



Universidad de Valladolid
Campus de Palencia

**Escuela Técnica Superior de
Ingenierías Agrarias**

**Máster en Investigación en Ingeniería para la
Conservación y Uso Sostenible de Sistemas Forestales**

**Efectos de la exclusión de grandes herbívoros sobre la
vegetación y el suelo, en minas de carbón restauradas en
el norte de Palencia**

Autor: Franklin Sigcha Morales

Tutora: Dra. Carolina Martínez Ruiz

Junio, 2013

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a:

El **Gobierno de la República del Ecuador**, a través de la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación, **SENESCYT**, por haberme otorgado la beca para mi preparación tecnológica y científica, la cual me permitirá aportar de mejor manera para el desarrollo de mi país.

La **Universidad de Valladolid**, que me brindó la oportunidad de llevar a cabo este máster de calidad sin inconvenientes.

La Dra. **Carolina Martínez Ruiz**, primero por darme la oportunidad de trabajar y aprender a su lado, y luego por el tiempo y esfuerzo dedicado a dirigirme y resolver mis dudas para que realice exitosamente este trabajo.

Yesica de los Ángeles Pallavicini Fernández por facilitarme los datos con los que trabajar. El Dr. **Felipe Bravo Oviedo** por estar pendiente en todo momento, desde el primer contacto para la postulación al máster, durante su desarrollo y hasta la culminación del mismo.

El Dr. **Jorge Grijalva Olmedo** del Programa de Forestería del INIAP, ya que gracias a su gestión pude vincularme con El Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible, además de contar con el auspicio del INIAP para postular a la beca de estudios.

A mi madre **Isabel**, mi hermana **Liliana** y mis sobrinos **José** y **Deysi** que han estado conmigo desde el principio, que han orado por mi bienestar, he sentido su compañía y su fuerza todos los días. Como siempre mi única intención es ser un pequeño ejemplo a superar siempre por aquellos pequeños.

A todos aquellos, que conscientes o no, de formas distintas me incentivaron, acompañaron, escucharon, aconsejaron. Gracias a ese apoyo tan grande, permitieron que mi estancia en España sea de lo mejor al estar lejos de mis raíces.

A Dios por bendecirme.

Índice

0.- Resumen.....	1
1.- Introducción.....	3
2.- Objetivos.....	4
3.- Material y métodos.....	5
3.1.- Área de estudio.....	5
3.2.- Diseño Experimental y muestreo de vegetación.....	7
3.3.- Muestreo de suelos y análisis físico-químico.....	8
3.4.- Tratamiento de los datos.....	9
4.- Resultados.....	11
4.1.- Parámetros edáficos en comunidades con y sin pastoreo.....	11
4.2.- Parámetros estructurales de la vegetación en zonas con y sin pastoreo.	12
4.3.- Composición florística y variables edáficas.....	14
4.4.- Respuesta de especies individuales a las diferencias edáficas.....	19
5.- Discusión.....	22
6.- Conclusiones.....	32
7.- Bibliografía.....	33

0.- Resumen

Aunque el efecto del pastoreo en los ecosistemas ha sido ampliamente estudiado, muchos de los resultados a menudo resultan contradictorios. Esta ambigüedad es debida en parte a la capacidad de los herbívoros para dar forma a los sistemas naturales, favoreciendo a especies particulares de plantas o ejerciendo un efecto negativo o indiferente sobre otras. La comprensión de este comportamiento es esencial no sólo para el análisis de las relaciones planta-herbívoro, sino también por sus implicaciones en la rehabilitación, conservación y gestión de las áreas donde el pastoreo puede ser un factor clave que limita la revegetación. En este contexto, los objetivos de este estudio son evaluar el efecto de la exclusión de la herbivoría sobre diferentes parámetros estructurales de la vegetación y del suelo, así como sobre la composición florística y su relación con los cambios edáficos, en una mina de carbón restaurada en Muñeca (42 ° 47 '9,24" N, 004 ° 48' 7,71" W), cerca de Guardo (norte de Palencia). Para ello se seleccionó una ladera orientada al norte con una pendiente de unos 22-25°. En febrero de 2008 el pastoreo fue excluido en un área de 50x50 m, considerando una superficie similar sin exclusión del pastoreo como control. En las dos zonas, se establecieron cinco parcelas paralelas a la pendiente del terreno, y dentro de cada parcela diez puntos de muestreo de 0,25 m², la cobertura (%) de todas las especies presentes fue estimada visualmente en junio de 2010. También se recogió la biomasa herbácea aérea, dentro de unos cuadrados de 20x20 cm situados en el centro de cada punto de muestreo de 0,25 m². Los resultados muestran una clara influencia de la exclusión de grandes herbívoros en las propiedades edáficas; el pastoreo ha supuesto un incremento del porcentaje de arena y un descenso en el porcentaje de arcilla, CE, K⁺, Ca²⁺ y P. En cuanto a la diversidad de especies o sus componentes no se encontró influencia del pastoreo, no obstante, el pastoreo ha supuesto un aumento en el porcentaje de suelo descubierto, un descenso en la cobertura vegetal y biomasa totales, así como en la altura de la vegetación, menor cobertura de Perennes, menor cobertura y riqueza de Hemicriptófitos, menor cobertura de especies Anemócoras y Autócoras y mayor riqueza de endozoócoras. Como era de esperar, se encontró un alto porcentaje de especies exclusivas de cada comunidad. No obstante, a pesar de haberse encontrado diferencias significativas en numerosos de los parámetros edáficos, entre las dos comunidades, sólo tres variables edáficas (MOT, K⁺ y Mg²⁺) están relacionadas significativamente con las diferencias en composición florística, los valores más altos de materia orgánica total, potasio y magnesio están asociados a la comunidad sin pastoreo. Finalmente, se modelizó la respuesta de las especies con frecuencia del 100% y se describen sus preferencias edáficas.

