 2001). Conclusiones similares fueron encontradas por Symstad *et al.* (1998), quienes hallaron gran variabilidad de los efectos individuales de las especies sobre la productividad y que además, parecieron acentuarse con bajos valores de diversidad. El modelo observado en ambos tipos de parcelas manipuladas no difirió de las parcelas control, aunque las especies del grupo compuestas-otras fue el componente más relevante. Sin embargo, las gramíneas ganaron importancia gradualmente durante años sucesivos, no importando cual fuera la parcela considerada, tal y como fue establecido también por Montalvo *et al.* (1993).

La relación negativa productividad-diversidad encontrada es antagónica con experimentos clásicos en Ecología (Tilman *et al.* 1996, 2001, Hector *et al.* 1999), pero se corresponde con otros experimentos más recientes (Guo *et al.* 2006, Grace *et al.* 2007, Jiang *et al.* 2007) y con estudios observacionales (Drobner *et al.* 1998, Weiher & Keddy 1999, Kennedy *et al.* 2002, Aarssen *et al.* 2003). Además, esta relación ya había sido detectada con datos anuales de este mismo experimento (Alvarez 2004) y en otros sitios

CLUE, a excepción de dos sitios en que la productividad fue importante (Holanda y República Checa) (Leps *et al.* 2007). Una primera explicación para esta relación negativa, se refiere a la finalidad de los tratamientos de siembra, que fueron aplicados para determinar los efectos de la diversidad sobre la sucesión secundaria temprana en tierras de cultivo abandonadas (Leps *et al.* 2001, Hedlund *et al.* 2003). En otros estudios como BIODEPTH (Hector *et al.* 1999) o Cedar Creek (Tilman *et al.* 1996), los suelos fueron sometidos a la esterilización o remoción de la superficie del suelo a fin de reducir el trabajo mecánico de la retirada de malas hierbas. Al contrario, a las parcelas experimentales no se le retiraron las hierbas y se dejó la capa superficial del suelo intacta, ya que la retirada de malas hierbas a mano introduce otros tratamientos encubiertos en el sentido de Huston (1997), así como produce alteraciones del suelo que pueden afectar la mineralización del suelo (Wardle 2001a) y otros procesos abióticos y bióticos que pueden a su vez afectar la productividad del ecosistema.

De otro lado, tampoco se descarta el efecto de la biomasa seca acumulada en las parcelas (hojarasca), ya que en un experimento CLUE (Reino Unido) con baja fertilidad de los suelos, pero segado anualmente, encuentra que la adición de leguminosas incrementa la biomasa de plantas sobre las parcelas no sembradas (Van der Putten *et al.* 2000). Esta explicación se basa en la influencia de los atributos de los grupos funcionales sobre la productividad que ha sido revisado extensamente por Díaz & Cabido (2001), quienes revisando varios experimentos encuentra un alto número de estudios correlacionados con los atributos de los grupos funcionales y no tanto por la diversidad de especies. Es una explicación convincente si se tiene en cuenta que la mayoría de sitios CLUE tuvieron el mismo tratamiento incluyendo los mismos grupos funcionales pero con diferente número de especies. Una desviación de este modelo lo constituyó Holanda, que tuvo mayor producción de biomasa en alta diversidad mientras que en los restantes como el nuestro no fue afectado por la siembra de especies en ninguno de los grupos funcionales (Leps *et al.* 2007).

Al igual que la relación productividad-diversidad es negativa en nuestro experimento, asimismo la biomasa del grupo compuestas-otras está influenciada negativamente por la riqueza de especies en las parcelas. Este hallazgo muestra que la diversidad funcional también tiene efecto sobre la productividad y la eficiencia en el uso de los recursos (Jiang *et*

*al.* 2007). Esto es consistente con predicciones teóricas que expresa que las diferencias funcionales entre las especies son la base de los efectos de la biodiversidad sobre el funcionamiento del ecosistema (Tilman *et al.* 1997, 2001).

Durante la sucesión secundaria, la riqueza depende principalmente de la ausencia o presencia de especies productivas dominantes (Bazzaz 1996). En el tratamiento de alta diversidad, el establecimiento y persistencia de especies sembradas condujo a la disminución de la riqueza total de especies con pérdida de especies colonizadoras naturales, pero sólo a escala de subparcela (Leps *et al.* 2001). Aunque en adición a la pérdida de especies colonizadoras no todas las especies sembradas dominaron en las parcelas. Esta escasa participación de las especies sembradas ha sido también explicada como causa directa de la relación negativa encontrada en varios sitios CLUE, además de España en Suecia, por ejemplo (Van der Putten *et al.* 2000). Por lo tanto, este efecto secundario del desarrollo de pocas especies dominantes sembradas fue más importante que un efecto directo de la riqueza de especies per se (Hedlund *et al.* 2003). Además, estos resultados soportan la hipótesis que la respuesta del funcionamiento del ecosistema a cambios en la diversidad se relaciona mejor con los atributos de las especies que con el número de especies (Chapin *et al.* 1997, 2000). De igual forma, en comunidades maduras donde se observa la misma relación productividad-diversidad negativa, la dominancia se encuentra bien establecida y el papel de la diversidad de especies puede convertirse en un factor menos importante que la composición de especies (identidad de especies; Guo *et al.* 2006).

Típicamente la relación productividad-diversidad es explicada por la facilitación de especies, complementariedad de nicho o efectos de selección/muestreo (Huston 1997, Hector *et al.* 1999, Tilman *et al.* 2001, Cardinale *et al.* 2002, Grime 2002, Roscher *et al.* 2005) Sin embargo, todos estos experimentos han sido conducidos durante desarrollos tempranos cuando las plantas permanecieron relativamente pequeñas y la equitatividad de la comunidad fue relativamente alta. Los efectos de la diversidad sembrada (baja a alta), saturación de especies y posibles interacciones negativas entre especies que interactúan para darle forma a una relación positiva en una comunidad madura no es clara (Guo *et al.* 2006). Por ejemplo, una relación positiva y monótonica en una comunidad nueva obtenida mediante la siembra (sucesión temprana) no revela cuántas especies puede soportar la



comunidad, cuántas especies se necesitan para alcanzar la productividad máxima y si las especies sembradas adicionales producirán una productividad más alta. Además, es muy probable que la interacción de especies cambie la relación de positivo (facilitación) en una sucesión temprana a negativa (debido a competencia), a medida que la comunidad se desarrolla, es decir a medida que la vegetación se cierra y la biomasa se acumula como es nuestro caso (Bischoff *et al.* 2005, Guo 2007).

Las relaciones observadas dependen fuertemente sobre el rango del número de especies sembradas (Guo *et al.* 2006). En un sitio donde la diversidad sembrada se extiende en un rango lo suficientemente amplio de especies (2 a 32 especies), la relación puede ser no monotónica, la productividad se incrementa primero y declina cuando la diversidad alcanza cierto nivel (Saturación). Este hallazgo indica que aquellos estudios experimentales que no excedieron el nivel de saturación de especies, por tanto muestran una relación monotónica positiva (Fukami & Morin 2003). Mediante la creación de un rango lo suficientemente amplio en la diversidad de especies sembradas, (Guo *et al.* 2006) fueron capaces de determinar que la saturación ocurre entre 16 y 32 especies aunque tales niveles varían de acuerdo con la composición de especies. El nivel de saturación en sitios más perturbados es menos claro pero puede ser también más grande que 16 especies, según estos últimos autores. En todos estos experimentos las respuestas al cambio de la diversidad son más fuertes a bajo niveles de riqueza y generalmente se saturan entre 5-10 especies (Hooper *et al.* 2005). Sin embargo, el incremento en las tasas de la relación en cuestión no siempre ocurre con incremento de la riqueza. En general, en todos estos experimentos, los resultados se basan en muy pocas especies, en número menor de 10 y los cambios de productividad se basan en muy pocas especies, por lo general en las más productivas y, por tanto, no tienen en cuenta todas las especies (Hooper *et al.* 2005).

Nuestros resultados concuerdan con los resultados del experimento de Guo *et al.* (2006), cuyo experimento fue el primero en documentar una curva de la relación productividad-diversidad negativa. Los mecanismos propuestos para que esta relación sea negativa y en contraposición con la predicción de todos los experimentos hasta la fecha incluyen: 1) la saturación de especies o falta de nichos disponibles que imposibilita la llegada de nuevas especies; y 2) la redundancia funcional de especies (Grime 2002), estos dos puntos no se desligan de la idea que sugiere que después del incremento de la

diversidad hasta un cierto nivel, la posterior adición de más especies tiene poco efecto sobre la productividad (Symstad *et al.* 1998); y 3) las interacciones negativas entre especies o semillas (por ejemplo, competición e inhibición alelopática según Hooper *et al.* 2005). El descenso de la productividad no fue causada por menos semillas sembradas en parcelas más diversas, debido a que la densidad total de las semillas fue proporcional al número de especies sembradas. Además, La relación positiva de otros sitios puede ser debida a que soportan potencialmente más especies que las que fueron sembradas (Guo *et al.* 2006).

Otra explicación que respalda nuestros resultados a la relación negativa encontrada depende del cambio temporal de la biomasa, con una disminución de la equitatividad, especialmente en la comunidad de alta diversidad, y limitación de recursos (nitrógeno, espacio y luz) (Guo *et al.* 2006). La diversidad sembrada juega un papel crítico solamente en el desarrollo inicial de la comunidad, cuando la uniformidad de la biomasa en dicha comunidad es relativamente alta. Diferente número de especies en diferentes estados de desarrollo debe ser necesario para que la comunidad se desarrolle óptimamente (Mouquet *et al.* 2003). Si la diversidad en condiciones naturales está por debajo de la diversidad sembrada más alta, la alta densidad de siembra conducirá a mayor productividad en estadios iniciales del desarrollo de la comunidad y en estadios tardíos asegurara la selección de especies dominantes adecuadas que pueden ser altamente competitivas con recursos reducidos. Este caso se presencio en 1998, con un aumento significativo de la biomasa aunque no fue debido a un incremento en el número de especies, más bien la alta equitatividad inicial de la comunidad resultante en ese año, pudo conducir a un uso complementario más alto y así una más alta productividad; aunque tal efecto de la equitatividad puede convertirse más débil como la comunidad madura (Nijs & Roy 2000, Mulder *et al.* 2004).

Por otra parte, Grace *et al.* (2007) afirman que un tipo de relación negativa puede deberse a la exclusión competitiva operante. Las especies sembradas, como hemos visto facilitan la riqueza del grupo compuestas-otras mediante la sombra y protección de las plántulas, pero puede también haber mitigaciones abióticas o ser promovidas en la comunidad rizófora (Goldberg *et al.*, 2001). En este último aspecto, la biomasa es muy influenciada por condiciones abióticas y considerando la acumulación de biomasa seca

como una perturbación por falta de espacio, ésta puede reducir considerablemente la productividad en nuestras parcelas, especialmente hacia las fases finales del experimento. Los efectos negativos de estas perturbaciones en la producción, en principio indirectamente, promueven la riqueza por relajar la presión competitiva (Grace *et al.* 2007). En este sentido, interpretamos la falta de espacio como un factor directo que afecta tanto a la productividad como a la riqueza de especies.

Varios autores han cuestionado la aplicabilidad a sistemas naturales de los hallazgos de la relación productividad-diversidad encontrada en experimentos (Kahmen *et al.* 2005), donde la diversidad puede ser insignificante comparada con las influencias trascendentales de factores ambientales y antropogénicas sobre el funcionamiento del ecosistema (Grime 1997b, Wardle *et al.* 1997b). Asimismo, estos experimentos encuentran que en la relación positiva, la productividad promedio de las plantas aumenta pero los nutrientes del suelo a menudo disminuyen con incremento de la riqueza de especies o de grupos funcionales, al menos dentro del rango de la riqueza probada y sobre la relativa corta duración de muchos experimentos (Hooper *et al.* 2005).

Hay mucha variabilidad que no se controla con los experimentos, mientras estudios observacionales intentan identificar la variación espacial de la diversidad, los experimentos tratan de determinar las consecuencias de pérdida de especies en un sistema donde los factores ambientales se mantienen constantes (Wardle 2001a). Los principales estudios experimentales y los análisis tradicionales de la relación productividad-diversidad se han enfocado en la riqueza de especies y han mostrado que el número de grupos funcionales, diversidad funcional o equitatividad influyen en la productividad más fuertemente que la riqueza de especies (Tilman *et al.* 1997, Wilsey & Potvin 2000, Diaz & Cabido 2001, Spehn *et al.* 2002, Petchey *et al.* 2004). También se ha mostrado que la presencia de una o pocas especies dominantes con fuertes efectos en el ecosistema es probable que enmascaren la relaciones simples entre la riqueza y la productividad (Chapin *et al.* 1997, Huston 1997, Hooper & Vitousek 1998, Aarssen 2001). Consecuentemente, el efecto de la especificidad de los ejemplares y composición necesitan considerarse si los efectos de la diversidad sobre la función del ecosistema son probados en un ecosistema natural (Kahmen *et al.* 2005).

Si partimos del supuesto que nuestro experimento tiene características de pastizales seminaturales, especialmente en condiciones naturales, donde no hubo ningún tipo de control posterior al establecimiento de las parcelas en las que se dejó desarrollar la vegetación sin ningún manejo posterior, entonces nuestros datos están acordes con los resultados en ambientes naturales, donde la riqueza es un estimador pobre de la productividad (Kahmen *et al.* 2005). La composición de especies explica mejor la productividad, como es nuestro caso, donde las gramíneas son el mejor estimador, que las variables ambientales y parámetros de manejo. Sin embargo, pueden existir ciertos parámetros edáficos y de manejo del sitio que muestra un efecto directo de la productividad aunque sea escaso (Kahmen *et al.* 2005). Pero se espera que estas variables influyan indirectamente a través de la composición de especies y del efecto de limitación de espacio de las parcelas, por acumulación de biomasa y organización de las comunidades en parches heterogéneos, por el uso más eficiente de los recursos especialmente la luz. Por lo tanto, nuestros resultados muestran que las medidas complejas como la composición de especies son estimadores importantes del funcionamiento del ecosistema en condiciones naturales.

La disminución en la diversidad medida como riqueza de especies, diversidad efectiva del  $e^H$  de Shannon o la equitatividad de Camargo (1992) no mostraron ninguna relación significativa con la productividad. Tampoco hay resultados consistentes con otros experimentos, en los que hay un incremento asintótico de la biomasa con el incremento de la diversidad de plantas o equitatividad (Hooper & Vitousek 1997, Hector *et al.* 1999, Wilsey & Potvin 2000, Polley *et al.* 2003, Symstad *et al.* 2003). Para estos experimentos, se afirma que los efectos positivos observados de la biodiversidad sobre la productividad en estudios experimentales son amplios, debido a la complementariedad de nicho (Tilman *et al.* 1996, Hector 1998, Loreau 1998, Loreau & Hector 2001, Smith & Knapp 2003, Smith *et al.* 2004, Kahmen *et al.* 2005, Wardle & Zackrisson 2005, Suding *et al.* 2006, Grace *et al.* 2007). La complementariedad de nicho sugiere que un incremento del número de especies establece una mayor eficiencia en la explotación de recursos y así promueve el funcionamiento del ecosistema y, al mismo tiempo, sugieren que no pueden ser extrapolados a ecosistemas naturales maduros, ya que las interacciones competitivas que reducen los efectos de complementariedad de nicho son más evidentes en comunidades maduras (Yachi & Loreau 2007).

Sin embargo, los efectos de la diversidad sobre la productividad en los estudios experimentales, son sin embargo conducidos por un nivel muy bajo de especies, que no son representativos de pastizales naturales. Tilman *et al.* (2002), por ejemplo, afirman que en su estudio cerca de 5 especies pueden referirse por los efectos de biodiversidad observados. En contraste, los niveles más bajos de diversidad en el estudio de Kahmen *et al.* (2005) contiene 8 especies; por lo que sugerimos que los efectos de la biodiversidad basados en la complementariedad de nicho es más fuerte en ecosistemas donde la diversidad ha caído debajo de niveles críticos, tales como en experimentos de pastizales. La riqueza media de especies de nuestro estudio está dentro de los estándares para otras regiones de Europa, cuyo rango oscila entre 8 y 33 especies, con un promedio de 20 especies (Kahmen *et al.* 2005). Por lo tanto, los estudios experimentales que se dan en condiciones creadas no pueden ser relevantes en sistemas naturales, donde multitud de factores influyen sobre la producción de la biomasa (Grace *et al.* 2007)

Kahmen *et al.* (2005) también sugieren que la composición tiene un efecto significativo sobre la productividad, y a su vez está relacionada con varias especies muy productivas, al igual que en nuestro estudio donde las gramíneas son el grupo más productivo con el tiempo. Se sugiere, por tanto, que las especies con atributos específicos tales como una alta habilidad competitiva o alta eficiencia del uso de nutrientes puede dirigir significativamente la relación de la composición de la comunidad y productividad. Esto es análogo a los resultados encontrados en varios estudios de biodiversidad experimentales, donde la composición de especies o atributos funcionales de especies resultó un mejor estimador del funcionamiento del ecosistema que la riqueza de especies (Hooper & Vitousek 1998, Symstad *et al.* 1998, Diaz & Cabido 2001, Petchey *et al.* 2004).

La influencia de los atributos específicos de las especies, sin embargo, no anula los efectos de la diversidad sobre la relación entre la composición y la productividad. Tilman *et al.* (2002) por ejemplo sugiere que comunidades con composición funcional complementaria debe ser más productiva que las comunidades con igual número de especies, pero redundante en composición funcional. También varios estudios han mostrado que las leguminosas facilitan el incremento de la productividad por la transferencia de nitrógeno fijado a otras especies de plantas en la comunidad (Mulder *et al.* 2002, Spehn *et al.* 2002, Scherer-Lorenzen *et al.* 2003). Nuestros resultados indican que las

leguminosas tampoco mostraron un comportamiento relacionado con la productividad. Además, el bajo número de leguminosas implicadas que no sobrevivieron en los diferentes periodos, ni aún las sembradas que progresivamente desaparecieron, muestra que su participación en la composición de la comunidad fue mínima ni siquiera para las especies trepadoras.

### **5.2.3. Efecto de la no retirada anual de biomasa sobre la relación productividad-diversidad**

Una de las mayores diferencias de este experimento con otros que han encontrado relaciones positivas (Naeem *et al.* 1994, 1995, Tilman *et al.* 1996, van der Heijden *et al.* 1998, Hector *et al.* 1999) ha sido la no retirada manual de las malas hierbas, ni tampoco la esterilización del suelo para la eliminación del banco de semillas resultante del uso agrícola previo. Esta decisión metodológica se hizo necesaria para determinar los efectos de la siembra de especies sobre la sucesión secundaria temprana en campos de cultivos abandonados, por lo que se considera que la colonización natural de las parcelas resulta principalmente de las malas hierbas presentes ya en el banco de semillas (van der Putten *et al.* 2000). Sin embargo, como se explica en otro apartado el corte anual para la retirada de la biomasa muerta acumulada se realizó para todos los países excepto en España en un intento de reproducir las condiciones naturales sin manejo para acelerar la sucesión secundaria.

La hojarasca como producto de la acumulación de la biomasa seca de las plantas tiene efectos relativos sobre las especies vegetales, principalmente en estado adulto (Foster & Gross 1998), pero siendo mayor sobre el establecimiento de las plántulas (Bissels *et al.* 2006). Por esta razón, el efecto de la hojarasca cambia de facultativo en estados juveniles a competitivo en estado adulto, con un incremento de esta influencia sobre las plantas reproductivas. Al mismo tiempo, la adición de hojarasca modula el efecto negativo de la biomasa en plantas adultas dependiendo de si estas tienen una forma de crecimiento erecto, permitiendo que las plantas escapen de la capa de hojarasca (Violle *et al.* 2006). Son varios los efectos positivos de la hojarasca en una comunidad de plantas, como el aumento de la disponibilidad de agua al proporcionar mayor protección contra la sequía intensa (Fowler 1986). Simultáneamente, no tiene efecto sobre la luz transmitida a las especies dominantes

en estado adulto, probablemente explicando los efectos positivos sobre este tipo de especies en el ecosistema (Violle *et al.* 2006). Otros efectos indirectos de la hojarasca, como el aumento de la humedad del aire y la prevención de las fluctuaciones de temperaturas extremas, pueden ser importantes sobre el crecimiento de plántulas al final del invierno y la producción de semillas durante el verano seco (Eckstein & Donath 2005).