Summary

Although grazing effect on ecosystems has been widely studied, many of results have often been contradictory. This ambiguity is partially due to the herbivores ability to shape natural systems, favouring particular plant species and having indifferent or negative effect on others. The understanding of this behaviour is essential not only for analysing plant-herbivore relationships but also for its implications on rehabilitation or management conservation of areas where grazing can be a key factor limiting revegetation. In this context, the aims of this study are to asses the effect of herbivory exclusion on different parameters of vegetation structure and soil, as well as on composition of plant communities and their relation with soil parameters in a restored coal mine in Muñeca ($42^{\circ} 47' 9.24''$ N, $004^{\circ} 48' 7.71''$ W), near Guardo (Palencia; northern Spain). To test these objectives a north-facing slope at an incline of ca. $22-25^{\circ}$ was selected. Grazing was excluded in February 2008 into a 50×50 m area, considering a similar surface without grazing exclusion as control. In both areas, five plots parallel to the slope gradient were establish, and into ten 0.25 m^2 sampling points per plot, the cover (%) of all species present was estimated visually in June of 2010. The herbaceous above-ground biomass was also collected, within a 20×20 cm quadrat located in the center of each 0.25 m^2 sampling point. Results showed a clear influence of grazing exclusion on soil properties; grazing caused an increase in the soil sand content and a decrease in clay, CE, K^+ , Ca^{2+} and P. No influence of grazing on species diversity and its components was found, although grazing caused an increase in the percentage of bare soil, a decrease in the total plant cover and biomass, as well as in the height of vegetation, lower cover of perennial species, lower cover and richness of hemicriptophytes, lower cover of anemochorous and autocorous species and higher richness of endozoochorous. As expected, a high percentage of exclusive species for each community was found. However, in spite of the differences found in soil parameters between both communities, only three soil parameters (total organic matter, K^+ and Mg^{2+}) were related to the differences in floristic composition; higher values of these three soil variables were associated to the no grazed community. Finally, the response of species with frequency of 100% was modelled and their edaphic preferences described.

1.- INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas han provocado que la mayoría de los ecosistemas terrestres hayan sido alterados de alguna forma (Ehrlich, 1993). Más del 40% de la superficie terrestre con vegetación ha sido perturbada directamente (Daily, 1995), y su capacidad productiva natural se ha desviado, reducido o destruido (Vitousek *et al.*, 1986). Esto se debe principalmente al sobrepastoreo, la deforestación, la agricultura, la explotación excesiva de leña y los usos urbano e industrial (Daily, 1995). Aunque la superficie terrestre alterada por las industrias mineras sigue siendo relativamente baja, en términos del inventario mundial de degradación, las cifras pueden ser considerables al realizar un análisis por países. En el norte de España (León y Palencia) la minería de carbón a cielo abierto ha afectado aproximadamente a 5.000 hectáreas de terreno, lo que genera fuertes impactos ambientales localizados (Cooke y Johnson, 2002; Moreno-de las Heras *et al.*, 2008; López, 2012). Además, la minería va en aumento y sus impactos son, generalmente, más severos que los provocados por otros tipos de actividades (Walker y Willig, 1999; Cooke y Johnson, 2002).

La restauración de las áreas afectadas por la minería del carbón a cielo abierto es una necesidad urgente. Por lo que se deben buscar soluciones que respondan a las necesidades específicas de cada lugar, no sólo en términos del tipo de operación minera, sino también de clima, topografía, sensibilidad del entorno y exigencias sociales que permitan conseguir resultados consistentes con los principios y objetivos del desarrollo sostenible (Gardner, 2001). Para lograr la restauración de un ecosistema se deben alcanzar los siguientes atributos (SER, 2004): (1) diversidad y estructura de la comunidad similar a la original o a la comunidad de referencia, (2) presencia de especies autóctonas, (3) presencia de grupos funcionales necesarios para la estabilidad a largo plazo, (4) capacidad del medio físico para mantener poblaciones reproductoras, (5) funcionamiento normal, (6) integración con el paisaje; (7) eliminación de las amenazas potenciales; (8) resistencia a las perturbaciones naturales y (9) autosostenibilidad. Por tanto, la restauración eficaz de las zonas afectadas por la minería es un proceso complejo, dificultado principalmente por la total eliminación de la vegetación y del suelo que cubre el yacimiento (Cooke y Johnson, 2002; Moreno-de las Heras *et al.*, 2008), situación que se ve agravada por la falta de recursos financieros para seguir a largo plazo las labores de restauración emprendidas (SER, 2004).

El uso ganadero de los terrenos restaurados tras el cese de la actividad minera del carbón es frecuente en el norte de la provincia de Palencia. El pastoreo también es visto, en otros lugares, como un uso adecuado de las tierras rehabilitadas post-minería debido a la baja productividad de la tierra requerida en comparación con los cultivos (Maczkowiack *et al.*, 2012). Sin embargo, la vegetación de tierras perturbadas, sometidas a restauración, es particularmente vulnerable a la herbivoría (Groom *et al.*, 1997), la presión selectiva de los

herbívoros sobre las plantas puede ser mayor incluso que la competencia por luz (Huhta *et al.*, 2003) debido a la preferencia del ganado por determinadas especies de plantas (Parson *et al.*, 2006), por lo que los herbívoros desempeñan un papel fundamental en la regulación de la estructura y función del ecosistema (Huntly, 1991; Cebrián, 2004). Los controles mediados por los herbívoros (de arriba hacia abajo) sobre las comunidades de plantas pueden ampliar o reducir las jerarquías de dominancia de plantas, aumentar o disminuir la riqueza de especies, alterar la producción de biomasa e influir en el funcionamiento de los ecosistemas (Peters *et al.*, 2006; Parsons *et al.*, 2007; Pallavicini, 2010; Pallavicini *et al.*, 2013).