Tal vez el impacto más positivo de la acumulación de biomasa en forma de hojarasca sobre el desarrollo de las comunidades de plantas, es la atenuación de la sequía rigurosa de verano, ya que se ha comprobado que es el factor más usual y negativo que influye sobre la alta mortalidad de plántulas (Bissels *et al.* 2006). Las duras condiciones abióticas sugieren que las plántulas son la fase vegetativa más susceptible y posee las mayores restricciones para el reclutamiento. Generalmente la sequía extrema de verano conduce a desecación y rápido endurecimiento de la capa superficial del suelo afectando de esta forma la supervivencia de las plántulas (Stampfli & Zeiter 1999). Por lo tanto, nuestro estudio está en línea con otros que identifican las condiciones favorables de humedad de los suelos como un factor crucial para el reclutamiento exitoso de las plántulas (Riba *et al.* 2002).

Como se ha visto, la hojarasca juega un papel importante para la composición de especies en muchos ecosistemas, principalmente a través de su influencia sobre la germinación y establecimiento. Sin embargo, se sabe que la composición en pastizales seminaturales está muy influenciada por la recurrencia del corte y el pastoreo (Jensen & Gutkunst 2003). Por lo tanto, los efectos negativos de la acumulación de biomasa sobre el reclutamiento de plántulas han sido registrados en varios experimentos de diversidad (Foster 1999). Jensen & Gutkunst (2003), por ejemplo, concluyen que la capa de hojarasca en la comunidad herbácea actúa como una barrera especialmente para especies tempranas en la sucesión caracterizadas por presentar semillas pequeñas y que es un determinante principal de la sucesión dirigida hacia una disminución en la riqueza de especies.

Sin embargo, estos efectos negativos de la hojarasca sobre el reclutamiento de las plántulas deben verse a un nivel individual de las especies, ya que dependen mucho de las condiciones del sitio y de los atributos de las especies individuales (Hastwell & Facelli 2000). Es así como las especies de semillas más grandes muestran bajas reducciones de establecimiento en presencia de hojarasca, en correspondencia con otros estudios que

indican como especies de semillas grandes se establecen sin importar si el follaje es abierto o denso, mientras que las especies de semillas pequeñas dependen exclusivamente de perturbaciones y claros en el follaje para su regeneración (Edwards & Crawley 1999). De tal forma que las especies de semillas pequeñas, a menudo son reemplazadas durante el avance de la sucesión si la densidad de la vegetación se incrementa (Jensen & Gutkunst 2003).

En ecosistemas de pastizales seminaturales, la perturbación provocada por el manejo a menudo ha resultado en la facilitación del reclutamiento de plántulas ya que proporciona un mayor número de micro sitios favorables (Bissels *et al.* 2006). En particular, en comunidades con una alta cantidad de biomasa seca en pie, las perturbaciones regulares se necesitan para reducir la interferencia del crecimiento en exceso de ciertas plantas circundantes (Tilman 1993, Krenová & Leps 1996, Foster & Gross 1998, Leps 1999). Sin embargo, este es un efecto de perturbación que difiere entre especies individuales.

El corte, cambia la estructura del follaje reduciendo los efectos competitivos con las plantas establecidas (Bissels *et al.* 2006), ya que reduce la inhibición por las plantas vivas y muertas y suministra espacios abiertos entre la vegetación nativa con la subsecuente incidencia más alta de luz, que facilita el establecimiento de nuevas plántulas (Bullock *et al.* 1994, Hofmann & Isselstein 2004). Este efecto, también es importante sobre el incremento del número de especies, tanto de gramíneas como otras dicotiledóneas, pero es aun más trascendente sobre la proporción de contribución de las diferentes especies en la productividad (Marriott *et al.* 2003). El corte de vegetación en los sitios CLUE (excepto España) se produjo en septiembre, para vigorizar la germinación de las semillas al ser proporcionados más nichos que persisten hasta la siguiente primavera (Hedlund *et al.* 2003).

Sin embargo este tipo de manejo tiene el inconveniente de favorecer solamente el establecimiento de las especies anuales que son las especies consideradas nocivas para la restauración más que aquellas especies perennes presentes en condiciones seminaturales (Bissels *et al.* 2006). Nuestros resultados no aclaran si después de siete años de experimentación, un futuro manejo de remoción de biomasa seguirá favoreciendo el establecimiento de las especies anuales en repercusión de la sucesión secundaria. Por tanto, se hace necesario incorporar un ensayo a futuro que compruebe si la siembra durante este



período experimental examinado ha tenido algún efecto positivo sobre el banco de semillas, el cual estimamos debe haber sido alterado funcionalmente en detrimento de las malas hierbas de cultivo y a favor de las especies de estadios más tardíos de la sucesión como *Carduus tenuifolius*, por ejemplo.

Existen muchos factores que influyen sobre el efecto de la remoción de biomasa sobre las tasas de establecimiento de las plantas (Zobel *et al.* 2000), por ejemplo, Gross (1984) ha encontrado que las especies de semillas pequeñas son más dependientes de espacios abiertos con baja competencia que aquellas de semillas grandes, que muestran altas tasas de establecimiento de plántulas incluso en pastizales con follaje bien cerrado (Moles & Westoby 2002, Turnbull *et al.* 1999). Generalmente, las especies de semillas grandes muestran que son más tolerantes a la competencia por la vegetación establecida (Jakobsson & Eriksson 2000) y riesgos físicos como la sequía (Moles & Westoby 2002).

El más alto requerimiento de luz de las especies con semillas pequeñas puede ser interpretado como un mecanismo de detección de espacios abiertos, que previene la germinación bajo condiciones desfavorables como aquellas debajo de la capa de hojarasca (Jensen & Gutkunst 2003). La correspondiente dormancia de estas semillas pequeñas se cree que es una ventaja adaptativa que incrementa la supervivencia y así la fortaleza de las poblaciones (Baskin & Baskin 1998). Sin embargo, hay estudios que encuentran diferencias en el establecimiento de plantas de estadios tempranos y tardíos de la sucesión independiente del tamaño de la semilla (Jensen & Gutkunst 2003). Esto indica además que el estado sucesional por sí mismo u otros factores diferentes a la densidad de la semilla que están relacionados con el estado sucesional, influye sobre la reducción del establecimiento de las especies de pastizales en presencia de hojarasca. Un factor está relacionado con la morfología de las plántulas, las gramíneas con crecimiento vertical desde fases de plántulas pueden ser cubiertas en menor grado que especies de compuestas-otras con una disposición más horizontal de sus hojas (Xiong *et al.* 2001).

#### **5.2.4. Efecto de muestreo y uso complementario de los recursos**

Ya que la mejor mezcla en BD, constituida por *Bromus inermis*, es tan eficaz en suprimir especies colonizadoras que las mezclas en alta diversidad, se comprueba que existe un fuerte efecto de la identidad de esta especie. Leps *et al.* (2001) reconocen que

---

este efecto asociado a la diversidad fue el resultado del efecto de muestreo y, además, que resulta muy difícil del diseño experimental utilizado en el proyecto CLUE diferenciar cualquier efecto complementario como la complementariedad de nicho. Pero a diferencia de Huston (1997), estos mismos autores no consideran que este efecto fuera el resultado de un mero artefacto estadístico (Tilman 1997a). Sin embargo, si toman en consideración que las diferencias en atributos entre especies son suficientes para que el efecto de muestreo se manifieste por sí mismo, por lo que dan mucha relevancia a la disimilaridad de especies antes de atribuir al efecto de muestreo como un legítimo efecto de la diversidad. En este sentido, el efecto de muestreo tuvo repercusiones funcionales, especialmente en el reemplazo funcional de especies de gramíneas colonizadoras a favor de las compuestas-otras. Además, con el tiempo se advierte que la pérdida de dominancia de las compuestas-otras anuales favorece el establecimiento de especies perennes del mismo grupo.

Para probar cuál es el efecto que realmente está operando, se necesita comparar el rendimiento de las especies utilizadas en las mezclas con monocultivos de cada una de ellas. Esta es la deficiencia metodológica a la que se refieren Leps *et al.* (2001), cuando tratan de comparar los rendimientos de las mejores réplicas de baja diversidad con aquellas de alta diversidad, lo cual produce un error en uno u otro sentido, porque no se cuenta con réplicas para el tratamiento de baja diversidad. Esto es un fuerte inconveniente porque no se puede estimar la sobreproducción directamente que es el objetivo de la comparación de las mezclas y monocultivos, ya que se ha comprobado que el efecto de sobreproducción es un importante componente de las relaciones entre la diversidad y la productividad (Burel *et al.* 1998, Hector *et al.* 1999, Valone & Hoffman 2003). Si, por ejemplo, se detectara sobreproducción (las mezclas superan a las especies más productivas en los monocultivos), entonces la complementariedad de recursos entre las mezclas sería fuerte. Por el contrario, si no existiera sobreproducción significaría que las especies utilizan el mismo recurso limitante sin que ocurra ninguna complementariedad entre ellas.

Los resultados aquí expuestos, concuerdan con los encontrados por Hooper (1998), quien no encuentra un incremento absoluto en la productividad debido al aumento de la riqueza de los grupos funcionales. Por el contrario, asume que la composición (los atributos funcionales y las interacciones entre ciertos grupos) explican mejor la productividad que lo hace el número de grupos funcionales. Por tanto, es necesario asumir

que debido a las diferencias en atributos como historias de vida (anuales, perennes), estructurales (especialmente profundidad de las raíces) y funcionales (fijación de nitrógeno), estos grupos utilizarán los recursos limitantes del suelo en una forma complementaria. Aunque los grupos funcionales difieran grandemente en atributos fenológicos y morfológicos, otros atributos (habilidad competitiva) son los que hacen que la complementariedad sea importante cuando se trata de evaluar el efecto sobre la productividad.

Aunque se ha encontrado un claro efecto de muestreo, esta es la explicación más simple y obvia cuando no existe sobreproducción. Sin embargo, hay varias evidencias que permiten no excluir la complementariedad del todo y se asume, por tanto, el argumento de Nijs & Roy (2000) quienes dicen, que en términos de biomasa, las comunidades desarrollan un incremento de la dominancia de algunas especies. Este incremento de la dominancia, en condiciones experimentales con suficientes recursos, es probable que disminuya la equitatividad de especies en la comunidad, ya que algunas especies por competición eliminan otras. Además, y lo que más nos interesa, estas reducciones en la equitatividad pueden afectar la productividad y, por tanto, el incremento de la productividad está asociado con el progresivo favorecimiento de las especies de rápido crecimiento en la comunidad. No descartamos por completo la existencia del mecanismo de complementariedad ya que este mecanismo indirectamente puede ser comprobado por el reemplazo funcional de las gramíneas colonizadoras por compuestas-otras, que podría estar indicando un uso eficiente en el uso de los recursos por estas últimas especies, facilitado por la presencia de *Bromus inermis* principalmente.

El escenario descrito conduce rápidamente a una acción-reacción negativa en la relación productividad-diversidad, por lo que será poco beneficioso contar con mayor riqueza o composición de especies en las condiciones naturales exhibidas por las dehesas. Esto contrasta claramente con la idea de baja equitatividad, que se basa en la dominancia de aquellas especies que cuentan con atributos de productividad promedios, por lo que en aquellas comunidades poco uniformes será dominada por especies muy productivas. Este modelo de baja equitatividad visto de este modo sólo puede promover la productividad, por lo que la acción-reacción entre la productividad-diversidad será positiva en vez de negativa, lo que amplificaría grandemente el efecto de la diversidad (Nijs & Roy 2000).

Encontramos que la biomasa de las compuestas-otras aumenta al mismo que tiempo que ganan dominancia en presencia de la gramínea sembrada *Bromus inermis*, que resulta ser una consecuencia indirecta de la exclusión competitiva de gramíneas colonizadoras por esta misma especie sembrada. Al mismo tiempo, esto induce una disminución de la equitatividad, resultado asociado al efecto de siembra. Consideramos que la variación en la abundancia de especies del grupo compuestas-otras, puede afectar las comunidades establecidas al cambiar las relaciones de distribución entre los grupos funcionales en la comunidad, tal y como lo encontró Polley *et al.* (2007). Asimismo, este reemplazo funcional en las parcelas de alta diversidad muestra indirectamente un efecto de complementariedad, debido a la expresión de las diferencias funcionales entre las especies, o procesos que favorecen las plantas con atributos particulares (efecto selección, Loreau 1998, Tilman *et al.* 1997).

Probablemente el alto crecimiento de las compuestas-otras les permitió competir efectivamente por nutrientes en grandes partes del suelo, no ocupado inicialmente. El posterior empobrecimiento de nutrientes probablemente forzó de manera especial a este grupo funcional a incrementar la profundidad de las raíces, pero facilitado por la presencia de *Bromus inermis*. van Ruijven & Berendse (2005) proponen este mecanismo como un reemplazo funcional o un desplazamiento gradual por especies que invierten en raíces adaptadas a disponibilidad de nutrientes bajos (Hooper & Vitousek 1998), debido a que la disponibilidad de nutrientes probablemente disminuye después de que las raíces de las plantas han ocupado y tomado los nutrientes disponibles de la mayor parte del suelo.

Por tanto, no se puede descartar que la siembra pueda favorecer la complementariedad funcional, a través del mecanismo de la facilitación (Tilman *et al.* 2001). Dentro de este mecanismo, las especies complementarias típicamente difieren en atributos morfológicos como la profundidad de enraizamiento, el periodo de crecimiento u otros que regulan la captura o utilización de recursos. La extensión con que estas especies complementarias (gramíneas vs. compuestas-otras) explotan recursos disponibles, puede depender de las proporciones de abundancia de las especies, situación muy probable ya que la siembra cambia las relaciones de abundancia de las especies del grupo compuestas-otras, permitiendo que la complementariedad pueda ser factible, ya que se ha encontrado que este mecanismo funciona en comunidades a medida que la equitatividad aumenta (Loreau

2000), en nuestro caso hacia los años finales del experimento cuando la dominancia de las especies sembradas parecen haberse estabilizado e incrementado el de las compuestas-otras, especialmente.

### ***Sobreproducción***

La mayoría de experimentos muestran que el incremento de la diversidad funcional conduce a un incremento de la productividad del ecosistema conocido como sobreproducción (Hooper *et al.* 2005, van Ruijven & Berendse 2005). La sobreproducción es principalmente atribuida al efecto de muestreo, pero también puede ser causada por el incremento de la complementariedad funcional y/o facilitación. Si las especies son capaces de utilizar diferentes recursos, o si pueden usar el mismo recurso pero en diferentes tiempos o en diferentes localidades entonces la complementariedad puede incrementarse en conjunto en la utilización del recurso (Gross *et al.* 2007). Similarmente, si algunas especies suavizan las condiciones extremas e incrementan la disponibilidad de recursos para otros grupos, luego la facilitación puede promover la productividad del ecosistema. Aunque los experimentos han dado muchos avances sobre el funcionamiento del ecosistema mucho debate se ha creado en torno a la productividad (Huston, 1997, Loreau & Hector 2001; Hooper *et al.* 2005). En la mayoría de casos la sobreproducción ha sido relacionada con los efectos de un grupo funcional particular, compuesto por las leguminosas fijadoras de nitrógeno.

En los primeros experimentos con efectos positivos de la riqueza sobre la biomasa, muy pocos encontraron respuestas positivas de la biomasa al incremento de la riqueza de especies (Dimitrakopoulos & Schmid 2004). En lugar de esto, la mayoría de estudios encontraron respuestas combinadas entre especies con sobreproducción o subproducción en las mezclas de alta diversidad (Hooper & Vitousek 1997, Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999). Roscher *et al.* (2007) muestran que la sobreproducción a menudo ocurre en casos donde sólo una especie o muy pocas fueron favorecidas en las mezclas, mientras otras especies subprodujeron y que el límite para un posterior incremento de la producción de biomasa se alcanzó bajo condiciones de baja riqueza de especies.

Tal vez nuestros resultados indican que la sobreproducción sólo se establece en casos donde una o pocas especies son favorecidas en las mezclas, mientras la mayoría de

especies subprodujeron y, además que el límite para posteriores incrementos de producción de biomasa, fue alcanzado bajo condiciones de baja riqueza. De la misma forma como fue encontrado por (Roscher *et al.* 2007), los efectos complementarios que se dan en las mezclas de diversidad es explicado por un incremento en la densidad de *Bromus inermis*, que obviamente alcanza un límite superior independiente de la riqueza. El efecto de dominancia de esta especie en particular puede contribuir a un posterior incremento en la producción de biomasa debido a las características de reproducción vegetativa, que le permite incrementar la plasticidad del tamaño de su crecimiento clonal en respuesta a una reducida competencia intraespecífica hasta que se alcance cierto límite espacial. Así características morfológicas específicas y plasticidad pueden permitir que estas especies sean dominantes; mientras que otras especies se convierten en incompetidores inferiores, debido a limitaciones de crecimiento inherentes.

La relación positiva productividad-diversidad en los experimentos (van Ruijven & Berendse 2005), muestra que las leguminosas juegan un papel importante en la sobreproducción y que aparte de las leguminosas la complementariedad parece ser importante mediante la partición de recursos y la facilitación. Sin embargo, el principal mecanismo es el enriquecimiento de nutrientes por los fijadores de nitrógeno. Si un recurso único, como el nitrógeno, está limitando la productividad y las especies son complementarias en el uso de nutrientes debido a diferencias en fenología, profundidad de enraizamiento y otras características funcionales, entonces el nitrógeno total de las plantas debe ser más alto en las mezclas más diversas. Este efecto, por tanto, no es independiente de la complementariedad: si la partición de recursos también facilita más especies productivas, alguna complementariedad puede atribuirse al efecto de la selección. Por tanto, el efecto de complementariedad debe ser visto más como un mecanismo conservativo de las interacciones positivas entre la productividad-diversidad.

Dukes (2001a) presenta un modelo conceptual que describe la importancia potencial de la disponibilidad de recursos sobre la sobreproducción. Este modelo hipotetiza que la sobreproducción sólo ocurre en condiciones ricas de recursos, donde las especies dominantes no son capaces de utilizar completamente los recursos disponibles, permitiendo que otras especies accedan a los recursos sobrantes. En contraste, en condiciones pobres, como la de nuestro estudio, las especies pueden competir más

fuertemente por los recursos, reduciendo la partición de dichos recursos acorde con este modelo conceptual. La relación productividad-diversidad ha sido explicada tanto en estudios teóricos como experimentales de sistemas de pastizales, ambos tipos de estudios sugieren que una alta disponibilidad de nutrientes conduce a la exclusión competitiva de especies subdominantes, incrementando al mismo tiempo la biomasa de la comunidad. La relación entre la productividad-diversidad que se encuentra es de tipo arqueada a un extremo (Rosenzweig 1995).

Debido a que no se removió materia vegetal, el reciclado de nutrientes no permitió el empobrecimiento de nuestros suelos, pero la disponibilidad de nitrógeno en el suelo siguió dependiendo de varios procesos, que son conocidos por ser ampliamente variables en espacio y tiempo, incluyendo la asimilación por la planta, amonificación y nitrificación e inmovilización microbiana (Schimel & Bennett 2004). Debido a que estos procesos son también dependientes del contenido de agua en el suelo, la extrema sequía y altas temperaturas del verano pueden haber tenido un efecto negativo sobre el establecimiento de plántulas, por la baja disponibilidad de agua y nitrógeno. El nitrógeno del suelo se mineraliza rápidamente y este proceso se detiene cuando el suelo se seca. Si las condiciones son húmedas la disponibilidad de nitrógeno se incrementa nuevamente hacia el final de la estación de crecimiento, debido a la toma reducida de nutrientes y continua mineralización.

La sequía también puede afectar la disponibilidad nitrógeno a través del efecto sobre las leguminosas: las altas temperaturas de verano y suministros bajos de agua pueden reducir la formación de nódulos, provocando además que éstos se desprendan de la raíces con el efecto negativo sobre las tasas de fijación de nitrógeno (Dukes 2001a). La no remoción anual de biomasa seca no impactó negativamente sobre las tasas de nitrógeno, que sin embargo se mantuvo en disponibilidades bajas, aunque hay evidencias que el nitrógeno orgánico juega un papel importante en la nutrición de las plantas, en condiciones naturales de campo parece ser moderadamente bajo debido a que estas especies prefieren formas de nitrógeno inorgánico.

Mientras que la especie sembrada *Trifolium pratense* se presente en AD posiblemente ejerció un efecto positivo sobre la producción relativa total y la diversidad, debido al incremento en la complementariedad de atributos en las mezclas en que estuvo presente.

Este efecto es probablemente debido a la capacidad de fijar nitrógeno, que ha sido descrito en previos experimentos de diversidad (Mulder *et al.* 2002, Spehn *et al.* 2002). Mientras que las otras especies de leguminosas sembradas que persistieron menos en el tiempo no fueron en ningún momento importantes dentro de la comunidad establecida. Es decir, que no tuvieron efectos facilitativos, aún cuando estén fijando nitrógeno atmosférico, ya que producen poca biomasa tanto en AD como BD y probablemente tiene efectos insignificantes sobre la disponibilidad de nitrógeno para la comunidad. Estos efectos diferenciales del uso complementario y facilitación del uso del nitrógeno en mezclas con leguminosas sembradas ha sido encontrado en otros experimentos de diversidad (Spehn *et al.* 2002, Roscher *et al.* 2007).



### 5.3. ESTABILIDAD TEMPORAL DEL ECOSISTEMA

#### 5.3.1. Variabilidad temporal de la biomasa

La diversidad y sus componentes, riqueza y equitatividad, pueden reducir la variabilidad temporal de la biomasa en la comunidad mediante el incremento de dicha biomasa o por la reducción de la suma de varianzas y covarianzas de la comunidad (Tilman 1996). Nuestros resultados permiten comprobar que existe una reducción de la variabilidad temporal, pero no es producto de un aumento de biomasa en la comunidad con el tiempo, más bien es independiente del cambio de biomasa que no respondió significativamente al aumento de la riqueza de especies. Por tanto, coincidimos con el punto de vista de Cottingham *et al.* (2001), quienes estiman que los efectos de la riqueza sobre la variabilidad se derivan ampliamente de las respuestas diferenciales de las especies a las fluctuaciones ambientales.

Varios estudios se han enfocado en los efectos de la cartera de valores y covarianza para demostrar como un incremento de la diversidad confiere mayor estabilidad temporal del sistema (Doak *et al.* 1998, Tilman 1999, Ives *et al.* 1999, Hughes & Roughgarden 2000, McCann 2000). Encontramos evidencia de una disminución en la suma de varianzas o covarianzas, pero con un incremento de la diversidad de especies perennes solamente y no con la diversidad total de la comunidad, como predicen estos estudios teóricos. Por lo tanto, se sugiere que la mayor estabilidad observada en el tratamiento de alta diversidad está muy condicionada por la presencia de un alto número de especies perennes dominantes en este tratamiento, gracias al efecto positivo de la siembra. Por el contrario, la baja disminución de la suma de varianzas o covarianzas en el tratamiento de baja diversidad está correlacionada más débilmente con las especies perennes sembradas, debido a su menor efectividad en este tratamiento. De la misma forma, la escasa significancia en condiciones naturales, refuerza nuestro punto de vista que la estabilidad temporal se alcanza con un mayor número de especies perennes, especialmente sembradas, en la comunidad.

El mayor número de especies perennes en alta diversidad no incrementó la biomasa, como teóricamente se esperaba (Tilman 1996, Pfisterer *et al.* 2004), creemos que la limitación de espacio causado por la acumulación de biomasa seca fue un factor importante

para eliminar este efecto y, que las comunidades establecidas se comportaran más parecidas a condiciones naturales, donde las especies anuales no contribuyen al aumento de la biomasa de la comunidad, tal como ha sido encontrado para otras zonas de dehesa (Puerto *et al.* 1990). Por lo tanto, esto se corresponde con Leps *et al.* (2001), quienes afirman que el efecto de muestreo/selección encontrado en el experimento CLUE va más allá de ser un artefacto simplemente estadístico, como fue propuesto por Huston (1997). Este efecto predice que hay una mayor probabilidad de introducir una especie muy productiva cuando la mezcla es más diversa.

La importancia del efecto de las interacciones competitivas sobre la estabilidad del ecosistema también ha sido sugerida en muchos trabajos teóricos (Ives *et al.* 2000, Lehman & Tilman 2000). Hay muchas evidencias, especialmente a escala de subparcela que muestra los efectos entre plantas circunvecinas, indicando que las especies sembradas, especialmente *Bromus inermis*, excluyen competitivamente otras gramíneas sembradas y colonizadoras, e indirectamente favorecen la abundancia de especies del grupo compuestas-otras. En condiciones naturales, este efecto no resulta claro pero sí se observa el cambio de abundancia temporal entre especies. Sin embargo, la carencia de efectos de covarianza a la escala sugerida sugiere que las interacciones competitivas en condiciones naturales no influyen sobre la relación diversidad-estabilidad temporal.

Esto sugiere que las especies están respondiendo de manera muy diferente a las fluctuaciones ambientales en los tratamientos de siembra, en contraposición con condiciones naturales, donde las respuestas de las especies y los grupos funcionales son más similares entre sí. En sistemas secos como el nuestro, incrementos de precipitaciones generalmente reflejan un incremento de las abundancias de las especies (cobertura o número de individuos), especialmente de las especies anuales, situación que se presentó notoriamente cuando condiciones más propicias aumentaron significativamente la riqueza de especies, promovida por las especies anuales principalmente. De esta forma, en condiciones naturales, la respuesta de las especies a cambios de sequía, durante el tiempo, aumentando la abundancia en condiciones húmedas y disminuyendo en condiciones más secas, generalmente resulta en covarianzas positivas (Valone & Hoffman 2003) y en estados intermedios de estas condiciones extremas, como las nuestras en relaciones nulas.

La suma de covarianzas, en nuestras comunidades, de los tratamientos de siembra tienden a ser negativas como típicamente se asume (Lehman & Tilman 2000), pero es un efecto que es válido sólo cuando se comparan las especies perennes, ya que en condiciones naturales este efecto tiende a ser insignificante. La suma de covarianzas negativa ocurre si algunas especies incrementan en abundancia (especies sembradas), mientras otras disminuyen como resultado de interacciones competitivas (especies anuales) (Tilman 1999, McCann 2000, Cottingham *et al.* 2001), o de respuestas diferentes a fluctuaciones ambientales (Doak *et al.* 1998, Ives *et al.* 1999). Los términos, varianza y covarianza, de la variabilidad temporal de la biomasa contribuyen a estabilizar las propiedades del ecosistema a través del mismo mecanismo, por ejemplo, las fluctuaciones asincrónicas de las especies (Caldeira *et al.* 2005).

De acuerdo con la teoría anterior se sugiere que las especies presentes en el tratamiento de alta diversidad responden de forma distinta a fluctuaciones ambientales, de tal forma que el efecto de siembra en alta diversidad está aumentando la exclusión competitiva de las malas hierbas de cultivo, tal como se esperaba. Por tanto, de acuerdo con Lehman & Tilman (2000) las fluctuaciones de las abundancias de especies individuales son asincrónicas, por lo que sólo resta identificar el mecanismo responsable del aumento de la estabilidad temporal de la biomasa con el aumento de la diversidad de especies perennes. El mecanismo responsable de la relación diversidad-estabilidad positiva es el efecto de cartera de valores, del que uno de los requisitos es la suma de covarianzas negativa probada anteriormente (Doak *et al.* 1998).

Sin embargo, Steiner *et al.* (2005) alertan de ser cautos cuando se utiliza este efecto para describir las relaciones de variación de la biomasa. Un supuesto fundamental del modelo para el efecto de cartera de valores es que la diversidad sea fija e independiente, de tal forma que la abundancia de las especies individuales disminuya con un incremento de la diversidad. Por tanto, desde este punto de vista dicho efecto no se cumple totalmente en la comunidad de alta diversidad, ya que la mayoría de especies anuales son especies menores que no contribuyen significativamente a la biomasa total, de acuerdo con las relaciones negativas diversidad-productividad encontradas en este estudio. A pesar de esto, varios estudios que cuantifican la covarianza de especies o buscan evidencia para los efectos de cartera de valores han sugerido que las covarianzas negativas como las nuestras

juegan un papel poco relevante en las relaciones diversidad-variabilidad (Petchey *et al.* 2002, Valone & Hoffman 2003, Steiner 2005), mientras que las pendientes de las relaciones biomasa media- varianza son más consistentes con el efecto de cartera de valores (Petchey *et al.* 2002, Steiner 2005). Este efecto considera que la fluctuación relativa en la biomasa de la comunidad total debe ser más pequeña que la fluctuación relativa en la biomasa de las especies constituyentes.

De una u otra forma, ambos supuestos examinados se cumplen en nuestros resultados para proponer el efecto de cartera de valores como el mecanismo que dirige las relaciones de diversidad-estabilidad; mecanismo que se ve aumentado como una fuerza estabilizadora por el incremento de la equitatividad, a medida que la diversidad aumenta y que también es válido para nuestro tratamiento de alta diversidad (Cottingham *et al.* 2001). Por tanto, en este tratamiento, la diversidad (mayor número de especies sembradas) tiende a disminuir la abundancia media de las especies individuales, luego estas abundancias reducidas pueden proporcionar mayor varianza que las reducciones proporcionales cuando se suman para calcular la varianza en la biomasa total de la comunidad, estabilizando temporalmente el ecosistema.

El modo como la diversidad y la equitatividad están operando en el efecto de cartera de valores depende sobre como las varianzas de las especies individuales y, en especial, las especies dominantes progresan con la biomasa media (Cottingham *et al.* 2001). La equitatividad influye ampliamente sobre la variabilidad por la regulación que hace de la riqueza, cuando la equitatividad es pequeña, las especies contribuyen de forma desigual a la biomasa, pero la pérdida y ganancia de especies menores tienen poco efecto sobre la suma de varianzas (efecto cartera de valores) y la suma de covarianzas. Ya que las especies dominantes son determinantes en las comunidades sometidas a siembra, se reconoce el papel relevante de la equitatividad en la estabilidad de la comunidad.

A diferencia de Caldeira *et al.* (2005) y Tilman *et al.* (2006) que reconocen que la diversidad puede estabilizar la funcionalidad del ecosistema, nuestro estudio encuentra que la diversidad es irrelevante en la estabilización de las comunidades, ya que como se observa en condiciones naturales el aporte de las especies anuales (menores) resulta insignificante la mayor parte del tiempo (van Ruijven & Berendse 2003). Sin embargo, las especies dominantes tienen una influencia desproporcionada sobre la dinámica de las

propiedades de la comunidad. Consecuentemente, las propiedades agregativas pueden variar ampliamente en comunidades con dominancias asimétricas, dependiendo de la estabilidad de las especies dominantes, como es evidente en la respuesta de la estabilidad composicional al disturbio en pastizales de sabana (Sankaran & McNaughton 1999). Si la especie dominante es severamente restringida por alguna perturbación, tal como clima extremo, la estabilidad probablemente será más grande en los sitios más diversos o no perturbados que los menos diversos o perturbados.

A lo largo de este escrito se presentan muchas evidencias que indican que la similaridad entre la colonización natural y los tratamientos de siembra se da solamente en la composición de especies, mientras que difieren de algún modo en la riqueza, equitatividad y abundancia de especies. Al mismo tiempo, se observa que especificidades intrínsecas de las comunidades naturales de este tipo de dehesa se mantienen en las parcelas de siembra, sobre todo por el efecto de las especies anuales que contribuyen muy poco a la productividad total del sistema. La convergencia en la composición de especies está sujeta a los procesos de ensamblaje natural, que afectan la estabilidad de la producción de la biomasa en situaciones que no se presenta una especie dominante (sembrada). Ha sido sugerido que el proceso de ensamblaje afecta los resultados de tales experimentos (Huston 1997), aunque se ha refutado si el ensamblaje aleatorio de comunidades experimentales reproduce la pérdida y ganancia de especies en algunos ecosistemas y eliminan el efecto de factores que pueden covariar junto con la diversidad en condiciones naturales (Schmid *et al.* 2002). Como no medimos la biomasa específica, no es posible determinar los efectos poblacionales asociados a la variabilidad temporal de la biomasa ni recalculan el efecto debido a las fluctuaciones individuales de las especies y su contribución a la biomasa. La aproximación que proponemos, es la utilización de las abundancias de las especies para hallar la variabilidad como el inverso de la estabilidad.

Los resultados expuestos hasta ahora son consistentes con los de Polley *et al.* (2007), quienes encuentran que la hipótesis de proporción de masas de Grime (1998) se cumple para aquellas propiedades del ecosistema que son ampliamente controladas por los atributos de las especies dominantes. Además, encontramos que la productividad evaluada en el experimento depende más de las propiedades funcionales de las especies constituyentes que del número de especies (Hooper & Vitousek 1997). Asimismo, la

identidad de especies es muy trascendente debido a que las especies difieren en atributos que vinculan la respuesta de la producción de la biomasa a las fluctuaciones ambientales y otros factores ambientales. Claramente se requiere un gran entendimiento del vínculo entre los atributos de las plantas y la estabilidad de la producción de biomasa, si se quieren predecir las consecuencias del cambio de abundancias o la identidad de las especies dominantes para las propiedades del ecosistema (McGill *et al.* 2006).

Como ya hemos sugerido, el éxito competitivo de las especies sembradas en los tratamientos de siembra, entra en contraposición con la hipótesis de sobreproducción de Tilman (1996), ya que el aumento de diversidad como consecuencia de la siembra de estas especies no reflejó un aumento proporcional de la productividad (Hector *et al.* 1999, Spaekova & Leps 2002). Por lo tanto, en nuestro estudio este mecanismo no condujo a una mayor estabilidad en comunidades más diversas. Este mecanismo ha sido observado principalmente en comunidades anuales y es raro que se presente en comunidades con presencia de especies perennes (Valone & Hoffman 2003), pero del mismo modo es influenciado por condiciones extremas de precipitación en condiciones ricas de nutrientes de suelos.

### **5.3.2. Relación de la abundancia (cobertura) y la diversidad de especies**

Las relaciones productividad-diversidad han sido analizadas empírica y teóricamente, pero recientemente Grytnes (2000) relacionó la riqueza con la cobertura de la vegetación y encontró modelos similares a aquéllos obtenidos con la biomasa. El modelo más ampliamente aceptado es la relación unimodal (Grace 1999), o arqueada (Rosenzweig 1995), mientras que Mittelbach *et al.* (2001) concluyen que ningún modelo es predominante. Todo esto sugiere que ningún modelo universal existe en la relación productividad-diversidad, o que el mecanismo involucrado en el control de la diversidad es variable y complejo.

La escala espacial y ecológica en la cual esta relación es estudiada aparece como uno de los factores que condiciona la variación de los modelos. La escala condiciona la diversidad a través de aspectos como la heterogeneidad ambiental y el rango de variación en la productividad (Gross *et al.* 2000). Por ello aparte de conocer los factores que condicionan los modelos productividad-diversidad, es necesario comprender los

mecanismos causales de esta relación. Aunque diversos mecanismos han sido propuestos (Abrams 1995), son los efectos acumulativos o interactivos de todos los mecanismos que determinan el modelo empírico dentro de un estudio particular. Oksanen (1996), por ejemplo, ha propuesto un modelo no interactivo para informar por la existencia de una curva arqueada, sin la necesidad de asumir ninguna interacción biológica mediante la consideración del número y tamaño de las plantas individuales presentes en una parcela (Casado *et al.* 2004).

La mayoría de estudios que analizan la relación entre la riqueza y algunas propiedades funcionales del ecosistema han utilizado la biomasa o producción primaria neta, que pueden ser consideradas como equivalentes en el caso de pastizales, especialmente si son terófitas, mientras otros han estudiado la relación con la cobertura de plantas, aún cuando este parámetro pueda ejercer un valor predictivo mayor sobre la riqueza de especies (Grytnes 2000). La cobertura y biomasa están correlacionadas cercanamente a nivel de especies (Chiarucci *et al.* 1999) y comunidad (Glatze *et al.* 1993, Grytnes 2000), situación que parece ser el caso en nuestro experimento, especialmente en los tratamientos de siembra donde la relación entre la biomasa y cobertura de todas las especies se da en un porcentaje mayor del 40% y, si solamente se considera la cobertura de las especies sembradas este porcentaje aumenta a medida que la importancia de las especies sembradas es más relevante.

Casado *et al.* (2004) exponen una serie de ventajas para relacionar la riqueza con la cobertura en lugar que con la biomasa, ya que el porcentaje de cobertura puede ser registrado rápidamente, y permite el uso de un alto número de muestras, así como representa una medida de espacio ocupado y entonces de las posibilidades de interacción entre las especies. De tal forma que la relación cobertura-diversidad puede ser debida más a su efecto competitivo sobre los recursos disponibles (luz, nutrientes, espacio) que a los valores actuales de biomasa acumulada por la comunidad (Grace 1999). Por último, hay un máximo posible alcanzado (100%), a diferencia de la biomasa con lo cual se tienen en cuenta tanto las plantas de menor como de mayor porte, mientras que un incremento en la biomasa, cuando el espacio está densamente ocupado, es sólo posible cuando plantas de mayor porte son incorporadas.

La acumulación de hojarasca tiene efectos importantes en el estrato herbáceo, reduce la luz que puede alcanzar la superficie del suelo, lo que impide el desarrollo de plántulas (Bosy & Reader 1995) y reduce el flujo de la fertilidad del suelo (Biondi & Manske 1996). Ambos aspectos tienen efectos negativos sobre la diversidad, biomasa y cobertura de las plantas herbáceas. El control de la hojarasca sobre la riqueza en comunidades herbáceas depende principalmente del espacio ocupado por las plantas, con riqueza alcanzando el valor máximo a nivel cercano de 60% de cobertura (Casado *et al.* 2004). El resto del espacio puede ser indistintamente ocupado por suelo descubierto u hojarasca, ya que en condiciones desfavorables la cobertura y riqueza se limitan por la capacidad de supervivencia de las especies (altos valores de suelo descubierto y hojarasca). Por tanto, una disminución en la riqueza con altos valores de cobertura parece indicar exclusión competitiva, por lo que el valor máximo de la riqueza se alcanza con valores intermedios de cobertura, donde especies competitivas y colonizadoras pueden coexistir.

### 5.3.3. Relaciones Funcionales Diversidad-Estabilidad Temporal

Las comunidades de plantas del experimento CLUE no fueron controladas para evitar la invasión o colonización de especies, a fin de mostrar que sistemas más diversos pueden ser estables o inestables (Bezemer & van der Putten 2007). Después de la siembra, en las parcelas no se retiraron las malas hierbas por lo que el desarrollo subsecuente de la comunidad fue debido a la colonización y procesos de ensamblaje. Sin embargo, las condiciones específicas de los sitios hacen que el mismo experimento con condiciones de manejo parecidas difieran entre países. Por ejemplo, nosotros alcanzamos resultados diferentes a los alcanzados para la mayoría de sitios, a excepción del Reino Unido, que junto con España cuentan con las condiciones más pobres de los suelos (van der Putten *et al.* 2000).

En el experimento CLUE de Holanda, con suelos más ricos, la diversidad y la biomasa de plantas fueron más altas en las parcelas AD que aquéllas en BD (Bezemer & van der Putten 2007), mientras que para nosotros no hubo diferencias entre la productividad de ambos tratamientos de siembra. De tal forma, que ellos obtienen una relación positiva productividad-diversidad y además esta misma relación fue observada en condiciones naturales, aunque con una producción más baja. Así que encuentran que la estabilidad



temporal basada en la producción de biomasa fue más baja en CN y más alta en AD, debido a que la estabilidad temporal no se relacionó con la riqueza inicial de especies en condiciones naturales ya que al tener mayor riqueza afecta en este sentido la relación. Por lo tanto, hay muchas diferencias entre ambos experimentos pero la que más resalta es la alta abundancia de leguminosas en Holanda, que a su vez está muy relacionada con la producción encontrada en alta diversidad y al mismo tiempo la baja abundancia de estas especies en condiciones naturales puede relacionarse con la baja productividad encontrada.