Aunque el efecto del pastoreo en los ecosistemas ha sido repetidamente estudiado, muchos de los resultados son contradictorios (Olf y Ritchie, 1998), al haberse realizado los estudios en hábitats diferentes, a diferentes escalas espaciales y temporales, con diferentes abundancias, tipos y especies de herbívoros, y al hecho de haber utilizado diferentes protocolos experimentales (Bigger y Marvier, 1998). La consideración de estos aspectos es esencial, no sólo para el análisis de las relaciones planta-herbívoro, sino también por sus implicaciones en la rehabilitación o conservación de áreas donde el pastoreo puede ser un factor clave que limita la revegetación.

Por tanto, a pesar de la variedad de estudios realizados, tanto sobre ecología de restauración de pastizales, que se han centrado en tierras degradadas en un entorno agrícola (Bakker y Berendse, 1999; Willems, 2001; Walker *et al.*, 2004), como sobre las Interacciones planta-herbívoro, donde la herbivoría sigue siendo uno de los procesos menos comprendidos a nivel de comunidad (Grubb 1992; Bigger y Marvier, 1998), pocos trabajos se han interesado por el efecto de la herbivoría en la vegetación de zonas restauradas tras la minería, lo que hace difícil discernir patrones claros de cuándo y dónde los herbívoros tienen efectos importantes (Gurevitch *et al.*, 2000). En ese contexto y tomando en cuenta que, en la zona de estudio la mayoría de las minas agotadas se han restaurado como pastizales o como tierras de labor (uso anterior a la explotación minera), se plantea este trabajo fin de master, para determinar los efectos de la herbivoría sobre la vegetación y el suelo, en una mina de carbón restaurada en el noroeste de Palencia.

2.- OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es estudiar el efecto de la exclusión de grandes herbívoros en la composición, estructura y producción de las comunidades vegetales, así como en el suelo, en una mina de carbón restaurada en Muñeca (cerca de Guardo, Palencia). Para alcanzar este objetivo general se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- a) Caracterizar las comunidades vegetales de las zonas con y sin pastoreo, en términos de diversidad, cobertura y biomasa aérea.
- b) Caracterizar los suelos de las comunidades vegetales con y sin pastoreo, a través del análisis de diferentes parámetros físicos y químicos.
- c) Analizar la influencia de los cambios en el suelo sobre la composición florística.
- d) Modelizar el patrón de respuesta de las principales especies de plantas en relación con los cambios en el suelo derivados de la exclusión de herbívoros.

3.- MATERIAL Y MÉTODOS

3.1.- Área de estudio

El área de estudio (Figs. 1 y 2) se ubica en una antigua mina de carbón a cielo abierto en Muñeca, término Municipal de Guardo (entre 42° 47' 9,24'' y 42° 50' de latitud N y entre 04° 48', 7,71'' y 4° 53' de longitud W), al noreste de la provincia de Palencia. Se trata de una zona montañosa con una altitud media de 1210 m (Junta de Castilla y León, 1988), que pertenece a la cuenca carbonífera "Guardo Cervera", una de las más importantes de Castilla y León (Alcalde-Crespo, 2001).



Figura 1: Ubicación del área de estudio en la Provincia de Palencia (modificado de Jubete, 1997).

El clima es Mediterráneo Sub-húmedo (MAPA, 1991), con 973-988 mm de precipitación media anual, concentrada en primavera y otoño, y una temperatura media anual de 9,3 °C, para el período comprendido entre 1971 y 2007 (Torroba, 2011). Para ese mismo periodo, la temperatura media mensual de mínimas más baja se presenta en el mes de enero, con -2,7 °C, y la temperatura media mensual de máximas más alta en el mes de agosto, con 26,3 °C. Existe riesgo de heladas seguras desde diciembre hasta marzo, y de heladas probables en los meses de abril, mayo, junio, septiembre, octubre y noviembre.

Según el Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial de Rivas-Martínez y Rivas-Sáenz (2009), el bioclima de la zona de estudio es Mediterráneo Pluviestacional-Oceánico, donde el ombrotipo es húmedo inferior y el termotipo es supramediterráneo superior. Dicho bioclima presenta una acusada sequía estival localizada en los meses de verano, aunque las temperaturas durante los meses de invierno son lo suficientemente bajas como para presentar cuatro meses de heladas seguras. Es, por tanto, un ambiente con unas oscilaciones térmicas y úmbricas muy marcadas.

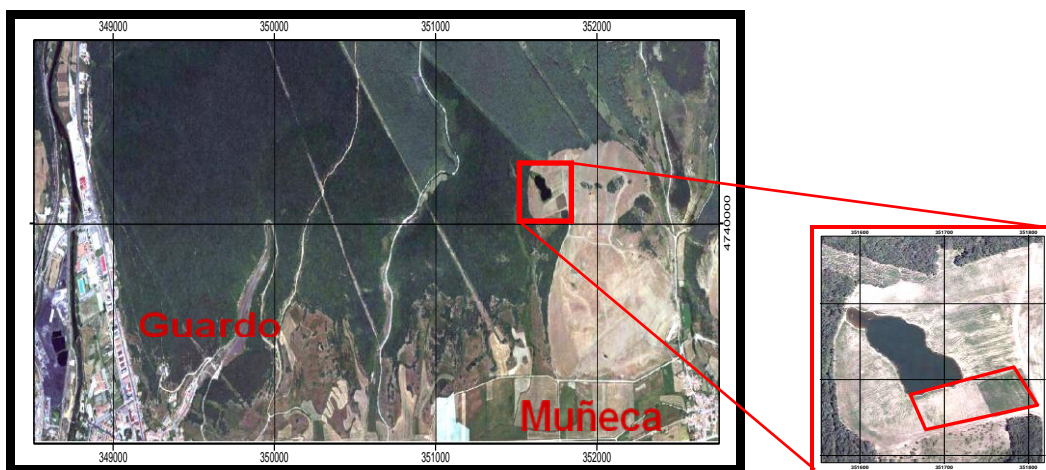


Figura 2: Vista aérea del área de estudio (recuadro rojo) con respecto a las poblaciones de Guardo y Muñeca; posición referenciada en coordenadas UTM, huso 30 (PNOA©Instituto Geográfico Nacional-Junta de Castilla y León).

Los suelos más frecuentes en torno al área de estudio pertenecen al orden de los Inceptisoles, suborden Haplumbrept (Junta de Castilla y León, 1988): suelos poco evolucionados propios de laderas, desarrollados bajo bosques (Ministerio de Agricultura, 1979). También son frecuentes en esta zona los Entisoles, suborden Fluvent: suelos poco desarrollados con elevada pedregosidad y afloramientos rocosos, desarrollados bajo formaciones arbustivas (Junta de Castilla y León, 1988).

Desde el punto de vista fitogeográfico, y siguiendo los criterios establecidos por Rivas-Martínez (1987), el área de estudio pertenece a la región Florística Mediterránea, Subregión mediterránea Occidental, Superprovincia Biogeográfica Mediterráneo-Iberoatlántica y, dentro de ella, a la Provincia Carpetano-Ibérico-Leonesa, en el área conocida como Sector Leonés. La serie de vegetación climácica se corresponde con Supra Carpetana occidental, leonesa húmeda silicícola de *Quercus pyrenaica* o roble melojo (*Holco mollis-Querceto pyrenaicae* S.) (Rivas-Martínez, 1987). De carácter húmedo-hiperhúmedo, está bien caracterizada en su etapa sucesional por pionales de *Cytisus scoparius*, *Cytisus striatus* y *Genista florida* subsp. *polygaliphylla* (*Genistion floridae*) y, después de estos, por brezales de *Erica australis* subsp. *aragonensis* con *Pterospartium tridentatum* (*Ericenion aragonensis*) (García y Jiménez,

2009); como etapas poco evolucionadas de esta sucesión encontramos pastizales vivaces (*Festuco-Brometea*) con *Bromus mollis* y *Festuca rubra*.

La vegetación que rodea la zona experimental comprende bosques de *Quercus pyrenaica*, restos de matorrales naturales (*Genista florida*, *Cytisus scoparius*) y una compleja matriz de pastizales de anuales dominados por *Bromus hordeaceus* y *Vulpia myuros*, con otras especies características como *Agrostis castellana*, *Arenaria erinacea* y *A. montana* (Alday *et al.*, 2011a).

En la mina de Muñeca se seleccionó una ladera con 22-25° de pendiente, de unas 0,5 ha, orientada al norte, con altitud media de 1214 m, con signos de erosión laminar y uso ganadero (ovejas; carga media-baja), dominada por comunidades de pastizal, y que fue restaurada en noviembre de 2006. Según la información facilitada por la empresa UMINSA (Unión Minera del Norte, S.A.), la restauración consistió en el rellenado del hueco minero con estériles procedentes de otras explotaciones de carbón cercanas hasta alcanzar el nivel del terreno original. Posteriormente, el estéril se recubrió con unos 30 cm de tierra vegetal, que se enmendó con estiércol de vacuno (30 t/ha) y fertilizante N:P:K (8:15:15; 150 kg/ha). Por último, se hidrosebró con una mezcla comercial de gramíneas y leguminosas herbáceas (210 kg/ha) compuesta por: *Festuca* spp., *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus* y *T. repens* en las proporciones 9:2:2:2:1:1:1.

3.2.- Diseño experimental y muestreo de vegetación

En dicha ladera, la empresa UMINSA procedió, en febrero del 2008, a la exclusión de los herbívoros (ovejas, ciervos y corzos mayoritariamente) en una superficie de 50x50 m que fue vallada, con valla galvanizada hasta una altura de 2 m (parte derecha de la Fig. 3). Justo al lado de la zona vallada se delimitó otra, de las mismas dimensiones, sin exclusión de grandes herbívoros (parte izquierda de la Fig. 3). Dentro de cada zona, se establecieron, en junio de 2010, cinco parcelas de muestreo rectangulares, paralelas a la línea de pendiente (F1-F5 en la zona sin vallar y D1-D5 en la zona vallada; Fig. 3), y en cada una de ellas se muestreó la vegetación en 10 inventarios de 50x50 cm de lado, como en estudios previos realizados en minas cercanas (González-Alday *et al.*, 2008; Alday *et al.*, 2010, 2011b, 2012).