Al igual que Bezemer & van der Putten (2007) concluyen que la relación estabilidad-diversidad es muy dependiente del contexto de gradiente de diversidad añadido, nuestros resultados antagónicos muestran que las condiciones específicas del sitio y los procesos de ensamblaje dirigen los procesos del ecosistema. Asimismo, la abundancia de las especies es el principal factor que condiciona las relaciones entre la diversidad y el funcionamiento en comunidades naturales de plantas, como en comunidades artificialmente ensambladas.

Cuando la estabilidad temporal de la abundancia se estima por medio de la cobertura, nuestros resultados establecen que mayor estabilidad del ecosistema se consigue a una diversidad más alta, lo contrario se encuentra cuando se utiliza la biomasa, ya que no existe relación entre la biomasa o la variabilidad temporal de la biomasa y el número de especies. La estabilidad de la abundancia (cobertura) resulta del aumento de la covarianza negativa en las abundancias de las especies que compiten a mayor diversidad (Lehman & Tilman 2000) (efecto de la covarianza), de la forma que la varianza temporal en la abundancia de las especies progresa con la abundancia (promedio estadístico o efecto de la cartera de valores pero a una escala espacial), pero no en la forma en que la abundancia de las especies progresa con la diversidad (efecto de la sobreproducción; mayor abundancia total de la comunidad a diversidad más alta). Nuevamente, encontramos que no hay evidencias directas del efecto de la sobreproducción como una medida de competencia en la comunidad.

Recopilando nuestros resultados hasta ahora, observamos que la alta diversidad de plantas inicial no está relacionada con la alta productividad, a diferencia de lo encontrado en otros experimento Tilman *et al.* (2006) y lo establecido en la teoría (Lehman & Tilman 2000). Sin embargo como hemos afirmado anteriormente, la relación positiva estabilidad-diversidad también se alcanza a pesar que nuestras comunidades son muy poco

productivas. Pero esta baja productividad no invalida nuestros resultados sino que enriquece la discusión, ya que algo importante de resaltar en el experimento de Holanda (Bezemer & van der Putten 2007), es que la diversidad inicial (número de especies sembradas) tiene un fuerte y duradero efecto en la productividad (biomasa) y estabilidad temporal, mientras lo contrario sucede con el número de especies colonizadoras. Como se ha comentado, la alta productividad encontrada por estos autores se debe a que mayor número de especies sembradas fueron importantes durante todo el tiempo de experimentación, incluidas especies de leguminosas, aunque en nuestro experimento la situación fue totalmente diferente.

Los experimentos que tienen control del número y composición por el uso de diseños aleatorizados han mostrado que la diversidad y composición son determinantes significativos de la productividad (Hopper *et al.* 2005, Reich *et al.* 2004) y estabilidad temporal (Tilman *et al.* 2006). Al igual que en Holanda (Bezemer & van der Putten 2007), en nuestro experimento se permitió el ensamblaje de la comunidad natural para determinar la composición y por ende el número de especies de plantas, que hace imposible distinguir entre los efectos debidos a la diversidad o a la composición. Estamos de acuerdo en que el proceso de ensamblaje conduce a composiciones convergentes entre los tres tratamientos (Fukami *et al.* 2005). Esta convergencia como ya se explicó viene dada principalmente por las especies anuales, por lo que es muy probable que las especies que invaden las parcelas de la colonización natural (especies tempranas de la sucesión o anuales) sean buenas colonizadoras pero malas competidoras, con bajas eficiencias en el uso del recurso que las especies sembradas. Este hecho en lugar de enmascarar los resultados iniciales refuerzan el concepto de que el funcionamiento del ecosistema depende tanto del tipo de especies como de cuantas están presentes, mientras los efectos de la composición acomplejan el efecto de la diversidad, tanto en el experimento de Bezemer & van der Putten (2007) como en el nuestro.

Debido al alto efecto de la identidad de especies de la gramínea sembrada, *Bromus inermis*, sobre el funcionamiento del ecosistema, resulta de gran importancia la creación de parches espaciales asociados al crecimiento clonal de esta especie. La variabilidad espacial creada por estos parches depende de la disponibilidad de diferentes micro-sitios para que pequeñas especies del grupo compuestas-otras como *Geranium molle*, *Cerastium*

*glomeratum* o *Galium mollugo* incrementen su abundancia. Así, estos parches amortiguan las diferencias en condiciones abióticas de la parcela y, por tanto, las propiedades agregativas de la comunidad, como la biomasa o la abundancia, por unidad de área pueden así ser estabilizadas. Esto demuestra que sólo si los componentes de la diversidad son considerados, como que circunscriben la diversidad funcional a un nivel atributo-específico, la relación con la variabilidad espacial de la abundancia (biomasa) puede ser detectada (Weigelt *et al.* 2008). Por consiguiente, nuestro estudio concuerda con estos últimos autores en que el crecimiento clonal de la gramínea sembrada crea un efecto estabilizador sobre la abundancia.

Estos parches heterogéneos cobran mayor importancia con el tiempo a medida que la cobertura efectiva de las parcelas disminuye en los tratamientos de siembra. Por tanto, sugerimos que la variabilidad espacial de la abundancia disminuye significativamente con un incremento efectivo del área de estos parches, tal y como indican Weigelt *et al.* (2008). Este efecto puede ser debido a un promedio estadístico (efecto cartera de valores) de la abundancia de las especies a través de la heterogeneidad a escala pequeña en parches, que con el tiempo tienden a aumentar de tamaño con la consiguiente estabilización de la abundancia en los tratamientos de siembra. Tal heterogeneidad a pequeña escala puede haber sido causada por factores bióticos o abióticos (parches de nutrientes, estructura del suelo y acumulación de biomasa seca u hojarasca principalmente).

Los tratamientos de siembra permitieron una ocupación más completa del nicho espacial y así estabilizando la abundancia a través de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala, acorde con los resultados de (Weigelt *et al.* 2008). Esto se debió a la inclusión de una gramínea de alto crecimiento clonal (efecto de muestreo), que a su vez permitió que especies anuales del grupo compuestas-otras aumentaran su abundancia, pero que otras con mayor capacidad de enraizamiento (p.e., *Sylibum marianum*, *Carduus tenuifolius*) se estableciesen especialmente en las fases finales del muestreo. La integración clonal, transporte de agua o asimilaciones de un retoño al siguiente, es beneficioso especialmente en ambientes heterogéneos (Stuefer *et al.* 1994). Por tanto, la siembra mostró efectos favorables con la inclusión de formas de crecimiento clonales que permitió el aumento de competición de especies anuales del grupo compuestas-otras, que pueden

rápidaente establecer plántulas en pequeños claros, después de ciertas perturbaciones en épocas de verano.

Las especies sembradas pierden importancia con el tiempo a excepción de *Bromus inermis* (efecto de identidad de especies), que traza la separación de la abundancia entre las gramíneas en condiciones naturales. Hay muchos factores extrínsecos que marcan las diferencias encontradas en nuestro experimento con la teoría de competición, pero el comportamiento de las gramíneas permite discernir que este efecto es enmascarado por los factores que covarían junto con la composición de especies. En Holanda, por ejemplo, los suelos son más fértiles (van der Putten *et al.* 2000) y los cambios anuales ambientales son menos acentuados que en España, por lo que la relación positiva productividad-diversidad es fácilmente alcanzada. Por lo tanto, la gran variabilidad de los factores covariantes imposibilita que hayamos encontrado la relación y en etapas de restauración hay que contar con estos factores.

#### 5.4. IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN

Este estudio intentó indagar si la sucesión en tierras de cultivo abandonadas facilitó la introducción de especies de estadios de sucesión tardías o, en otras palabras, si las malas hierbas son reemplazadas gradualmente por gramíneas y compuestas-otras perennes (Bazzaz 1996). La siembra de especies puede cambiar y acelerar este curso de la sucesión a través de su efecto sobre las relaciones funcionales entre las especies consideradas, por tanto, los resultados muestran que es una opción de manejo para la restauración haciendo énfasis en ciertas particularidades que fueron más significativas que otras. Sin embargo, la confluencia con el tiempo de la composición de especies de las parcelas naturales y de siembra, debido principalmente a la pérdida de dominancia o desaparición de la mayoría de especies sembradas, reflejan que la identidad de las especies es el factor más decisivo a tener en cuenta en planes de restauración.

La baja productividad de nuestras parcelas estuvo asociada con un bajo desarrollo sucesional, medida esta última como el incremento de la dominancia de plantas perennes sobre las anuales. El incremento de dominancia de las especies perennes sembradas condujo a una disminución en la riqueza total de especies, especialmente con la pérdida de plantas anuales subordinadas a excepción de compuestas-otras anuales muy pequeñas que se vieron facilitadas por el efecto de siembra. Pero este efecto de supresión no condujo a una ganancia de biomasa de las especies dominantes, como se predice de acuerdo a modelos de competición (Nijs & Roy 2000). Por tanto, es necesario indagar sobre las características específicas que condicionan la productividad en nuestro experimento, incluyendo la fertilidad del suelo y parámetros climáticos (Sala *et al.* 1988, Lane *et al.* 1998), que determinan diferentes valores absolutos para la producción de biomasa y condiciones particulares para el cambio en la sucesión.

Aumentar la productividad del ecosistema de dehesa es muy importante con fines de restauración de las tierras de cultivo abandonadas. En otros sitios CLUE como Holanda, por ejemplo, se encontró que la siembra de un alto número de especies en un sitio muy perturbado, condujo a una mayor productividad y mayor estabilidad temporal que plantando pocas especies, que aún después de nueve años tienen una ventaja similar a la colonización natural. En nuestro experimento, la alta siembra también produjo gran estabilidad temporal del sistema al ser controlado un alto número de especies

colonizadoras nocivas pero por mecanismos diferentes a la productividad del sistema, es decir no se encontró complementariedad en el uso de los recursos a través de la diferenciación de nicho que es un buen signo de la alta estabilidad y diversidad del ecosistema.

En las parcelas, indistintamente del tratamiento, se notó un gradual incremento de la contribución de las gramíneas a la productividad total de la comunidad, siendo muy importante la contribución de la gramínea sembrada *Bromus inermis* que elimina otras gramíneas colonizadoras y sembradas por su alta identidad de atributos específicos, que le permitieron desplazar otras gramíneas por limitación de espacio, proceso que se observó principalmente a escala pequeña o en las inmediaciones de plantas individuales de esta especie sembrada. El comportamiento de estas especies puede relacionarse con varios modelos encontrados en la sucesión secundaria (Hansson & Hagelfors 1998, Kosola & Gross 1999). Por tanto, esta especie es la mejor opción para eliminar gramíneas anuales en futuros planes de manejo, pero con remoción periódica de la biomasa seca que aumente la facilitación del grupo compuestas-otras. Además, si se controla el crecimiento de esta especie con cortes anuales es muy probable que no se elimine *Phleum pratense*, otra gramínea sembrada con buenos rendimientos hasta que la cobertura efectiva de las parcelas de siembra disminuyó hasta el 40% del total.

La facilitación fue también estudiada para examinar los efectos de las inmediaciones de plantas individuales sobre el rendimiento de plantas establecidas por trasplante de especies adultas o trasplante de plántulas a diferentes posiciones, a lo largo de los gradientes experimentales de siembra. Es importante observar el efecto de este estudio ya que los procesos de establecimiento inicial son de gran importancia en la distribución temporal y espacial de las plantas (Gross & Werner 1982). Varios estudios indican que el establecimiento inicial es el período en el que las plantas pueden ser más sensibles a la competencia y, la variación en la abundancia de las plantas circunvecinas en varias características de su historia de vida como germinación, emergencia y desarrollo inicial de la raíz y vástago (Foster & Gross 1998).

Al igual que Leps *et al.* (2001), entonces nuestros resultados encuentran que las comunidades se desarrollan dependiendo de la competidoras mas fuertes (Clarke *et al.* 2005) y es a menudo de forma idiosincrática (Hedlund *et al.* 2003). Estos autores expresan

que las especies sembradas se esparcen bien en cortas distancias, especialmente las gramíneas con crecimiento clonal como *Bromus inermis*, que deja espacio para la colonización de nuevas especies. Con propósitos de restauración el uso de esta gramínea sembrada suprime gramíneas anuales nocivas y aumenta el predominio de compuestas-otras aunque también nocivas, éstas pueden ser remplazadas por especies perennes del mismo grupo funcional con el tiempo, como ocurre con la perenne *Carduus tenuifolius*, que es una dominante fuerte al final del experimento en todas las parcelas.

De la misma forma, es muy posible que varias especies de leguminosas (*Medicago lupulina*, *Trifolium pratense* y *T. subterraneum*) estuvieran facilitadas por *Phleum pratense*, ya que compartieron el mismo modelo de desaparición en las parcelas que fueron sembradas (ver figura 4.13). Así como la compuesta-otra *Plantago lanceolata* que también desapareció por limitaciones de espacios, facilitó que *Trifolium fragiferum* fuera dominante durante algunos años pero sólo en presencia de esta última. Tárrega *et al.* 2007 encontraron que las leguminosas están asociadas a sitios de pastoreo en comunidades de dehesa asociadas con *Quercus pyrenaica*, mientras que en sitios con abandono de pastoreo son esporádicas, hecho que refuerza el argumento de manejo de remoción de biomasa seca para su establecimiento y persistencia en la comunidad. En condiciones naturales, la leguminosa colonizadora *Medicago sativa* fue importante durante los primeros años, pero con incremento de hojarasca desapareció completamente. Todas las especies de leguminosas consideradas hasta ahora son muy pequeñas, heliófilas, con crecimiento hacia todas partes y de semilla pequeña, atributos que sugieren que necesitan de perturbaciones frecuentes para establecerse.

Los efectos de la hojarasca pueden estar dirigidos hacia especies individuales, ya que parecen ser controlados por las condiciones abióticas del sitio y por los atributos de las especies. Así que nuestro argumento está en concordancia con varios estudios que encontraron que especies de semillas grandes pueden establecerse en forrajes abiertos o densos, mientras que las especies de semillas pequeñas dependen de perturbaciones y claros para su regeneración (Gross & Werner 1982) y así a menudo ser remplazadas durante la sucesión si la densidad de vegetación se incrementa. También hay diferencias entre el establecimiento entre plantas de estadios de sucesión tempranas y tardías. Esto indica que el status sucesional influye en la reducción del establecimiento de las especies

de pastizales en presencia de hojarasca. Un factor puede ser la morfología de las plántulas: pastos con su crecimiento vertical puede obstaculizar hasta cierto límite aquellas especies dicotiledóneas con mayor orientación horizontal de las hojas (Xiong *et al.* 2001).

La hojarasca juega un papel importante en la composición de especies en muchos ecosistemas principalmente a través de su influencia sobre la germinación y el establecimiento. Efectos negativos sobre el reclutamiento de plántulas han sido registrados para distintos ecosistemas de bosques (Facelli & Karrigan 1996), o pastizales húmedos (Spaekova *et al.* 1998). Jensen & Schrautzer (1999) encontraron también que especies de estadios tempranos de la sucesión tienen semillas con masa más pequeña que aquellas de estadios más tardíos. Concluyen que la capa de hojarasca en pastizales abandonados puede actuar como una barrera especialmente para especies tempranas en la sucesión de semilla pequeña, y de tal forma es un mayor determinante de la sucesión que conduce a la disminución en la riqueza de especies.

El tamaño de la semilla es una característica clave para la regeneración del nicho de las especies de pastizales y afecta la competencia y la habilidad colonizadora de las especies (Tilman 1997b, Turnbull *et al.* 1999). Especies de semilla pequeña tienden a tener unos más altos requerimientos de luz para la germinación que las de semillas grandes (Jensen & Gutkunst 2003), estando en correspondencia con los hallazgos del reclutamiento de especies de semillas pequeñas en pastizales, que son especialmente acentuados por las perturbaciones (Turnbull *et al.* 1999). Semillas de tamaño grande corresponden con mayores cantidades de tejidos almacenadores de nutrientes, y así el tamaño de esta semilla grande puede ser una ventaja en hábitats con un gradiente pronunciado de luz, o por semillas que germinan debajo de las capas de la hojarasca (Leishman & Westoby 1994).

Las especies anuales y perennes difieren en características relevantes a la retención y reciclado de nutrientes, incluyendo la altura, la proporción relativa de crecimiento resultante del área foliar específica y el contenido de nitrógeno en las hojas (Garnier *et al.* 1997), y la proporción C/N del follaje (Hooper & Vitousek 1997). Esto está en consonancia con un rápido crecimiento de las especies anuales con respecto a las perennes y de aquí una mayor productividad inmediata. Sin embargo, debido a que las perennes



tienen un mayor período de crecimiento anual y un período de vida más largo, acumulan mayor proporción de biomasa que las anuales.

La típica secuencia de muchas sucesiones secundarias en regiones templadas es la rápida transición de una comunidad de plantas dominada por hierbas anuales a otra comunidad dominada por hierbas y pastos perennes, antes de que comience el establecimiento de matorrales y árboles (Brown & Southwood 1987). Los mismos autores reconocen cuatro tipos de comunidades de plantas, aunque la relativa posición en la sucesión puede variar de sucesión a sucesión: *ruderales*, típicas del primer año de la sucesión cuando las especies anuales son dominantes; *sucesionales tempranas*, del segundo al quinto año donde las hierbas anuales y bianuales declinan, pero las perennes y los pastos se establecen; *sucesionales medias*, del quinto al quinceavo año cuando los pastos y otras plantas perennes dominan aunque comienza el establecimiento de matorrales y árboles; *sucesionales tardías*, cuando las formas leñosas son las dominantes.

La manipulación de la sucesión consiste en la introducción de especies de plantas de estadios tardíos de la sucesión, principalmente las especies perennes, pero no busca maximizar la riqueza. Como consecuencia de esta manipulación el curso de la sucesión se ve afectado debido al cambio del modelo de dominancia en la vegetación. Leps (1987) de un estudio que concierne los primeros cuatro años de la sucesión concluye que la composición florística cambia con mayor rapidez que el rendimiento de las especies dominantes. El efecto de los tratamientos de diversidad fue la reagrupación de las comunidades por la supresión de malas hierbas cuando los pastos y otras plantas perennes empiezan a ser dominantes. El incremento proporcional en pastos y plantas perennes en la biomasa durante la sucesión secundaria ha sido encontrado en varios experimentos (Hansson & Hagelfors 1998, Kosola & Gross 1999), y son características hacia un estadio sucesional medio.

La dominancia depende de la adquisición de recursos, así como de la forma en que son capturados por la planta, de tal forma que la construcción de una matriz robusta de tejido vegetal permite a las plantas perennes ocupar un sitio sobre un período extenso de tiempo (Grime 2001). Los atributos de las especies alteran la disponibilidad de nutrientes y tienen un gran efecto sobre los procesos de la comunidad, debido a que el balance de los recursos disponibles determina el balance competitivo entre las especies de la comunidad (Tilman

1990). En esta forma, la exclusión competitiva es uno de los mecanismos que pueden operar durante la sucesión secundaria y probablemente causa la extinción local y enrarecimiento de algunas especies (Al-Mutfi *et al.* 1977).

Nuestro experimento demostró, hasta cierto punto, la efectividad de la restauración de la riqueza de especies de pastizales a través de la siembra de mezclas de especies. Esta manipulación fue exitosa en términos de lograr la composición deseada, con la exclusión de muchas de las malas hierbas de cultivo, especialmente gramíneas colonizadoras (van der Putten *et al.* 2000). Sin embargo, otros procesos concernientes a la producción de biomasa fueron menos claros, por lo que tal desarrollo es un poco vago en la aportación de predicciones acerca de las condiciones óptimas para una exitosa restauración de toda la diversidad de especies, y como consecuencia también del desarrollo de la diversidad de las complejas comunidades del suelo.

Un establecimiento exitoso de plantas perennes dominantes y productivas es una condición adecuada para la extracción de exceso de nutrientes de suelos agrícolas, tan importante como lo son las prácticas adecuadas en los sitios para 1) remover la producción de biomasa anual (y por lo tanto extraer los excesos de nutrientes) y 2) mantener la cobertura de los pastizales propensa a la invasión de plantas leñosas usando niveles de disturbio de bajos a moderados como el corte o el pastoreo. Tales modelos de recuperación de un estado de agricultura intensiva también son importantes para la secuestación de carbono en los suelos, cuyos niveles son bajos debido a la agricultura intensiva (Knops & Tilman 2000).

Sin embargo, hay que ser cuidadosos a la hora de extrapolar resultados de experimentos a comunidades naturales, ya que estos experimentos son sesgados en que sólo se quedan en la manipulación aleatoria sin considerar escenarios más realísticos ecológicamente como la extinción y rareza de las especies (Zabaleta & Hulvey 2004). La relevancia de muchos estudios de diversidad-estabilidad a escala pequeña en sistemas naturales puede ser cuestionada porque la riqueza es usualmente manipulada por la siembra con diferente número de especies, aleatoriamente seleccionadas de un conjunto de especies. Luego, estos estudios son solamente relevantes en situaciones donde las especies son aleatoriamente extintas (Zabaleta & Hulvey 2004, Bunker *et al.* 2005). Por lo tanto, no es claro que los resultados de los experimentos de este tipo puedan aplicarse a sistemas

naturales ya que las extinciones son improbables que se produzcan como eventos aleatorios (Chapin *et al.* 2000, Wilsey & Polley 2004).

Naeem *et al.* (2000) expresan que es relevante indicar que las comunidades desarrolladas en parcelas experimentales son relativamente jóvenes, y la riqueza de especies es muy baja comparada con los pastizales naturales, de tal forma que es difícil establecer si los resultados de estos estudios se corresponden con sistemas más grandes y maduros. Sin embargo, debido a que la mayoría de pastizales son comunidades dirigidas por perturbaciones como el pastoreo, entonces el promedio de edad de una comunidad natural desde el disturbio provocado es probable que sea tan pequeño como en una comunidad experimental.

Varias preguntas surgen de la interpretación de estos experimentos cuando se utiliza la riqueza de especies como un componente de la diversidad (Stirling & Wilsey 2001). La riqueza de especies por sí sola no informa completamente sobre la diversidad de un sistema, porque no incluye la abundancia relativa o rareza y, en muchos casos está escasamente correlacionada con ellas (Stirling & Wilsey 2001, Wilsey *et al.* 2005). La diversidad tiene dos componentes, riqueza y equitatividad, pero pocos estudios de diversidad-invasibilidad han incluido la equitatividad, dominancia u otras medidas que incorporan la abundancia relativa (Losure *et al.* 2007). Wilsey & Polley (2002) encontraron que alta equitatividad tiende a ser menos invadida y Smith *et al.* (2004), que la invasibilidad se incrementa con la dominancia y que no hubo relación entre invasibilidad y riqueza. Por lo tanto, examinando los efectos de la equitatividad sobre la invasibilidad puede directamente ser más aplicable a sistemas naturales, que a estudios que consideren sólo la riqueza, debido a que las especies a menudo se vuelven raras, pero sin llegar a extinguirse localmente (Wilsey & Potvin 2000, Chapin *et al.* 2000).

## 6. CONCLUSIONES

### Composición de especies y éxito de los tratamientos de siembra

1. La siembra de especies en alta y baja diversidad tuvieron rendimientos diferentes dependiendo de la dominancia de la gramínea sembrada *Bromus inermis* a través del tiempo. Se comprobó que el efecto de identidad de esta especie, actuó sobre la eliminación competitiva de otras gramíneas sembradas e indirectamente repercutió sobre el bajo éxito de las especies sembradas de otros grupos funcionales (compuestas-otras y leguminosas). Mientras *B. inermis* no alcanzó porcentajes relativos de cobertura superiores al 60% en baja diversidad y 40% en alta diversidad, del total de la parcela, otras tres especies sembradas se desarrollaron exitosamente como especies dominantes (*Sanguisorba minor*, *Lotus corniculatus* y *Plantago lanceolata*).
2. El efecto de supresión de especies colonizadoras fue más homogéneo entre las réplicas del tratamiento de alta diversidad que en las correspondientes de baja diversidad. Esto demuestra que las diferentes mezclas de baja diversidad tuvieron efectos variables sobre la supresión de especies anuales. Se concluye así, que los efectos de especies individuales son importantes en los experimentos de manipulación de la diversidad.
3. La pérdida de dominancia de las especies sembradas ocasionó que el efecto inicial creado por la siembra, en los primeros cuatro años de experimentación, se perdiera a favor de las especies colonizadoras, que con el tiempo hacen que los tratamientos de siembra pierdan la variabilidad creada. Esto indica que la conexión entre los grupos funcionales de las especies invasoras y las sembradas es crítica para el éxito de la invasión. Por tanto, se espera la convergencia de la composición de especies de los tratamientos de siembra y la colonización natural, debido a que las especies anuales típicas de la dehesa están dirigiendo las similitudes, en especial, cuando la mayoría de especies sembradas van perdiendo su carácter de dominancia a través del tiempo.
4. La no retirada de biomasa seca de las parcelas, como una medida de manejo, introdujo oportunidades para que las especies sembradas bien establecidas dirigieran la sucesión, mientras que creó condiciones de limitación de espacio, en repercusión de aquellas especies sembradas menos adaptadas a limitaciones de luz como las

leguminosas. *B. inermis* y en menor medida *S. minor*, son las únicas especies sembradas que mantuvieron los efectos de siembra iniciales hasta el período final de la experimentación. De tal forma, que *B. inermis*, creó condiciones ambientales diferentes, principalmente limitaciones de espacio, que impidieron la colonización de especies del mismo grupo funcional. Sin embargo, cuando la cobertura efectiva de las parcelas cayó hasta niveles por debajo del 40% de la cobertura total, los tres tratamientos tendieron a converger entre sí.

5. Se enfatiza la importancia de los atributos funcionales de las especies y la identidad de especies, en adición a la riqueza de especies per se. La identidad de *B. inermis*, es el mecanismo por el cual está suprimiendo otras gramíneas colonizadoras y sembradas, y estimulando la dominancia de las colonizadoras del grupo compuestas-otras. Este mecanismo no está condicionado por un aumento de biomasa de *B. inermis*, sino que es un reemplazo de la biomasa en lugar de ser adicionada, ya que la limitación de espacio es un factor que actúa negativamente sobre la productividad del sistema.
6. Las colonizadoras del grupo compuestas-otras son fundamentales en la estructuración de las comunidades producto de la siembra, ya que reemplazaron funcionalmente a las gramíneas colonizadoras, que a su vez fueron eliminadas por el efecto de identidad de *B. inermis*. Al mismo tiempo que se eliminan estas gramíneas colonizadoras, las compuestas-otras no están colonizando las parcelas de siembra, sino que las ya residentes aumentan su dominancia en términos de abundancia y biomasa.
7. El efecto de diversidad, sujeto a la diversidad funcional e identidad de *B. inermis*, fue exitoso en la supresión de aquellas especies colonizadoras que intentaron establecerse en lugares circundantes a la gramínea sembrada dominante. Pero este efecto quedó imperceptible, cuando se analizó la riqueza de especies a nivel de toda la parcela. Por lo tanto, se asume que los modelos de variabilidad, cambios de la riqueza y abundancia de las especies fueron dependientes de la escala espacial examinada.
8. Se evidenció gran similitud entre la colonización natural y los tratamientos de siembra en la composición de especies, pero no en cuanto a la riqueza, equitatividad y abundancia. Esto indica que especificidades intrínsecas de las comunidades típicas de dehesa se mantuvieron en las parcelas de siembra, sobre todo por la alta influencia de

las especies anuales que contribuyeron muy poco a la productividad total. Por tanto, la convergencia en la composición de especies entre los tratamientos de siembra y la colonización natural, está sujeta a las condiciones específicas del sitio y los procesos de ensamblaje natural que afectan la estabilidad de la producción de la biomasa en situaciones donde no se desarrolla una especie dominante (sembrada).

### **Diversidad y equitatividad de especies**

9. *Bromus inermis* creó parches heterogéneos en las parcelas, debido a la acumulación de biomasa seca y limitación de espacios. Esta especie tuvo efectos de supresión sobre la cobertura y el número de especies colonizadoras, siendo más importante en una escala pequeña o en las inmediaciones de esta especie sembrada que en una escala grande o de toda la parcela. El mecanismo responsable de esta supresión, es el efecto de muestreo, que se asocia con la competición interespecífica por espacio, luz y nutrientes entre plantas circunvecinas. Por lo tanto, a escala pequeña nuestros resultados coinciden con la hipótesis de Elton, que predice que una diversidad baja de residentes favorece las invasiones. Mientras que a escala de toda la parcela, factores covariantes al lado de la diversidad de especies, como la acumulación de biomasa seca permiten, por el contrario, una correlación positiva entre las especies residentes y colonizadoras que enmascaran el efecto de siembra.
10. Se encontró una relación neutra entre la equitatividad y la productividad, debido a la baja productividad inherente de las comunidades establecidas. Esto indica que el alto éxito de colonización de las especies anuales al evadir la competición con las especies dominantes, les permite colonizar fácilmente las parcelas sin necesidad de aumentar biomasa y, por tanto, sin contribuir a la productividad total. En los tratamientos de siembra, los procesos de competición involucrados tampoco estuvieron asociados a la ganancia de biomasa de las especies involucradas, por el contrario, ocurrió un cambio funcional favoreciendo a las compuestas-otras y en detrimento de las gramíneas colonizadoras. Esto confirma que el efecto general de la diversidad va mucho más allá que un efecto de muestreo, pero se mantiene alejado de un efecto de complementariedad de nicho, en contraposición con hipótesis de competición.

11. La biomasa de las especies colonizadoras del grupo compuestas-otras se relacionó negativamente con la equitatividad solamente en condiciones naturales. Este hallazgo está muy relacionado con la presencia de la colonizadora del grupo compuesta-otra, *Carduus tenuiflorus*, que al ser una especie perenne de gran porte le permite incrementar su biomasa en proporción relativa con las otras especies de menor porte del mismo grupo; de esta forma, se reduce la equitatividad de la comunidad en condiciones naturales, pero sin llegar a ser considerada como una especie dominante al nivel de las especies sembradas exitosas en los tratamientos de siembra.

### **Relaciones productividad-diversidad**

12. Se encontró una relación negativa entre la productividad-diversidad, o en otras palabras, que otros componentes diferentes a la riqueza de especies están influyendo sobre la productividad del sistema. La siembra no aumentó la biomasa ni tampoco las especies sembradas dominantes, que excluyeron competitivamente otras especies, ganaron biomasa en el proceso. Se asume, por tanto, que existe una alta variabilidad de las especies que afecta negativamente la productividad; por un lado, las especies sembradas difieren en su capacidad de dominancia y mecanismos de competición, y por otro, la alta composición de especies anuales de rápido crecimiento (malas hierbas), no permiten el aumento de la productividad a una mayor diversidad.
13. Así como la relación productividad-diversidad es negativa, también la biomasa del grupo compuestas-otras está relacionada negativamente con la riqueza de especies en las parcelas en condiciones naturales. Este hallazgo junto con la desaparición de la mayoría de especies sembradas, muestra que la diversidad funcional tiene un mayor efecto sobre la productividad que la propia riqueza de especies. Con lo cual se soporta la hipótesis que la respuesta del funcionamiento del ecosistema a cambios en la diversidad se relaciona mejor con los atributos de las especies (p.e. identidad de especies), que con el número de especies.
14. La acumulación de hojarasca, interpretada como un factor causante de la falta de espacio, afectó directamente tanto a la productividad como a la riqueza de especies; así como también fueron factores importantes, la baja productividad inherente de las comunidades de dehesa, constituidas por alto número de especies anuales de porte

pequeño y poco productivas, y la poca proliferación de leguminosas que ayudaran a incrementar el uso de los recursos y por ende la productividad del sistema.

### **Mecanismo que posibilita el efecto de la diversidad**

15. El efecto de diversidad es muy dependiente de la identidad de *B. inermis*, por lo que en primera instancia, el efecto de muestreo aumentó la probabilidad de incluir esta especie en las mezclas de alta diversidad. Sin embargo, no fue un simple artefacto estadístico, sino que las diferencias en atributos entre las especies sembradas fueron suficientes para que este efecto de muestreo se manifestara por sí solo. En este sentido, el efecto de muestreo tuvo repercusiones funcionales, especialmente en el reemplazo funcional de especies de gramíneas colonizadoras por aquéllas de compuestas-otras. Además, con el tiempo se advierte que la pérdida de dominancia de las compuestas-otras anuales favorece el establecimiento de especies perennes del mismo grupo.
16. No se puede excluir la posibilidad que exista un efecto de complementariedad de uso de los recursos, ya que se detectó un mecanismo de facilitación de *B. inermis* sobre la ganancia de dominancia de las compuestas-otras, por lo tanto, ésta es una indicación indirecta de que la complementariedad es factible en los tratamientos de siembra. Se propone que existe una complementariedad funcional, entre gramíneas y compuestas-otras colonizadoras, en la explotación de recursos disponibles debido al cambio de las proporciones relativas de abundancia de estas especies, promovido por la siembra. Este mecanismo a medida que la equitatividad aumenta tiene mayor posibilidad de presentarse hacia el final del período experimental, cuando *B. inermis* se estabiliza y se incrementa la abundancia de especies del grupo compuestas-otras.

### **Estabilidad temporal del ecosistema**

17. Se comprobó la estabilidad temporal del ecosistema en condiciones naturales y en el creado por la siembra. Sin embargo, hay diferencias sustanciales cuando se analiza el cambio temporal de la biomasa o de la abundancia (cobertura). La variabilidad temporal de la biomasa no respondió al aumento de la riqueza de especies, pero sí lo hizo a la presencia de alto número de especies perennes dominantes, razón por la cual, el tratamiento de alta diversidad, donde fueron más importantes las especies



sembradas, presentó las menores fluctuaciones en la variabilidad de la biomasa a lo largo del tiempo, claro indicio de una mayor estabilidad gracias al efecto positivo de la siembra. Las especies perennes sembradas aunque no incrementaron la productividad del sistema creado, si contrarrestaron el efecto negativo de las altas fluctuaciones que presentan las especies anuales de rápido crecimiento en condiciones naturales.

18. La variabilidad temporal de la abundancia (cobertura) sí se relacionó negativamente con la riqueza de especies tanto en condiciones naturales como en la siembra en baja y alta diversidad. Por lo tanto, también se encontró estabilidad temporal en cada una de las comunidades establecidas, pero con un descenso de la abundancia, con el tiempo, que entra en contraposición con la hipótesis de sobreproducción. En otras palabras, los efectos de la competencia intraespecífica no produjeron un aumento de la productividad del sistema, ratificando que el mecanismo de complementariedad en el uso de los recursos tiene poca importancia en condiciones naturales, pero no se descartó totalmente en alta diversidad, ya que las especies sembradas fueron capaces de disminuir las fluctuaciones de abundancia de las especies anuales, mediante la complementariedad funcional entre especies de distintos grupos funcionales.
19. La estabilidad temporal encontrada resultó del aumento de la covarianza negativa en las abundancias de las especies que compiten a mayor diversidad, lo que sugiere que las especies presentes en este tratamiento respondieron de forma distinta a las fluctuaciones ambientales, de tal forma que el efecto de siembra en alta diversidad está aumentando la exclusión competitiva de las malas hierbas de cultivo (efecto de la covarianza). En contraposición con condiciones naturales, donde las respuestas de las especies y los grupos funcionales fueron más similares entre sí. El mecanismo responsable de la relación diversidad-estabilidad positiva encontrada se debió al efecto de cartera de valores, en otras palabras, existió un aumento de la abundancia de las especies competidoras a mayor diversidad que permitió además fluctuaciones menores de la abundancia de las especies.
20. El éxito competitivo de las especies sembradas en los tratamientos de siembra, entró en contraposición con la hipótesis de sobreproducción, ya que el aumento de diversidad como consecuencia de la siembra de estas especies no reflejó un aumento proporcional de la productividad. Además, las especies anuales de poco porte que no

contribuyen significativamente a la biomasa y abundancia total, están enmascarando este efecto así como propiciando las relaciones negativas diversidad-productividad. Esto ocurre especialmente en los parches espaciales asociados al crecimiento clonal de *B. inermis*. La variabilidad espacial creada por estos parches dependió de la disponibilidad de diferentes micro-sitios, para que pequeñas especies del grupo compuestas-otras como *Geranium molle*, *Cerastium glomeratum* o *Galium mollugo* incrementaran su abundancia. Así, estos parches amortiguan las diferencias en condiciones abióticas de la parcela y, por tanto, las propiedades agregativas por unidad de área de la comunidad, como biomasa o abundancia, pueden así ser estabilizadas.

21. Estos parches heterogéneos cobraron mayor importancia con el tiempo a medida que la cobertura efectiva de las parcelas disminuyó en los tratamientos de siembra. Por tanto, se sugiere que la variabilidad espacial de la abundancia disminuye significativamente con un incremento efectivo del área de estos parches. Este efecto es debido a un promedio estadístico (efecto cartera de valores) de la abundancia de las especies a través de la heterogeneidad a escala pequeña en parches, que con el tiempo tienden a aumentar de tamaño con la consiguiente estabilización de la abundancia en los tratamientos de siembra. Tal heterogeneidad a pequeña escala puede haber sido causada por factores bióticos o abióticos (parches de nutrientes, estructura del suelo y acumulación de biomasa seca u hojarasca principalmente).
22. Se cumplió la hipótesis de proporción de masas de Grime (1998) para aquellas propiedades del ecosistema que son ampliamente controladas por los atributos de las especies dominantes. Además, se encontró que la productividad es más dependiente de las propiedades funcionales de las especies constituyentes que del número de especies. Asimismo, la abundancia de las especies es el principal factor que condiciona las relaciones entre la diversidad y el funcionamiento en comunidades naturales de plantas, como en comunidades artificialmente ensambladas. Igualmente, la abundancia de las especies influye sobre la relación estabilidad-diversidad.

### **Restauración**

23. Se demostró, la efectividad de la restauración de la riqueza de especies de pastizales a través de la siembra de mezclas de especies. Esta manipulación fue exitosa en

términos de lograr la composición deseada, con la exclusión de muchas de las malas hierbas de cultivo, especialmente gramíneas colonizadoras. Sin embargo, otros procesos concernientes a la producción de biomasa fueron menos claros, por lo que tal desarrollo es un poco vago en la aportación de predicciones acerca de las condiciones óptimas para una exitosa restauración de la diversidad de especies.

24. La identidad de especies debe ser el factor más decisivo a tener en cuenta en planes de restauración en ecosistemas típicos de dehesa, ya que no se garantiza que las especies de estados tardíos de la sucesión, persistan en las condiciones ambientales características de este ecosistema. La pérdida de dominancia de las especies sembradas sin el manejo apropiado, además, conducirá inevitablemente a la confluencia de la composición de especies con aquellas condiciones no deseadas de baja productividad y proliferación de especies anuales nocivas.
25. Los efectos positivos de la identidad de *B. inermis*, se observaron sólo en una escala pequeña o en las inmediaciones de plantas individuales de esta especie sembrada. Por consiguiente, a partir de esta información se puede establecer el manejo de restauración adecuado, que debe partir de la siembra de esta especie permitiendo su desarrollo natural con el tiempo, pero controlando su crecimiento, con retirada de biomasa seca, si excede su cobertura por encima del 60% del total de la parcela de 1-m<sup>2</sup>. En primera instancia, esto permitiría la eliminación de gramíneas colonizadoras nocivas y beneficiaría el establecimiento de especies de estadios tardíos de la sucesión que se ven limitadas por falta de espacio para establecerse.