En cada inventario de vegetación se tomó nota de los siguientes datos: porcentaje de suelo descubierto; porcentaje de suelo cubierto por piedras; cobertura en proyección vertical de cada una de las especies encontradas; y cobertura de briofitos, como evidencia de mayor humedad ambiental. Las especies encontradas en los muestreos se identificaron "*in situ*" siempre que fue posible. De las especies desconocidas o dudosas se recogieron ejemplares que fueron identificados posteriormente en el laboratorio, mediante el empleo de claves botánicas; principalmente con las Claves Ilustradas de Flora del País Vasco y territorios

limítrofes (Aizpuru *et al.*, 2007), *Flora Iberica* (Castroviejo *et al.*, 1986-2011) y *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1968-1980 y 1993). Para la denominación de las especies se sigue la nomenclatura de *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1968-1980 y 1993).

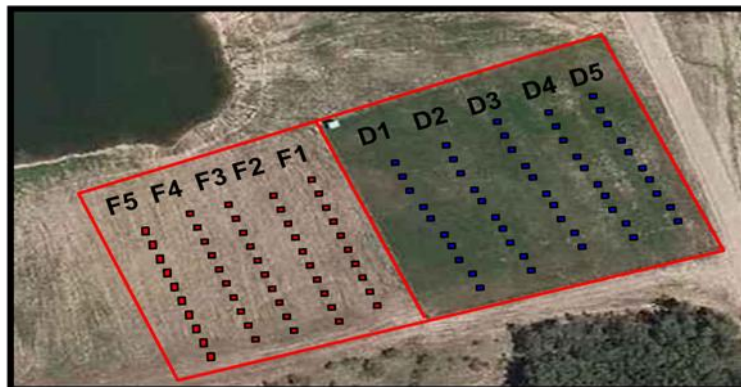


Figura 3: Ubicación de los 10 inventarios de 0,25 m² en cada una de las 10 parcelas de muestreo, distribuidas cinco en la zona vallada (en color azul, D1-D5) y cinco en la no vallada (en rojo, F1-F5).

Dentro de cada uno de los inventarios de vegetación, de 50x50 cm, se cortó manualmente, a ras del suelo, toda la biomasa aérea presente en un cuadrado de 20x20 cm, seleccionado aleatoriamente. La biomasa recogida se guardó en bolsas de plástico con cierre hermético. En el laboratorio, la biomasa se dividió en cuatro grupos taxonómicos: Asteraceae, Fabaceae, Poaceae y "otras" para el resto de las familias, ya que estudios previos en la cuenca carbonífera "Guardo-Cervera" habían puesto de manifiesto que éstos eran los grupos taxonómicos más frecuentes y abundantes en las comunidades de plantas sobre escombreras de carbón (González-Alday y Martínez-Ruiz, 2007). Posteriormente, las muestras separadas se secaron en una estufa de aire forzado a 80 °C durante 24 horas, hasta obtener un peso constante, y se pesaron en una balanza de precisión.

3.3.- Muestreo de suelos y análisis físico-químico

Simultáneamente al muestreo de vegetación se iban tomando las submuestras de suelo, una junto a cada inventario de vegetación. Para ello, se usó una azada, y se cabó hasta aproximadamente unos 10 cm (profundidad aproximada de aparición de los estériles), una vez eliminada la vegetación presente. Las 10 submuestras de suelo recogidas por parcela se mezclaron para ser analizadas posteriormente como una única muestra. Por tanto, se analizaron un total de 10 muestras de suelo (una por parcela de muestreo; cinco por zona).

Los análisis edáficos fueron realizados por personal del Centro Tecnológico Agrario y Alimentario (Itagra, ct), tras secar las muestras edáficas al aire y cribarlas (≤ 2 mm). La textura (% de arena, arcilla y limo) se analizó por el método del densímetro de Bouyoucos (Day, 1965), la materia orgánica total (MOT) por el método de oxidación del k-dicromato

(Walkley, 1947), la materia orgánica oxidable (MOX) por el método de Volumetría Redox, el pH y la conductividad eléctrica (CE) usando un conductímetro en una suspensión 1:2,5 de agua desionizada (Allen, 1989), el nitrógeno total mediante el método Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982), el fósforo (P) disponible por el método Olsen (Olsen y Sommers, 1982), el potasio intercambiable (K^+) por espectroscopía de absorción atómica (K^+) tras extracción con acetato amónico 1 N (pH 7) (Allen, 1989), y la concentración de los cationes de cambio (Ca^{2+} , Na^+ y Mg^{2+}) mediante los métodos descritos por el MAPA (1994).

3.4.- Tratamiento de los datos

Caracterización del suelo y la vegetación en las comunidades con y sin pastoreo

Las diferencias en los parámetros físico-químicos del suelo y variables de estructura de la vegetación, entre ambas comunidades, se analizaron mediante contrastes de hipótesis de igualdad de medias, siendo $n=5$ en ambas comunidades. Se empleó el estadígrafo de contraste t de Student para aquellas variables que cumplían las asunciones de normalidad y homocedasticidad, y la U de Mann-Whitney para aquellas que no las cumplían, ni siquiera una vez transformados los datos (se probaron numerosas transformaciones sin buen resultado).