---

---

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Aarssen, L.W.** 1983. Ecological Combining Ability and Competitive Combining Ability in Plants: Toward a General Evolutionary Theory of Coexistence in Systems of Competition. *American Naturalist*, **122**: 707 pp.
- Aarssen, L.W.** 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, **80(1)**: 183-184.
- Aarssen, L.W.** 2001. On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. *Basic & Applied Ecology*, **2**: 105-114.
- Aarssen, L.W., Laird, R.A. & Pither, J.** 2003. Is the productivity of vegetation plots higher or lower when there are more species? Variable predictions from interaction of the 'sampling effect' and 'competitive dominance effect' on the habitat templet. *Oikos*, **102(2)**: 427-432.
- Abrams, P.A.** 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*, **76**: 2019-2027.
- Allison, G.W.** 1999. The implications of experimental design for biodiversity manipulations. *American Naturalist*, **153(1)**: 26-45.
- Al-Mufti, M.M., Sydes, C.L., M., Furness, S.B., Grime, J.P. & Band, S.R.** 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **65**: 759-791.
- Alvarez, J.E.** 2004. Efecto de la diversidad sobre el desarrollo de comunidades vegetales en tierras de cultivo abandonadas. Tesina, Universidad de Salamanca, España.
- Bardgett, R.D. & Shine, A.** 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**: 317-321.
- Baskin, C. & Baskin, J.M.** 1998. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Bazzaz, F.A.** 1996. Plant in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P. & Thompson, K.** 1997. Dispersal of plant species in time and space: can nature development rely on soil seed banks and dispersal? En: *Species*

- dispersal and land use processes* (eds. Cooper, A. & Power, J.), pp. 247-255. Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Association for Landscape Ecology (IALE) Conference, Aberdeen, UK.
- Berntson, G.M.** 1994. Modelling root architecture. Are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition. *New Phytologist*, **127**(3): 483-493.
- Bever, J.D., Westover, K.M. & Antonovics, J.** 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, **85**: 561-573.
- Bezemer, T.M. & van der Putten, W.H.** 2007. Diversity and stability in plant communities. *Nature*, **446**: E6
- Biondi, M.E. & Manske, L.** 1996. Grazing frequency and ecosystem processes in a Northern mixed prairie, USA. *Ecological Applications*, **6**: 239-256.
- Bischoff, A., Auge, H. & Mahn, E.G.** 2005. Seasonal changes in the relationship between plant species richness and community biomass in early succession. *Basic & Applied Ecology*, **6**: 385-394.
- Bissels, S., Donath, T.W., Hölzel, N. & Otte, A.** 2006. Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic & Applied Ecology*, **7**: 433-442.
- Blanco, A., Forteza, J., Rico, M. & Sánchez Rodríguez, J.A.** 1989. Estudios de la finca experimental "Muñovela" (IRNA/CSIC, Salamanca). En: *Anuario del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca*, Volumen XIV, pp. 150-189.
- Bosy, J.L. & Reader, R.J.** 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence of grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology*, **9**: 635-639.
- Brose, U., Martinez, N.D. & Williams, R.J.** 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*, **84**: 2364-2377.
- Brouwer, R.** 1983. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agriculture Science* **31**: 335-348.
- Brown, V.K. & Southwood, T.R.E.** 1987. Secondary succession: patterns and strategies. En: *Colonization, succession, and stability* (eds. Gray, A.J., M.J. Crawley y D.J. Edwards), pp. 315-337. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

- Bullock, J.M., Hill, B.C., Dale, M.P. & Silvertown, J.** 1994. An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *Journal of Applied Ecology*, **31**: 493-507.
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M. & Naeem, S.** 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, **310**: 1029-1031.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P. & Delettre, Y.** 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, **19**: 47-60.
- Cain, M.L., Pacala, S.W., Silander, J.A., Jr. & Fortin, M.J.** 1995. Neighborhood models of clonal growth in the white clover *Trifolium repens*. *American Naturalist*, **145**: 888-917.
- Caldeira, M.C., Hector, A., Loreau, M. & Pereira, J.S.** 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos*, **110**: 115-123.
- Caldeira, M.C., Ryel, R.J., Lawton, J.H. & Pereira, J.S.** 2001. Mechanisms of positive biodiversity–production relationships: insights provided by  $\delta^{13}\text{C}$  analysis in experimental Mediterranean grassland plots. *Ecology Letters*, **4(5)**: 439-443.
- Callaway, J.C., Sullivan, G. & Zedler, J.B.** 2003. Species-rich plantings increase biomass and nitrogen accumulation in a wetland restoration experiment. *Ecological Applications*, **13(6)**: 1626-1639.
- Callaway, R. & Walker, L.** 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**: 1958-1965.
- Camargo, J.A.** 1992. Can dominance influence stability in competitive interactions? *Oikos*, **64(3)**: 605-609.
- Camargo, J.A.** 1993. Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions? *Journal of Theoretical Biology*, **161**: 537-542.
- Cardinale, B.J., Nelson, K. & Palmer, M.A.** 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*, **91(1)**: 175-183.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A. & Collins, S.L.** 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, **415**, 426-429.

- Casado, M.A., Castro, I., Ramírez-Sanz, L., Costa-Tenorio, M., de Miguel, J.M. & Pineda, F.D.** 2004. Herbaceous plant richness and vegetation cover in Mediterranean grasslands and shrublands. *Plant Ecology*, **170**: 83-91.
- Chapin III, F.S., Sala, O.E., Burke, I.C., Grime, J.P. & Hooper, D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Mooney, H.A., Mosier, A.R., Naeem, S., Pacala, S.W., Roy, J., Steffen, W.L. & Tilman, D.** 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience*, **48**: 45-52.
- Chapin III, F.S., Torn, M.S. & Tateno, M.** 1996. Principles of ecosystem sustainability. *American Naturalist*, **148(6)**: 1016-1037.
- Chapin III, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E. & Tilman, D.** 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, **277**: 500-504.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S.** 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**: 234-242.
- Chiarucci, A., Wilson, J.B., Anderson, B.J. & De Dominicis, V.** 1999. Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? *Journal of Vegetation Science*, **10**: 35-42.
- Clarke, P.J., Latz, P.K. & Albrecht, D.E.** 2005. Long-term changes in semi-arid vegetation: Invasion of an exotic perennial grass has larger effects than rainfall variability. *Journal of Vegetation Science*, **16(2)**: 237-248.
- Colwell, R.K.** 2004. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 7. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O.** 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- Copley, J.** 2000. Ecology goes underground. *Nature*, **406**: 452-454.
- Cottingham, K.L., Brown, B.L. & Lennon, J.T.** 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters* **4**: 72-85.

- Crawley, M.J., Brown, S.L., Heard, N.S. & Edwards, G.R.** 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters*, **2**: 140-148.
- D'Antonio, C.M., Hughes, R.F. & Vitousek, P.M.** 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C-4 grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology*, **82**: 89-104.
- Diamond J.M.** 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology and evolution of communities* (eds. Diamond, J.M. & Cody, M.L.), pp. 342-344. Harvard University Press, Boston, MA.
- Díaz, S. & Cabido, M.** 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646-655.
- Diemer, M., Joshi, J., Körner, C., Schmid, B. & Spehn, E.** 1997. An experimental protocol to assess the effects of plant diversity on ecosystem functioning utilized in a European research network. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, **63**: 95-107.
- Dimitrakopoulos, P.G. & Schmid, B.** 2004. Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecology Letters*, **7**: 574-583.
- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E. & Thomson, D.** 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist* **151**(3): 264-276.
- Downing, A.L. & Leibold, M.** 2002. Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature*, **416**: 837-841.
- Drobner, U., Bibbly, J., Smith, B. & Wilson, J.B.** 1998. The relationship between community biomass and evenness: what does community theory predict, and can these predictions be tested? *Oikos*, **82**: 295-302.
- Duffy, J.E.** 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **6**: 680-687.
- Dukes, J.S.** 2001a. Productivity and complementarity in grassland microcosms of varying diversity. *Oikos*, **94**(3): 468-480.
- Dukes, J.S.** 2001b. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, **126**: 563-568.
- Dukes, J.S.** 2002. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications*, **12**: 602-617.



- Eckstein, R.L. & Donath, T.W.** 2005. Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. *Journal of Ecology*, **93**: 807-816.
- Edwards, G.R. & Crawley, M.J.** 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*, **87(3)**: 423-435.
- Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H.** 1981. Extinctions: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species. Ballantine, New York.
- Elton, C.S.** 1958. The ecology of invasions by animals and plants. T. Methuen and Co., London.
- Ewel, J.J.** 1986. Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems*. **45**: 1-21.
- Facelli, J.M. & Kerrigan, R.** 1996. Effects of ash and four types of litter the establishment of *Eucalyptus obliqua*. *Ecoscience*, **3**: 319-324.
- Facelli, J. & Pickett, S.** 1991a. Plant litter – its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57**: 1-32.
- Facelli, J. & Pickett, S.** 1991b. Plant litter – light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, **72**: 1024-1031.
- Fargione, J., Brown, C.S. & Tilman, D.** 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**: 8916-8920.
- Fargione, J. & Tilman, D.** 2005. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C<sub>4</sub> bunchgrass. *Oecologia*, **143**: 598-606.
- Farley, R.A. & Fitter, A.H.** 1999. The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *Journal of Ecology*. **87**: 849-859.
- Foster, B.L.** 1999. Establishment, competition and the distribution of native grasses among Michigan oldfields. *Journal of Ecology*, **87**: 476-489.
- Foster, B.L. & Gross, K.L.** 1997. Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology*, **78**: 2091-2104.
- Foster, B.L. & Gross, K.L.** 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, **79**: 2593-2602.

- Fowler, N.** 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist*, **115**: 131-145.
- Fridley, J.D.** 2002. Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia*, **132**: 271-277.
- Fridley, J.D.** 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, **91**: 396-406.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H.** 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**: 1283-1290.
- Fukami, T. & Morin, P.J.** 2003. Productivity–biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature*, **424**: 423-426.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P.** 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**(9): 2630-2637.
- Garnier, E., Navas, M.L., Austin, M.P., Lilley, J.M. & Gifford, R.M.** 1997. A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *Acta Oecologica*, **18**(6): 657-670.
- Glatze, A., Mechel, A. & Lourenço, M.E.V.** 1993. Botanical components of annual Mediterranean grassland as determined by point-intercept and clipping methods. *Journal of Range Management*, **46**: 271-274.
- Goldberg, D.E. & Scheiner, S.M.** 1993. ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. En: Scheiner, S. M. & Gurevitch, J. (eds), Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, pp. 69-93.
- Goldberg, D.E., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L. & Dyer, A.R.** 2001. Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs*, **71**: 423-446.
- Gonzalez, A. & Chaneton, E.J.** 2002. Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology*, **71**: 594-602.

- Grace, J.B.** 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**: 1-28.
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Smith, M.D., Seabloom, E., Andelman, S.J., Meche, G., Weiher, E., Allain, L.K., Jutila, H., Sankaran, M., Knops, J., Ritchie, M. & Willig, M.R.** 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, **10(8)**: 680-689.
- Grace, J.B. & Pugsek, B.** 1997. A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *American Naturalist*, **149**: 436-460.
- Grime, J.P.** 1997a. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**: 1169-1194.
- Grime, J.P.** 1997b. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, **277**: 1260-1261.
- Grime, J.P.** 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**: 902-910.
- Grime, J.P.** 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Segunda edición, John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Grime, J.P.** 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation science*, **13**: 457-460.
- Gross, K.L.** 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology*, **72**: 369-387.
- Gross, K.L. & Werner, P.A.** 1982. Colonizing abilities of 'biennial' plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. *Ecology*, **63**: 921-932.
- Gross, K.L., Willing, M.R., Gough, L., Inouye, R. & Cox, B.** 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, **89**: 417-427.
- Gross, N., Suding, K.N., Lavorel, S. & Roumet, C.** 2007. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, **95**: 1296-1305.

- Grytnes, J.A.** 2000. Fine-scale vascular plant species richness in different alpine vegetation types: relationships with biomass and cover. *Journal of Vegetation Science*, **11**: 87-92.
- Guo, Q.F.** 2007. The diversity–biomass–productivity relationships in grassland management and restoration. *Basic & Applied Ecology*, **8**(3): 199-208.
- Guo, Q.F. & Rundel, P.W.** 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variable. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 405-408.
- Guo, Q.F., Shaffer, T. & Buhl, T.** 2006. Community maturity, species saturation and the variant diversity-productivity relationships in grasslands. *Ecology Letters*, **9**(12): 1284-1292.
- Hansson, M. & Hagelfors, H.** 1998. Management of permanent set-aside on arable land in Sweden. *Journal of Applied Ecology*, **35**: 758-771.
- Hardin, G.** 1960. Competitive exclusion principle, *Science* **131**: 1292-1297.
- Harrison, S., Safford, H.D., Grace, J.B., Viers, J.H. & Davies, K.F.** 2006. Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California. *Ecological Monographs*, **76**: 41-56.
- Hastwell, G.T. & Facelli, J.M.** 2000. Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. *Plant Ecology*, **148**(2): 225-231.
- He, J.S., Bazzaz, F.A. & Schmid, B.** 2002. Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO<sub>2</sub> on experimental plant communities. *Oikos*, **97**(3): 337-348.
- Hector, A.** 1998. The effects of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, **82**: 597-599.
- Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S. & Schmid B.** 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters*, **5**(4): 502-511.
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S.P., Spehn, E.M. & Wilby, A.** 2001. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*, **129**: 624-628.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Hogberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Korner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J.,**

- Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**: 1123-1127.
- Hedlund, K., Santa Regina, I., van der Putten, W.H., Leps, J., Díaz, T., Korthals, G.W., Lavorel, S., Brown, V.K., Gormsen, D., Mortimer, S.R., Barrueco, C.R., Roy, J., Smilauer, P., Smilauerova, M. & Van Dijk, C. 2003. Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos*, **103**(1): 45-58.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**: 427-431.
- Hirose, T. & Werger, M.J.A. 1995. Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology*, **76**(2): 466-474.
- Hofmann, M. & Isselstein, J. 2004. Seedling recruitment on an agriculturally improved mesic grassland: The influence of disturbance and management schemes. *Applied Vegetation Science*, **7**: 193-200.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**: 1966-1975.
- Hooper, D.U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, **79**: 704-719.
- Hooper, D.U. & Dukes, J.S. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters*, **7**: 95-105.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**: 3-35
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A.J., Díaz, S., Gessner, M.O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E. & van Peer, L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Syntheses and Perspectives* (eds M. Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.), pp. 195-208, Oxford University Press, Oxford, UK.

- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M.** 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302-1305.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M.** 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, **68**: 121-149.
- Hughes, J.B. & Roughgarden, J.** 2000. Species diversity and biomass stability. *American Naturalist*, **155**: 618-627.
- Huston, M.A.** 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**: 449-460.
- Huston, M.A., Aarssen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., Garnier, E.; Grime, J.P., Hodgson, J. Lauenroth, W.K., Thompson, K., Vandermeer, J.H. & Wardle, D.A.** 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255-1255.
- Huston, M.A. & McBride, A.C.** 2002. Evaluating the relative strengths of biotic vs. abiotic controls on ecosystem processes. En: *Biodiversity & Ecosystem Functioning* (eds Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.). Oxford University Press, Oxford.
- Hutchings, M.J. & Booth, K.D.** 1996. Studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. 2. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *Journal of Applied Ecology*, **33(5)**: 1182-1190.
- Ives, A.R., Gross, K. & Klug, J.L.** 1999. Stability and variability in competitive communities. *Science*, **286**: 542-544.
- Ives, A.R., Klug, J.L. & Gross, K.** 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* **13**: 399-411.
- Jakobsson, A. & Eriksson, O.** 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, **88**: 494-502.
- Jensen, K. & Gutkunst, K.** 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic & Applied Ecology*, **4**: 579-587.
- Jensen, K. & Meyer, C.** 2001. Effects of light competition and litter on the performance of *Viola palustris* and on species composition and diversity of an abandoned fen grassland. *Plant Ecology*, **155**: 169-181.

- Jensen, K. & Schrautzer, J.** 1999. Consequences of abandonment for a regional fen flora and mechanisms of successional change. *Applied Vegetation Science*, **2**: 79-88.
- Jiang, X.L., Zhang, W.G. & Wang, G.** 2007. Effects of different components of diversity on productivity in artificial plant communities. *Ecology Restoration*, **22**: 629-634.
- Kahmen, A., Perner, J., Audorff, V., Weisser, W. & Buchmann, N.** 2005. Effects of plant diversity, community composition and environmental parameters on productivity in montane European grasslands. *Oecologia*, **142**: 606-615.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D. & Reich, P.** 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**: 636-638.
- Knops, J.M.H., Griffin, J.R. & Royalty, A.R.** 1994. Introduced and native plants of the Hastings Reservation, central coastal California: a comparison. *Biological Conservation*, **71**: 115-123.
- Knops, J.M.H. & Tilman, D.** 2000. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology*, **81**: 88-98.
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E. & Groth, J.** 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, **5**: 286-293.
- Körner, C., Stöcklin, J., Reuther-Thiébaud, L. & Pelaez-Riedl, S.** 2007. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist*, **177**: 698-705.
- Korthals, G.W., Smilauer, P., Van Dijk, C. & van der Putten, W.H.** 2001. Linking above- and belowground diversity: abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Functional Ecology*, **16**: 506-514.
- Kosola, K.R. & Gross, K.L.** 1999. Resource competition and suppression of plants colonizing early successional old fields. *Oecologia*, **118**: 69-75.
- Kotorová, I. & Leps, J.** 1999. Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 175-186.
- Krenová, Z. & Leps, J.** 1996. Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 107-112.

- Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K.** 1998. Effects of soil texture and precipitation on above-ground net primary productivity and vegetation structure across the Central Grassland region of the United States. *Journal of Vegetation Science*, **9(2)**: 239-250.
- Lavorel, S. & Garnier, E.** 2002. Predicting the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**: 545-556.
- Lavorel, S., Lepart, J., Debussche, M., Lebreton, J. & Beffy, J.** 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, **70**: 455-473.
- Lavorel, S., Rochette, C., Lebreton, J.D.** 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*, **84(3)**: 480-498.
- Law, R. & Morton, D.** 1996. Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology*, **77**: 762-775.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K.** 1993. Redundancy in ecosystems. En *Biodiversity & ecosystem function* (eds. Schulze, E.D. & Mooney, H.A.), pp. 255-270. Springer, Berlin, Alemania.
- Lehman, C.L. & Tilman, D.** 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist*, **156**: 534-552.
- Leishman, M.R. & Westoby, M.** 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology*, **8**: 205-214.
- Leps, J.** 1987. Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach. *Vegetatio*, **72**: 95-102.
- Leps, J.** 1999. Nutrient status, disturbance and competition: An experimental test of relationships in a wet meadow copy. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 219-230.
- Leps, J.** 2004a. Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos*, **107**: 64-71.
- Leps, J.** 2004b. What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic & Applied Ecology*, **5**: 529-534.
- Leps, J., Brown, V.K., Diaz-Len, T.A., Gormsen, D., Hedlund, K. Kailova, J., Korthals, G.W., Mortimer, S.R., Rodriguez-Barrueco, C., Roy, J., Regina, I.S.,**



- van Dijk, C. & van der Putten, W.H. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos*, **92**(1): 123-134.
- Leps, J., Dolezal, J., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Hedlund, K., Igual, M., Jorgensen, H.B., Lawson, C.S., Mortimer, S.R., Peix Geldart, A., Rodriguez Barrueco, C., Santa Regina, I., Smilauer, P. & van der Putten, W.H. 2007. Long-term effectiveness of sowing high and low diversity seed mixtures to enhance plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science*, **10**: 97-110.
- Leps, J. & Rejmánek, M. 1991. Convergence or divergence: what should we expect from vegetation succession. *Oikos*, **62**: 261-264.
- Leps, J. & Smilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local processes to community pattern. *Science*, **288**: 852-854.
- Levine, J.M., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, **7**: 975-989.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**: 15-26.
- Liira, J. & Zobel, K. 2000. The species richness-biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make? *Oikos*, **91**(1): 109-114.
- Lockwood, J.L., Powell, R.D., Nott, M.P. & Pimm, S.L. 1997. Assembling ecological communities in time and space. *Oikos*, **80**: 549-553.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, **82**(3): 600-602.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**(1): 3-17.
- Loreau, M. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804-808.
- Loreau, M. & Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**: 72-76.