Las variables que cumplían las asunciones de normalidad y homocedasticidad fueron: contenido de arena y limo; pH; conductividad eléctrica; K^+ ; Na^+ ; diversidad de Shannon (H'); diversidad beta ($H'\beta$), medida utilizando la generalización de la fórmula de Margalef (1972); equitatividad (E); riqueza total (S) y de Poaceae, Asteraceae, otras familias, herbáceas anuales, hemicriptófitos, terófitos y especies anemócoras; biomasa total y de Poaceae, Fabaceae y otras familias; cobertura de briofitos, Fabaceae, otras familias, herbáceas anuales y perennes, hemicriptófitos, terófitos, y especies anemócoras, barócoras y endozoócoras; y altura máxima de la vegetación. Para el resto de variables se empleó estadística no paramétrica.

Para la verificación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad se utilizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente (Guisande *et al.*, 2011). El paquete estadístico utilizado fue el programa STATISTICA 6.0.

Composición florística y variables edáficas

Para los análisis de ordenación se trabajó con una matriz de abundancias de especies calculadas como el valor medio de la cobertura de cada especie en los diez inventarios de vegetación muestreados por parcela.

La técnica de ordenación DCA (Detrended Correspondence Analysis), aplicada a la matriz de abundancias de las especies, se empleó únicamente para obtener la estimación de la longitud de los gradientes de los ejes en unidades de desviación estándar (SD) del

recambio de especies, lo que, junto con el porcentaje de ceros en la matriz de abundancias, permite tomar la decisión sobre si es adecuada una aproximación lineal o unimodal al análisis de los datos, tanto de composición florística por sí sola, como para describir, posteriormente, la relación entre ésta y las variables edáficas (Ter Braak y Prentice, 1988; Ter Braak y Šmilauer, 2002).

Una vez comprobado que la aproximación unimodal era la adecuada (longitud de gradiente del primer eje de 1,536 SD pero alto porcentaje de ceros en la matriz de abundancias de las especies), se eligió el análisis indirecto de tipo CA (Correspondence Analysis) para ordenar las parcelas de muestreo de vegetación en función de su composición florística, porque permitía una mejor visualización de los resultados.

Tras proceder a la interpretación indirecta de los ejes de ordenación (Okland, 1999), el ranking de influencia de las variables edáficas sobre las diferencias en composición florística entre zonas con y sin pastoreo, se evaluó mediante un proceso de "forward selection" aplicado en el análisis directo de tipo CCA (Canonical Correspondence Analysis). El test de Montecarlo se usó para evaluar la significación de las variables seleccionadas y del modelo en su conjunto, con 499 permutaciones (Legendre y Legendre, 1998). En todos los test de permutaciones se usó una estructura de permutaciones no restringida. Este proceso se combinó con un análisis de correlación de las variables edáficas para eliminar previamente aquellas que fueran altamente colineales.

Puesto que el análisis CCA no da buenos resultados cuando el número de variables ambientales analizadas supera al de muestras menos uno (en este caso muestras $(n)=$ parcelas de muestreo, siendo $n=10$), hubo que reducir el número de variables edáficas a introducir en el modelo, que inicialmente eran 13, hasta $n-1$ por lo menos (Ter Braak y Šmilauer, 2002). Para ello se calculó previamente la correlación entre las variables edáficas. Se observó una correlación lineal positiva altamente significativa ($p<0,01$) entre el fósforo asimilable (P), la materia orgánica oxidable (MOX) y el nitrógeno total (NT) con la materia orgánica total (MOT), por lo que se decidió incluir en el modelo únicamente esta última, ya que los valores de las otras tres variables se explicarían por los cambios en ella. Tanto la arcilla (%) como el limo (%) se correlacionaban negativamente ($p<0,01$) con la arena (%) por lo también fueron excluidas del modelo, incorporando al mismo únicamente la arena. De este modo se redujo el número de variables edáficas de 13 a 8, siendo el modelo significativo con el test de Montecarlo.

Los análisis de ordenación se realizaron con el programa CANOCO para Windows versión 4.5 (Ter Braak y Šmilauer, 2002), con la configuración predeterminada y los datos de las especies sin transformar. El análisis de correlación entre las variables edáficas se realizó con el programa STATISTICA 6.0, haciendo uso del coeficiente de correlación de Pearson.

Respuesta individual de las especies a las diferencias edáficas

El patrón de respuesta de las especies individuales frente al gradiente asociado al CCA1, así como frente a los valores concretos de diferentes variables edáficas, se modelizó utilizando los modelos de HOF (Huisman *et al.*, 1993). Se trata de una clasificación jerárquica de cinco modelos de respuesta, ordenados en sentido creciente de complejidad: 1) modelo I, sin tendencia por parte de las especies; 2) modelo II, tendencia creciente o decreciente ininterrumpida; 3) modelo III, tendencia creciente o decreciente por debajo de una respuesta máxima asintótica; 4) modelo IV, respuesta unimodal simétrica; y 5) modelo V, respuesta unimodal asimétrica. El estadístico AIC (Akaike Information Criterion); (Akaike, 1973) se utilizó para seleccionar el modelo más apropiado de respuesta de cada especie (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004), teniendo en cuenta que menores valores del AIC indican un mejor modelo. Únicamente pudo modelizarse la respuesta de las especies presentes en el 100% de las parcelas de estudio. En cuanto a las variables edáficas respecto a las que se modelizó, fueron aquellas que mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades con y sin pastoreo. No obstante, como la respuesta de las especies respecto a la materia orgánica oxidable, el nitrógeno total, el calcio, el magnesio y el fósforo, fue la misma que para la materia orgánica total, sólo se modelizó respecto a esta última. Por tanto, se modelizó respecto a la materia orgánica total (MOT), el potasio (K), los porcentajes de arena (Are) y Arcilla (Arc), y la conductividad eléctrica (CE).

Los Modelos de HOF se realizaron usando el paquete GRAVY (Oksanen y Minchin, 2002; Oksanen, 2004) en el entorno del software R (versión 2.2.0; Venables *et al.*, 2005). La parte gráfica fue desarrollada con el programa Microsoft Office Excel 2003.

4.- RESULTADOS

4.1.- Parámetros edáficos en comunidades con y sin pastoreo

Se han encontrado diferencias estadísticamente significativas, entre los suelos de las comunidades con y sin pastoreo, para dos de las tres variables físicas consideradas. En concreto, el contenido de arena fue significativamente mayor en la comunidad con pastoreo ($59,88 \pm 0,87$ vs $53,28 \pm 1,38\%$), y el contenido de arcilla en la comunidad sin pastoreo ($25,00 \pm 0,24$ vs $31,20 \pm 1,54\%$). No se han encontrado diferencias para el contenido de limo entre los suelos de ambas comunidades ($15,12 \pm 0,77$ vs $16,32 \pm 0,58\%$) (Tabla 1).

También se han encontrado diferencias estadísticamente significativas, entre los suelos de las comunidades con y sin pastoreo, para siete de las diez variables químicas analizadas (Tabla 1). Los valores más altos siempre se registraron en los suelos de la comunidad sin pastoreo, en concreto: la conductividad eléctrica fue 2 veces más alta, el potasio 1,49 veces

más alto, el calcio 1,43 veces más alto, el fósforo y la materia orgánica total 2,46 veces más altos, la materia orgánica oxidable 2,44 veces más alta y el nitrógeno total 2,13 veces más alto). Las tres variables químicas que no difieren significativamente entre los suelos de ambas comunidades fueron: pH, sodio y magnesio.

Tabla 1. Valor medio y error estándar (SE) de cada variable edáfica en cada comunidad (con y sin pastoreo), y significación estadística (** p<0,01; * p<0,05; n.s. = no significativo).

Variable	Con pastoreo (media ±SE)	Sin pastoreo (media ±SE)	Significación
Arena (%)	59,88±0,87	53,28±1,38	**
Arcilla (%)	25,00±0,24	31,20±1,54	**
Limo (%)	15,12±0,77	16,32±0,58	n.s.
pH	7,11±0,02	7,14±0,04	n.s.
Conductividad eléctrica (mS/cm)	0,07±0,01	0,14±0,01	**
K ⁺ (ppm)	139,80±10,42	208,40±8,96	**
Mg ²⁺ (meq/100g)	1,40±0,09	1,84±0,17	*
Na ⁺ (meq/100g)	0,15±0,01	0,17±0,02	n.s.
Ca ²⁺ (meq/100g)	9,40±0,23	13,42±1,34	**
Materia orgánica total (%)	1,86±0,07	4,58±0,79	**
Materia orgánica oxidable (%)	1,60±0,079	3,90±0,78	**
Nitrógeno Total (%)	0,15±0,01	0,32±0,05	**
P (ppm)	13,86±0,82	34,04±7,49	**

4.2.- Parámetros estructurales de la vegetación en zonas con y sin pastoreo

No se han encontrado diferencias estadísticamente significativas ni en la diversidad ni en sus componentes entre las comunidades con y sin pastoreo (Tabla 2). Tampoco se han encontrado diferencias, entre comunidades, en el porcentaje de suelo cubierto por rocas o briófitos, pero sí en la cobertura y biomasa vegetal totales, en el porcentaje de suelo descubierto y en la altura máxima de la vegetación, siendo siempre los valores más altos en la comunidad sin pastoreo, excepto para el porcentaje de suelo descubierto que guarda una relación inversa con la cobertura vegetal. En concreto, la cobertura total fue 1,92 veces más alta en la comunidad sin pastoreo, la biomasa total 2,4 veces más alta, la altura máxima 2,46 veces más alta, mientras que el porcentaje de suelo descubierto fue 6,66 veces más alto en la comunidad con pastoreo.

Al diferenciar grupos taxonómicos, tanto en cobertura como en biomasa, también se encuentran diferencias entre comunidades, para todas las familias diferenciadas, excepto para el grupo Otras, siendo siempre los valores absolutos más altos en la comunidad sin pastoreo (Tabla 2). Poaceae y Fabaceae representan, en conjunto, el 95,07% y el 90,76% de la cobertura total, y el 97,82% y el 93,99% de la biomasa total, en las comunidades con y sin pastoreo, respectivamente. Esto pone de manifiesto que se trata de las familias más abundantes, tanto en términos de cobertura como de biomasa en la zona de estudio. Sin embargo, mientras que en cobertura relativa tanto gramíneas (52,75 y 51,41%; con y sin pastoreo respectivamente) como leguminosas (42,32 y 39,35%; con y sin pastoreo

respectivamente) mantienen valores similares en ambas comunidades, en biomasa relativa las gramíneas parecen ser más abundantes sin pastoreo (57,17 vs 64,28%) y las leguminosas con pastoreo (40,66 vs 29,72%).

En términos de riqueza, no se encuentran diferencias significativas entre ambas comunidades para ningún grupo taxonómico diferenciado, y aunque Poaceae y Fabaceae siguen siendo las familias mejor representadas, en términos de riqueza, representan poco más de 50% del total de especies en cada comunidad (54,84 vs 52,00%, con y sin pastoreo respectivamente).

Tabla 2. Valor medio y error estándar (SE) de cada variable de vegetación en cada comunidad (con y sin pastoreo), y significación estadística (** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; n.s. = no significativo).