- Losure, D.A., Wilsey, B.J. & Moloney, K.A.** 2007. Evenness-invasibility relationships differ between two extinction scenarios in tallgrass prairie. *Oikos*, **116**: 87-98.
- Magurran, A.E.** 1988. Ecological diversity and its measurement. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Marriott, C.A., Bolton, G.R. & Fisher, J.M.** 2003. Changes in species composition of abandoned sown swards after imposing seasonal cutting treatments. *Grass & Forage Science*, **58**(1): 37-49.
- Mattingly, W.B., Hewlate, R. & Reynolds, H.L.** 2007. Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos*, **116**: 1164-1170.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.D.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NY.
- McCann, K.S.** 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**: 228-233.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M.** 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**(4): 178-185.
- McNaughton, S.J.** 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. En: *Biodiversity and ecosystem function* (eds. Schulze, E.D. & H.A. Mooney), pp. 361-383. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- 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.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L.** 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**: 2381-2396.
- Moles, A.T. & Westoby, M.** 2002. Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species. *Oikos*, **99**: 241-248.
- Montalvo, J., Casado, M.A., Levassor, C. & Pineda, F.P.** 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 213-222.
- Mooney, H.A., Lubchenco, J., Dirzo, R. & Sala, O.E.** 1995. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En: *Global biodiversity assessment* (eds. Heywood, V.H. & Watson, R.T.), pp. 279-325. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Mouillot, D., Mason, N.W.H. & Wilson, J.B.** 2007. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, **152**: 729-737.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J.M. & Miller, T.E.** 2003. Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**: 618-626.
- Mulder, C.P.H., Bazeley-White, E., Dimitrakopoulos, O.G., Hector, A. Scherer-Lorenzen, M. & Schmid, B.** 2004. Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos*, **107**: 50-63.
- Mulder, C.P.H., Jumpponen, A., Hogberg, P. & Huss-Danell, K.** 2002. How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities. *Oecologia*, **133(3)**: 412-421.
- Mulder, C.P.H., Uliassi, D.D. & Doak, D.F.** 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive species interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**: 6704-6708.
- Munday, P.L.** 2004. Competitive coexistence of coral dwelling fishes: the lottery hypothesis revisited. *Ecology*, **85**: 623-628.
- Musil, C.F.** 1993. Effect of invasive Australian acacias on the regeneration, growth and nutrient chemistry of South African lowland fynbos. *Journal of Applied Ecology*, **30**: 361-372.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Timan, D., Howe, K.M., Kennedy, T. & Gale, S.** 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, **91**: 97-108.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M.** 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M.** 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, **347**: 249-262.
- Newman, J.A., Bergelson, J. & Grafen, A.** 1997. Blocking factors and hypothesis tests in ecology: is your statistics text wrong? *Ecology*, **78(5)**: 1312-1320.

- Nijs, I. & Roy, J.** 2000. How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos*, **88(1)**: 57-66.
- Niklaus, P.A., Kandeler, E., Leadley, P.W., Schmid, B., Tscherko, D & Korner, C.** 2001. A link between plant diversity, elevated CO<sub>2</sub> and soil nitrate. *Oecologia*, **127**: 540-548.
- O'Connor, N. & Crowe, T.P.** 2005. Biodiversity loss and ecosystem functioning: distinguishing between number and identity of species. *Ecology*, **86(7)**: 1783-1796.
- Oksanen, J.** 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, **84**: 293-295.
- Ozinga, W.A., Schaminee, J.H.J., Bekker, R.M., Bonn, S., Poschod, P., Tackenberg, O., Bakker, J. & van Groenendael, J.M.** 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, **108 (3)**: 555-561.
- Pakeman, R.J., Pywell, R.F. & Wells, T.C.E.** 2002. Species spread and persistence: implications for experimental design and habitat re-creation. *Applied Vegetation of Science*, **5**: 76-86.
- Palmer, M. & Maurer, T.A.** 1997. Does diversity beget diversity: a case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 235-240.
- 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 & Applied Ecology*, **6**: 175-183.
- Peco, B., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M.** 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, **113**: 284-294.
- Petchey, O.L.** 2000. Prey diversity, prey composition, and predator population stability in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 874-882.
- Petchey, O.L., Casey, T., Jiang, L., McPhearson, P.T. & Price, J.** 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos*, **99(2)**: 231-240.
- Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J.** 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, **85**: 847-857.

- Pfisterer, A.B., Joshi, J., Schmid, B. & Fischer, M.** 2004. Rapid decay of diversity-productivity relationships after invasion of experimental plant communities. *Basic & Applied Ecology*, **5**: 5-14.
- Pfisterer, A.B. & Schmid, B.** 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, **416**: 84-86.
- Polley, H.W., Wilsey, B.J. & Derner, J.D.** 2003. Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? *Ecology Letters*, **6**: 248-256.
- Polley, H.W., Wilsey, B.J. & Derner, J.D.** 2007. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. *Oikos*, **116**: 2044-2052.
- Puerto, A., Rico, M., Matías, M.D. & García, J.A.** 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science*, **1**: 445-452.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Hopkins, A., Walker, K.J., Sparks, T.H., Burke, M.J.W. & Peel, S.** 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *Journal of Applied Ecology*, **39**: 294-309.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L.I.Z., Walker, K.J. & Rothery, P.** 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**(1): 65-77.
- Reich, P.B., Tilman, D., Naeem, S., Ellsworth, D.S., Knops, J., Craine, J., Wedin, D. & Trost, J.** 2004. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO<sub>2</sub> and N. *Proceedings of the National Academic of Sciences*, **101**: 10101-10106.
- Riba, M., Picó, F.X. & Mayol, M.** 2002. Effects of regional climate and small-scale habitat quality on performance in the relict species *Ramonda myconi*. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 259-268.
- Robinson, G.R., Quinn, J.F. & Stanton, M.L.** 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, **76**: 786-794.
- Roscher, C., Schumacher, J., Weisser, W.W., Schmid, B. & Schulze, E.D.** 2007. detecting the role of individual species foroveryielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. *Oecologia*, **154**: 535-549.

- Roscher, C., Temperton, V.M., Scherer-Lorenzen, M., Schmitz, M., Schumacher, J., Schmid, B., Buchmann, N., Weisser, W.W. & Schulze, E.D. 2005. Overyielding in experimental grassland communities irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters*, **8**: 419-429.
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, New York.
- Röttgermann, M., Steinlein, T., Beyschlag, W. & Dietz, H. 2000. Linear relationships between cover and aboveground biomass in open herbaceous vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **11**: 145-148.
- Roy, J. 2001. How does biodiversity control primary productivity? En: *Global terrestrial productivity: past, present and future* (eds. Roy, J, Saugier, B. & Mooney, H.A.), pp. 169-186. Academic Press, San Diego, USA.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joice, L.A. & Lauenroth, W.K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, **69**: 40-45.
- Sankaran, M. & McNaughton, S.J. 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature*, **401**: 691-693.
- Scherer-Lorenzen, M., Palmberg, C., Prinz, A. & Schulze, E.D. 2003. The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology*, **84**: 1539-1552.
- Schlapfer, F. & Schmid, B. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications*, **9**: 893-912.
- Schlapfer, F., Schmid, B. & Seidl, I. 1999. Expert estimates about the effects of biodiversity on ecosystem processes and services. *Oikos*, **84**: 346-352.
- Schimel, J.P. & Bennett, J. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, **85**(3): 591-602.
- Schmid, B., Hector, A., Huston, M.A., Inchausti, P., Nijs, I., Leadley, P.W. & Tilman, D. 2002. The design and analysis of biodiversity experiments. En: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds). Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford University Press, Oxford, UK. pp 61–75
- Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H. & van Mantgem, P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, **122**: 297-305.

- Smith, B. & Wilson, J.B.** 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, **76**: 70-82.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K.** 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, **6(6)**: 509-517.
- Smith, M.D., Wilcox, J.C., Kelly, T. & Knapp, A.K.** 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos*, **106**: 253-262.
- Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. & Burton, P.J.** 1993. Plant functional types. En: *Vegetation Dynamics and Global Change* (eds. Solomon, A.M. & Shugart, H.H.), pp. 272-292. Chapman & Hall, New York, USA.
- Spaekova, I., Kotorova, I. & Leps, J.** 1998. Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobotanica*, **33**: 17-30.
- Spaekova, I. & Leps, J.** 2002. Procedure for separating the selection effect from other effects in diversity-productivity relationship. *Ecology Letters*, **4(6)**: 585-594.
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Hogberg, P., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Koricheva, J., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Palmberg, C., Pereira, J.S., Pfisterer, A.B., Prinz, A., Read, D.J., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H.** 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs*, **75**: 37-63.
- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Diemer, M. & Korner, C.** 2000. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology*, **14**: 326-337.
- Spehn, E.M., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Hector, A., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Jumpponen, A., O'Donovan, G., Pereira, J.S., Schulze, E.D., Troumbis, A.Y. & Korner, C.** 2002. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos*, **98**: 205-218.

- Stampfli, A. & Zeiter, M.** 1999. Plant species decline due to abandonment of meadows cannot easily be reversed by mowing. A case study from the southern Alps. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 151-164.
- Steiner, C.F.** 2005. Impacts of density-independent mortality and productivity on the strength and outcome of competition. *Ecology*, **86(3)**: 727-739.
- Steiner, C.F., Long, Z.T., Krumins, J.A. & Morin, P.J.** 2005. Temporal stability of aquatic food webs: partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment. *Ecology Letters*, **8**: 819-829.
- Stevens, M.H.H.** 2006. Placing local plant species richness in the context of environmental drivers of metacommunity richness. *Journal of Ecology*, **94**: 58-65.
- Stirling, G. & Wilsey, B.** 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *American Naturalist*, **158**: 286-299.
- Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M. & Son, Y.** 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, **69**: 47-68.
- Stuefer, J.F., During, H.J. & De Kroon, H.** 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, **82**: 511-518.
- Suding, K. & Goldberg, D.** 1999. Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology*, **87**: 436-449.
- Suding, K.N., Miller, A.E., Bechtold, H. & Bowman, W.D.** 2006. The consequence of species loss on ecosystem nitrogen cycling depends on community compensation. *Oecologia*, **149(1)**: 141-149.
- Symstad, A.J.** 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, **81**: 99-109.
- Symstad, A.J., Chapin III, F.S., Wall, D.H., Gross, K.L., Huenneke, L.F., Mittelbach, G.G., Peters, D.P.C. & Tilman, D.** 2003. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Bioscience*, **53(1)**: 89-98.
- Symstad, A.J., Tilman, D., Willson, J. & Knops, J.M.H.** 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos*, **81(2)**: 389-427.



- Symstad, A.J. & Tilman, D.** 2001. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos*, **92**: 424–435.
- Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E. & Taboada, A.** 2007. Comparison of understory plant community composition and soil characteristics in *Quercus pyrenaica* stands with different human uses. *Forest Ecology and Management*, **241**: 235-242.
- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P.** 2002. CANOCO reference manual and Canodraw for windows user's guide: software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, NY. Microcomputer Power.
- Thomas, H.** 1984. Effects of drought and competitive ability of perennial ryegrass and white clover. *Journal of Applied Ecology*, **21**: 591-602.
- Thompson, K., Askew, A.P., Grime, J.P., Dunnett, N.P. & Willis, A.J.** 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*, **19**: 355-358.
- Thompson, R. & Starzomski, B.M.** 2007. What does biodiversity actually do? A review for managers and policy makers. *Biodiversity & Conservation*, **16**: 1359-1378.
- Tilman, D.** 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**: 3-15.
- Tilman, D.** 1993. Species richness of experimental productivity gradients: How important is colonization limitation? *Ecology*, **74**: 2179-2191.
- Tilman, D.** 1996. Population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**(2): 350-363.
- Tilman, D.** 1997a. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, **80**: 185-185.
- Tilman, D.** 1997b. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**: 81-92.
- Tilman, D.** 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**: 1455-1474.
- Tilman, D.** 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**: 10854-10861.
- Tilman, D., Knops, J., Wendin, D. & Reich, P.** 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. En: Loreau

- M, Naeem S, Inchausti P (eds). Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford University Press, Oxford, pp 21-35.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Sieman, E.** 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Knops, J.** 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, **441**: 629-632.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C.** 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**: 843-845.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J.** 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718-720.
- Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Hector, A. & Rees, M.** 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *Journal of Ecology*, **92**: 97-109.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M.** 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**: 225-238.
- Turnbull, L.A., Rees, M. & Crawley, M.J.** 1999. Seed mass and the competition/colonisation trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* **87**: 899-912.
- Ullmann, I., Bannister, P. & Wilson, J.B.** 1995. The vegetation of roadside verges with respect to environmental gradients in southern New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 131-142.
- Underwood, A.J.** 1997. Experiments in ecology: their Logical Design and Interpretation using Analysis of Variance. Cambridge University Press.
- Valone, T.J. & Hoffman, C.D.** 2003. A Mechanistic examination of diversity-stability relationships in annual plant communities. *Oikos*, **103**: 519-527.
- van der Heijden, M.G.A.** 1999. "Sampling effect", a problem in biodiversity manipulation? A reply to David A. Wardle. *Oikos*, **87**: 408-410.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R.** 1998. Mycorrhizal fungal

- diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**: 69-72.
- van der Putten, W.H., Mortimer, S.R., Hedlund, K., Van Dijk, C., Brown, V.K., Leps, J., Rodriguez-Barrueco, C., Roy, J., Len, T.A.D., Gormsen, D., Korthals, G.W., Lavorel, S., Regina, I.S. & Smilauer, P.** 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia*, **124**: 91-99.
- van Ruijven, J. & Berendse, F.** 2003. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters*, **6**: 170-175.
- van Ruijven, J. & Berendse, F.** 2005. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Science*, **102(3)**: 695-700.
- van Ruijven, J. & Berendse, F.** 2007. Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations. *Oikos*, **116**: 1323-1330.
- Violle, C., Richarte, J. & Navas, M.L.** 2006. Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, **94**: 196-205.
- Vogt, R.J., Romanuk, T.N. & Kolasa, J.** 2006. Species richness-variability relationships in multi-trophic aquatic microcosms. *Oikos*, **113**: 55-66.
- Von Holle, B.** 2005. Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Journal of Ecology*, **93**: 16-26.
- Walker, B.** 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18-23.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J.** 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, **2**: 95-113.
- Wardle, D.A.** 2001a. No observational evidence for diversity enhancing productivity in Mediterranean shrublands. *Oecologia*, **129**: 620-621.
- Wardle, D.A.** 2001b. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility -evidence of a biological mechanism or consequence of a sampling effect? - *Oikos*, **95**: 161-170.

- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M.** 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, **89(1)**: 11-23.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardgett, R.D., Watson, R.N. & Ghani, A.** 1999. Plant removals in perennial grassland: Vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs*, **69(4)**: 535-568.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Nicholson, K.S.** 1997a. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**: 247-258.
- Wardle, D.A. & Zackrisson, O.** 2005. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, **435**: 806-810.
- Wardle, D.A., Zackrisson, O., Hornberg, G. & Gallet, C.** 1997b. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, **277**: 1296-1299.
- Weigelt, A., Schumacher, J., Roscher & Schmid, B.** 2008. Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecology Letters*, **11**: 338-347.
- Weiher, E.** 2003. Species richness along multiple gradients: testing a general model in oak savannas. *Oikos*, **101**: 311-316.
- Weiher, E. & Keddy, P.A.** 1999. Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos*, **87**: 355-361.
- Wilsey, B.J., Chalcraft, D.R., Bowles, C.M. & Willig, M.R.** 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology*, **86**: 1178-1184.
- Wilsey, B.J. & Polley, H.W.** 2002. Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters*, **5**: 676-684.
- Wilsey, B.J. & Polley, H.W.** 2004. Realistically low species evenness does not alter grassland species-richness-productivity relationships. *Ecology*, **85**: 2693-2700.
- Wilsey, B.J. & Potvin, C.** 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, **81**: 887-892.
- Wilson, J.B., Wells, T.C.E., Trueman, I.C., Jones, G., Atkinson, M.D., Crawley, M.J., Dodd, M.E. & Silvertown, J.** 1996. Are there assembly rules for plant species

- abundance? An investigation in relation to soil resources and successional trends. *Journal of Ecology*, **84**: 527-538.
- Xiong, S., Nilsson, C. & Johansson, M.E.** 2001. Effects of litter accumulation on riparian vegetation: Importance of particle size. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 231-236.
- Yachi, S. & Loreau, M.** 2007. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, **10(1)**: 54-62.
- Young, T.P.** 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, **92(1)**: 73-83.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D. & Tilman, D.** 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, **84**: 2042-2050.
- Zavaleta, E.S. & Hulvey, K.B.** 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invasions. *Science* **306**: 1175-1177.
- Zavaleta, E.S. & Hulvey, K.B.** 2007. Realistic variation in species composition affects grassland production, resource use and invasion resistance. *Plant Ecology*, **188**: 39-51.
- Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M. & Mols, T.** 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology*, **81**: 3274-3282.

**Anexo 1.** Lista de especies inventariadas durante los siete años de muestreo en las parcelas de colonización natural -CN y los tratamientos de siembra en baja -BD y alta diversidad -AD. Se describen algunas características morfológicas y fisiológicas de las especies separadas en grupos funcionales.

Espece	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<b>Compuestas-otras</b>								
<i>Achillea millefolium</i> L.	AchiMill	P	V	H	0,20	A	TS	30-50 cm
<i>Adonis aestivalis</i> L.	AdonAest	A	TD	T	8,50	Z	H	1-30 cm
<i>Amaranthus albus</i> L.	AmarAlbu	A	TD	T	0,40	A	TS	30-50 cm
<i>Anacyclus clavatus</i> Pers.	AnacClav	A	TD	T	0,50	A	H	1-30 cm
<i>Anagallis arvensis</i> L.	AnagArve	A	H	T	0,50	A	H	1-30 cm
<i>Andryala integrifolia</i> L.	AndrInte	P	TD	H	0,19	A	H	30-50 cm
<i>Andryala ragusina</i> L.	AndrRagu	P	TD	H	ND	A	H	30-50 cm
<i>Anthemis arvensis</i> L.	AnthArve	A	TD	T	0,65	Au	H	1-30 cm
<i>Anthemis cotula</i> L.	AnthCotu	A	TD	T	0,45	Au	H	1-30 cm
<i>Anthemis mixta</i> L.	AnthMixt	A	TD	T	ND	Au	H	1-30 cm
<i>Anthriscus vulgaris</i> Bernh.	AnthVulg	A	TD	T	ND	Au	TS	1-30 cm
<i>Barkhausia taraxacifolia</i> (Thuill.) DC.	BarkTara	A	TD	T	ND	A	H	30-50 cm
<i>Brassica oleracea</i> L.	BrasOler	P	TD	H	2,30	Z	TS	30-50 cm
<i>Campanula rapunculus</i> L.	CampRapu	P	V	H	ND	Z	TS	30-50 cm
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Med	CapsBurs	A	TD	T	0,10	Au	TS	1-30 cm
<i>Carduus tenuiflorus</i> Boiss. et Reut	CardTenu	P	V	H	3,77	A	TS	> 50 cm
<i>Carlina corymbosa</i> L.	CarlCory	P	TD	H	0,29	A	H	30-50 cm
<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	CentCalc	P	TD	H	ND	A	TS	30-50 cm
<i>Centaurea cyanus</i> L.	CentCyan	A	TD	T	4,10	A	TS	30-50 cm
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	CeraGlom	A	V	T	0,06	A	H	1-10 cm
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	ChamNobi	P	TD	H	0,12	A	TS	1-30 cm

Especie	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Chenopodium album</i> L.	ChenAlbu	A	TD	T	0,80	Au	TS	> 50 cm
<i>Chondrilla juncea</i> L.	ChonJunc	P	TD	H	ND	A	TS	> 50 cm
<i>Cichorium intybus</i> L.	CichInty	P	TD	H	1,10	A	TS	30-50 cm
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop	CirsArve	P	V	H	1,10	A	TS	> 50 cm
<i>Conopodium majus</i> (Gouan) Loret	ConoMaju	A	TD	G	2,89	B	TS	> 50 cm
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	ConvArve	P	H	H	16,80	B	H	30-50 cm
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	ConyCana	A	TD	T	0,04	A	TS	30-50 cm
<i>Crepis virens</i> L.	CrepVire	A	TD	T	ND	A	H	30-50 cm
<i>Crucianella angustifolia</i> L.	CrucAngu	A	V	T	ND	A	H	1-30 cm
<i>Daucus carota</i> L.	DaucCaro	P	TD	H	1,10	A	H	30-50 cm
<i>Dianthus pungens</i> L.	DianPung	P	V	H	ND	Z	TS	1-30 cm
<i>Draba verna</i> L.	DrabVern	P	TD	H	0,03	Au	TS	1-10 cm
<i>Echium italicum</i> L.	EchiItal	A	V	T	6,30	Z	H	1-30 cm
<i>Echium plantagineum</i> L.	EchiPlan	P	V	H	5,50	Z	H	1-30 cm
<i>Echium cincirhinus</i> Thunb	EchiCinc	P	TD	H	ND	Z	H	1-30 cm
<i>Eryngium campestre</i> L.	ErinCamp	A	TD	T	1,64	Au	TS	30-50 cm
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	ErodCicu	A	TD	T	2,30	Au	TS	1-30 cm
<i>Galium aparine</i> L.	GaliApar	A	TD	T	9,00	Z	H	1-30 cm
<i>Galium divaricatum</i> Pourret ex Lam	GaliDiva	A	H	T	0,10	Z	H	1-30 cm
<i>Galium mollugo</i> L.	GaliMoll	A	TD	H	0,71	B	TS	30-50 cm
<b><i>Galium verum</i> L.</b>	<b>Galiveru</b>	<b>P</b>	<b>V</b>	<b>H</b>	<b>0,50</b>	<b>Z</b>	<b>H</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Geranium molle</i> L.	GeraMoll	A	TD	T	1,09	Au	TS	1-30 cm
<i>Geranium robertianum</i> L.	GeraRobe	A	TD	T	1,08	Au	TS	1-30 cm
<i>Gnaphalium lutescens</i> L.	GnapLute	A	H	H	ND	Au	H	1-30 cm
<i>Helminthia echioides</i> Gaertn.	HelmEchi	A	TD	T	ND	A	TS	30-50 cm

Espece	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Herniaria cinerea</i> DC. Fl. Franc. (DC. & Lam.)	HernCine	P	H	H	ND	Au	TS	1-10 cm
<i>Hieracium murorum</i> L.	HierMuro	P	TD	H	ND	A	TS	30-50 cm
<i>Holosteum umbellatum</i> L.	HoloUmbe	A	TD	T	ND	Au	TS	1-10 cm
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	HypoRadi	P	R	H	1,04	A	H	30-50 cm
<i>Kentrophyllum lanatum</i> (L.) DC.	KentrLana	A	V	T	10,50	A	TS	> 50 cm
<i>Lactuca ramosissima</i> (All.) Gren et God	LactRamo	A	TD	T	ND	A	TS	30-50 cm
<i>Lactuca serriola</i> L.	LactSerr	A	TD	T	0,43	A	TS	30-50 cm
<i>Lactuca</i> sp	LactSp	A	TD	T	ND	A	TS	30-50 cm
<i>Lactuca viminea</i> (L.) et C. Presl.	LactVimi	P	TD	H	ND	A	TS	30-50 cm
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	LamiAmpl	A	TD	T	0,60	Au	H	1-30 cm
<i>Lampsana communis</i> L.	LapsComm	A	TD	T	ND	A	TS	> 50 cm
<i>Leontodon crispus</i> Vill.	LeonCris	P	R	H	ND	A	TS	1-30 cm
<i>Logfia arvensis</i> (L.) J.Holub	LogfArve	A	TD	T	0,40	A	H	1-10 cm
<i>Logfia gallica</i> (L.) Cosson et Germ.	LogfGall	A	TD	T	0,02	A	H	1-10 cm
<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort	LogfMini	A	V	T	0,02	A	H	1-10 cm
<i>Lychnis dioica</i> L.	LychDioi	A	TD	T	ND	Z	H	1-30 cm
<i>Malva sylvestris</i> L.	MalvSilv	P	TD	H	6,00	Z	TS	30-50 cm
<b><i>Matricaria chamomilla</i> L.</b>	<b>MatrCamo</b>	<b>P</b>	<b>TD</b>	<b>H</b>	<b>ND</b>	<b>Au</b>	<b>H</b>	<b>1-30 cm</b>
<i>Matricaria inodora</i> L.	MatrInod	A	TD	T	ND	Au	H	1-30 cm
<i>Myosotis intermedia</i> Link	MyosInte	A	H	T	0,35	Au	TS	1-10 cm
<i>Orobanche</i> sp	OrobSp	P	V	H	ND	Au	TS	1-30 cm
<i>Papaver dubium</i> L.	PapaDubi	A	TD	T	0,11	Z	H	30-50 cm
<i>Papaver rhoeas</i> L.	PapaRhoe	A	TD	T	0,11	Z	H	30-50 cm
<i>Paronychia argentea</i> Lam.	ParoArge	P	H	H	ND	Au	TS	1-10 cm
<i>Petrorrhagia hispanica</i>	PetrHisp	A	TD	H	ND	Au	H	1-30 cm



Espece	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Plantago coronopus</i> L.	PlanCoro	P	R	H	0,16	Au	H	1-10 cm
<b><i>Plantago lanceolata</i> L.</b>	<b>PlanLanc</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>H</b>	<b>1,50</b>	<b>A</b>	<b>H</b>	<b>1-30 cm</b>
<i>Podospermum laciniatum</i> (L.) DC	PodoLaci	P	TD	H	ND	A	H	30-50 cm
<i>Polygonum aviculare</i> L.	PolyAvic	A	H	C	1,35	Au	TS	1-30 cm
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	PolyLapa	A	TD	T	1,80	Au	TS	30-50 cm
<i>Portulaca oleracea</i> L.	PortOler	A	H	C	0,20	Au	TS	1-10 cm
<i>Ranunculus</i> sp	RanuSp	A	TD	T	ND	A	TS	1-30 cm
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	RaphRaph	A	TD	T	2,28	Au	TS	1-30 cm
<i>Rumex angiocarpus</i> Murb.	RumeAngi	P	TD	H	ND	Au	TS	> 50 cm
<i>Rumex crispus</i> L.	RumeCris	P	TD	H	1,50	Au	TS	> 50 cm
<i>Rumex pulcher</i> L.	RumePulc	P	TD	H	2,50	Au	TS	> 50 cm
<b><i>Sanguisorba minor</i> Scop.</b>	<b>SangMino</b>	<b>P</b>	<b>TD-R</b>	<b>H</b>	<b>9,00</b>	<b>Z</b>	<b>H</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	ScolHisp	A	V	T	2,20	A	H	> 50 cm
<i>Scorzonera hispanica</i> L.	ScorHisp	P	TD	H	10,40	A	H	1-30 cm
<i>Senecio gallicus</i> Chaix	SeneGall	A	TD	T	ND	A	H	1-30 cm
<i>Senecio jacobaea</i> L.	SeneJaco	P	V	H	0,23	A	H	> 50 cm
<i>Senecio vulgaris</i> L.	SeneVulg	A	TD	T	0,21	A	H	1-30 cm
<i>Silene gallica</i> L.	SileGall	A	TD	T	0,33	A	H	30-50 cm
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	SilyMari	A	V	T	22,90	A	TS	> 50 cm
<i>Solanum nigrum</i> L.	SolaNigr	A	TD	T	0,70	Z	TS	> 50 cm
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	SoncOler	A	TD	T	0,30	A	TS	> 50 cm
<i>Spergula arvensis</i> L.	SperArve	A	H	T	0,42	Au	TS	1-10 cm
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J et K. Presl.	SperRubr	A	H	T	0,08	Au	TS	1-10 cm
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	StelMedi	A	TD	T	0,44	A	TS	1-30 cm
<i>Taraxacum dens-leonis</i> Desf.	TaraDens	P	R	H	ND	A	TS	1-30 cm

Especie	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Taraxacum officinale</i> Wiggers	TaraOfic	P	R	H	0,53	A	TS	1-30 cm
<i>Thapsia villosa</i> L.	ThapVill	P	TD	H	ND	Z	TS	> 50 cm
<i>Thrinacia hispida</i> Roth.	ThriHisp	P	R	H	ND	A	H	30-50 cm
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner	TolpBarb	A	TD	T	0,10	A	H	1-30 cm
<i>Torilis arvensis</i> (Schult.) Thell.	ToriArve	A	TD	T	1,60	Z	TS	30-50 cm
<i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertn.	ToriNodo	A	TD	T	3,80	A	TS	30-50 cm
<i>Tragopogon major</i> Jacq.	TragMajo	P	TD	H	17,70	A	H	30-50 cm
<i>Trixago apula</i> (L.) Stev.	TrixApul	A	V	T	ND	Z	H	1-30 cm
<i>Urospermum picrioides</i> (L.) F.W. Schmidt	UrosPier	A	R	T	2,10	A	TS	1-30 cm
<i>Verbascum floccosum</i> (Benth.) Kuntze	VerbFloc	A	TD	T	ND	Z	TS	> 50 cm
<i>Verbascum pulverulentum</i> Vill.	VerbPulv	P	R	H	0,18	Z	TS	> 50 cm
<i>Veronica arvensis</i> L.	VeroArve	A	TD	T	0,12	Au	TS	1-30 cm
<i>Veronica didyma</i> Ten.	VeroDydi	A	H	T	ND	Au	TS	1-10 cm
<i>Veronica hederifolia</i> L.	VeroHede	A	H	T	ND	Au	TS	1-10 cm
<i>Veronica persica</i> Poir.	VeroPers	A	H	T	0,59	Au	TS	1-10 cm
<i>Veronica triphyllos</i> L.	VeroTrip	A	H	T	0,44	Au	TS	1-10 cm
<i>Viola</i> sp	ViolSp	A	TD	T	ND	Z	H	1-10 cm
<i>Viola tricolor</i> L.	ViolTric	A	TD	T	1,00	Z	H	1-30 cm
<i>Xanthium spinosum</i> L.	XantSpin	A	TD	T	200,00	Au	TS	1-30 cm
<i>Xeranthemum inapertum</i> (L.) Mill.	XeraInap	A	TD	T	ND	A	H	1-30 cm
<b>Gramíneas</b>								
<i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	AgropRepe	A	V	T	2,50	A	H	30-50 cm
<i>Aira caryophyllea</i> L.	AiraCary	A	V	T	0,14	A	H	1-30 cm
<i>Antinoria agrostidea</i> (DC.) Parl.	AntiAgro	P	TD	H	ND	A	H	1-30 cm
<i>Avena elatior</i> L.	AvenElat	A	TD	T	ND	A	H	30-50 cm

Especie	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Avena sativa</i> L.	AvenSati	A	V	T	34,09	Z	H	> 50 cm
<i>Avena sterilis</i> L.	AvenSter	A	V	T	ND	A	H	> 50 cm
<i>Avena sulcata</i> Gay ex Delastre	AvenSulc	A	V	T	ND	A	H	30-50 cm
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) Beauv.	BracDist	A	V	T	4,26	A	H	30-50 cm
<i>Bromus diandrus</i> Roth	BromDian	A	V	T	15,38	A	H	30-50 cm
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	BromHord	A	TD	T	1,39	Z	H	1-30 cm
<b><i>Bromus inermis</i> Leysser</b>	<b>BromIner</b>	<b>P</b>	<b>V</b>	<b>H</b>	<b>2,90</b>	<b>A</b>	<b>H</b>	<b>&gt; 50 cm</b>
<i>Bromus madritensis</i> L.	BromMadr	A	TD	T	3,03	A	H	30-50 cm
<i>Bromus maximus</i> Desf.	BromMaxi	A	V	T	ND	A	H	30-50 cm
<i>Bromus mollis</i> L.	BromMoll	A	V	T	2,77	A	H	1-30 cm
<i>Bromus sterilis</i> L.	BromSter	A	V	T	7,10	A	H	1-30 cm
<i>Bromus tectorum</i> L.	BromTect	A	TD	T	2,40	A	H	30-50 cm
<i>Bromus willdenowii</i> Kunth.	BromWill	P	TD	H	9,50	A	H	30-50 cm
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	CynoEchi	P	V	T	1,52	A	H	1-30 cm
<i>Cynosurus elegans</i> Desf.	CynoEleg	A	V	T	1,35	A	H	1-30 cm
<i>Dactylis glomerata</i> L.	DactGlom	P	TD	H	0,90	A	H	> 50 cm
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DigiSang	A	TD	T	0,52	A	TS	1-30 cm
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	EchiCrus	A	TD	T	ND	A	H	1-30 cm
<i>Festuca ampla</i> Hackel	FestAmpl	P	V	H	0,91	A	H	30-50 cm
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	FestArun	P	V	H	2,30	A	H	30-50 cm
<b><i>Festuca rubra</i> L.</b>	<b>FestRubr</b>	<b>P</b>	<b>V</b>	<b>H</b>	<b>1,00</b>	<b>A</b>	<b>TS</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Festuca</i> sp	FestSp	A	TD	T	ND	A	H	30-50 cm
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) Beauv.	GaudFrag	A	TD	T	1,97	A	H	30-50 cm
<i>Holcus lanatus</i> L.	HolcLana	P	V	H	0,40	A	H	> 50 cm
<i>Hordeum murinum</i> L.	HordMuri	A	V	T	6,55	A	H	1-30 cm

Especie	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<i>Hordeum vulgare</i> L.	HordVulg	A	V	T	41,90	Au	H	> 50 cm
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	LoliRigi	P	TD	H	2,28	A	H	30-50 cm
<i>Lolium strictum</i> C. Presl.	LoliStri	A	V	T	ND	Au	H	30-50 cm
<i>Panicum capillare</i> L.	PaniCapi	A	TD	T	0,23	A	H	1-30 cm
<i>Phalaris canariensis</i> L.	PhalCana	A	V	T	5,20	Au	H	> 50 cm
<i>Phalaris minor</i> Retz	PhalMino	P	V	H	ND	Au	H	> 50 cm
<i>Phleum bertolonii</i> DC	PhleBert	P	V	H	ND	Au	H	1-30 cm
<b><i>Phleum pratense</i> L.</b>	<b>PhlePrat</b>	<b>P</b>	<b>V</b>	<b>H</b>	<b>0,40</b>	<b>Au</b>	<b>H</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Poa annua</i> L.	PoaAnnu	P	R	H	0,30	A	TS	1-10 cm
<b><i>Poa pratensis</i> L.</b>	<b>PoaPrat</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>H</b>	<b>0,30</b>	<b>A</b>	<b>TS</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Poa</i> sp	PoaSp	P	R	H	ND	A	TS	30-50 cm
<b><i>Poa trivialis</i> L.</b>	<b>PoaTriv</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>H</b>	<b>0,20</b>	<b>A</b>	<b>H</b>	<b>30-50 cm</b>
<i>Sagina apetala</i> Ard	SagiApet	A	TD	C	0,01	Au	TS	1-10 cm
<i>Scleropoa rigida</i> (L.) Griseb	ScleRigi	P	TD	H	ND	A	H	1-10 cm
<i>Secale cereale</i> L.	SecaCere	A	V	T	23,10	A	H	> 50 cm
<i>Setaria verticillata</i> (L.) Beauv.	SetaVert	P	TD	H	0,89	A	H	1-30 cm
<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski	TaenCapu	A	TD	T	2,95	A	H	30-50 cm
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.	TrisFlav	P	TD	H	0,37	A	H	1-30 cm
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray.	VulpBrom	A	V	H-T	0,46	Z	H	1-30 cm
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort	VulpCili	A	V	T	0,34	A	H	1-30 cm
<i>Vulpia myurus</i> (L.) C.C. Gmelin.	VulpMyur	A	V	T	ND	A	H	1-30 cm
<b>Leguminosas</b>								
<i>Anthyllis lotoides</i> L.	AnthLoto	A	H	T	1,20	B	TS	1-30 cm
<b><i>Lotus corniculatus</i> L.</b>	<b>LotuCorn</b>	<b>P</b>	<b>TD</b>	<b>H</b>	<b>1,20</b>	<b>Au</b>	<b>H</b>	<b>1-30 cm</b>
<i>Lupinus angustifolius</i> L.	LupiAngu	A	V	T	168,40	Z	H	1-30 cm

Especie	Nombre Abreviado	Ciclo de Vida	Forma Crecimiento	Forma de Vida	Peso semillas	Modo Dispersión	Tolerancia a luz	Altura
<b><i>Medicago lupulina</i> L.</b>	<b>MediLupu</b>	<b>P</b>	<b>H</b>	<b>H</b>	<b>1,60</b>	<b>Au</b>	<b>TS</b>	<b>1-30 cm</b>
<i>Medicago sativa</i> L.	MediSati	P	TD	H	2,40	Au	H	30-50 cm
<i>Ornithopus compressus</i> L.	OrniComp	A	V	T	ND	Z	H	30-50 cm
<i>Trifolium angustifolium</i> L.	TrifAngu	A	V	T	2,00	A	H	1-30 cm
<i>Trifolium arvense</i> L.	TrifArve	A	TD	T	0,30	A	H	1-30 cm
<i>Trifolium campestre</i> Schreber	TrifCamp	A	V	T	0,30	A	H	1-30 cm
<i>Trifolium cherleri</i> L.	TrifCher	A	R	C	3,80	B	TS	1-30 cm
<b><i>Trifolium fragiferum</i> L.</b>	<b>TrifFrag</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>C</b>	<b>1,60</b>	<b>B</b>	<b>H</b>	<b>1-10 cm</b>
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	TrifGlom	A	TD	C	0,40	B	H	1-10 cm
<b><i>Trifolium pratense</i> L.</b>	<b>TrifPrat</b>	<b>P</b>	<b>TD</b>	<b>H</b>	<b>1,80</b>	<b>A</b>	<b>H</b>	<b>1-30 cm</b>
<i>Trifolium</i> sp	TrifSp	A	TD	C	ND	B	H	1-10 cm
<i>Trifolium striatum</i> L.	TrifStri	A	TD	C	2,00	B	H	1-10 cm
<b><i>Trifolium subterraneum</i> L.</b>	<b>TrifSubt</b>	<b>P</b>	<b>H</b>	<b>C</b>	<b>6,80</b>	<b>B</b>	<b>TS</b>	<b>1-10 cm</b>
<i>Vicia</i> sp	ViciLens	A	H	T	ND	B	H	30-50 cm
<i>Vicia pseudocracca</i> Bertol.	ViciPseu	A	H	T	ND	B	H	30-50 cm

**Nombre Abreviado:** cada especie se reconoce por las primeras cuatro letras de su nombre genérico y específico según la nomenclatura adoptada del programa CANOCO (Leps & Smilauer 2003). Las especies sembradas se muestran en negrita.

**Ciclo de Vida:** **A** = Especies anuales; **P** = Especies perennes.

**Forma de Crecimiento:** **V** = Vertical; **R** = Roseta; **H** = Horizontal; **TD** = Todas direcciones.

**Forma de vida:** **T** = Terófito; **G** = Geófito; **H** = Hemicriptófito; **C** = Cametófito; **F** = Fanerófito.

**Modos de dispersión:** **A** = Anemócora; **Au** = Autócora; **B** = Barócora; **Z** = Zoocóra.

**Tolerancia a luz:** **TS** = Tolerante a sombra; **H** = Heliófila.

**Peso de semillas:** **ND** = no disponible; las unidades son g\*1000 semillas.