Variable	Con pastoreo (media \pm SE)	Sin pastoreo (media \pm SE)	Significación
H'γ	2,99 \pm 0,16	3,31 \pm 0,07	n.s.
H'β	0,62 \pm 0,10	0,60 \pm 0,05	n.s.
Riqueza	24,80 \pm 1,59	25,00 \pm 1,64	n.s.
Equitatividad	0,65 \pm 0,03	0,71 \pm 0,01	n.s.
Biomasa Total (g/m ²)	147,10 \pm 25,75	357,52 \pm 33,06	**
Cobertura Total (%)	48,27 \pm 8,81	92,74 \pm 2,97	**
Suelo descubierto (%)	58,30 \pm 4,12	8,76 \pm 1,97	**
Cobertura rocas (%)	0,02 \pm 0,02	0,22 \pm 0,14	n.s.
Cobertura de briofitos (%)	1,03 \pm 0,60	1,46 \pm 0,45	n.s.
Altura máxima (cm)	35,56 \pm 0,96	87,32 \pm 2,67	**
Cobertura Poaceae (%)	25,46 \pm 4,97	47,67 \pm 2,45	**
Cobertura Fabaceae (%)	20,43 \pm 4,02	36,49 \pm 3,49	**
Cobertura Asteraceae (%)	0,63 \pm 0,21	5,25 \pm 2,13	**
Cobertura Otras (%)	1,75 \pm 0,51	3,32 \pm 0,66	n.s.
Biomasa Poaceae (g/m ²)	84,09 \pm 15,25	229,80 \pm 23,85	**
Biomasa Fabaceae (g/m ²)	59,81 \pm 12,48	106,24 \pm 13,27	**
Biomasa Asteraceae (g/m ²)	1,01 \pm 0,76	17,04 \pm 11,66	*
Biomasa Otras (g/m ²)	2,19 \pm 0,75	4,44 \pm 0,74	n.s.
Riqueza Poaceae	8,60 \pm 0,24	8,00 \pm 0,32	n.s.
Riqueza Fabaceae	5,00 \pm 0,45	5,00 \pm 0,32	n.s.
Riqueza Asteraceae	3,60 \pm 1,08	4,20 \pm 0,37	n.s.
Riqueza Otras	7,60 \pm 1,40	7,80 \pm 0,97	n.s.
Cobertura Perennes (%)	39,18 \pm 8,81	80,92 \pm 4,16	**
Cobertura Anuales (%)	9,07 \pm 1,59	11,81 \pm 1,98	n.s.
Riqueza Perennes	9,80 \pm 0,49	11,40 \pm 0,40	n.s.
Riqueza Anuales	14,40 \pm 1,94	13,60 \pm 1,36	n.s.
Cobertura de Hemicriptófitos (%)	39,26 \pm 8,65	82,10 \pm 3,80	**
Cobertura Terófitos (%)	8,84 \pm 1,53	10,47 \pm 1,59	n.s.
Cobertura Caméfito (%)	0,11 \pm 0,10	0,17 \pm 0,17	n.s.
Riqueza Hemicriptófitos	10,20 \pm 0,58	13,40 \pm 0,68	**
Riqueza Terófitos	13,40 \pm 1,69	11,40 \pm 1,12	n.s.
Riqueza Caméfito	0,40 \pm 0,24	0,20 \pm 0,20	n.s.
Cobertura Anemócoras (%)	9,25 \pm 2,13	20,12 \pm 2,25	**
Cobertura Autócoras (%)	0,11 \pm 0,03	1,00 \pm 0,42	*
Cobertura Barócoras (%)	0,30 \pm 0,10	0,45 \pm 0,15	n.s.
Cobertura Endozoocoras (%)	2,15 \pm 0,61	2,83 \pm 0,93	n.s.
Cobertura Ectozoocoras (%)	0,19 \pm 0,14	0,53 \pm 0,25	n.s.
Riqueza Anemócoras	10,60 \pm 1,40	11,20 \pm 1,07	n.s.
Riqueza Autocoras	1,40 \pm 0,24	1,60 \pm 0,40	n.s.
Riqueza Barocoras	1,40 \pm 0,24	1,60 \pm 0,24	n.s.
Riqueza Endozoocoras	3,00 \pm 0,00	1,60 \pm 0,40	**
Riqueza Ectozoocoras	1,60 \pm 0,51	1,40 \pm 0,51	n.s.

Al clasificar las especies por su ciclo de vida, se detecta la ausencia de leñosas en la comunidad sin pastoreo. Aunque ambas comunidades no difieren en la riqueza de

herbáceas anuales, ni en la de perennes, la cobertura absoluta de herbáceas perennes se duplica en la comunidad sin pastoreo.

De las seis formas de vida descritas por Raunkiaer, en este estudio sólo se han encontrado cuatro (Terófitos, Hemicriptófitos, Caméfitos y Fanerófitos). Ningún Fanerófito se observó en la zona sin pastoreo. Caméfitos y Terófitos no difieren entre comunidades, ni en términos de riqueza ni de cobertura. Sólo se han encontrado diferencias estadísticamente significativas en la riqueza y cobertura de Hemicriptófitos entre ambas comunidades, siendo mayor su abundancia en la comunidad sin pastoreo (2,06 y 1,31 veces mayor, para cobertura y riqueza respectivamente).

En cuanto a los mecanismos de dispersión, sólo se han encontrado diferencias estadísticamente significativas entre ambas comunidades para la cobertura de especies anemócoras y autócoras y para riqueza de especies endozoócoras, las dos primeras son más altas en la comunidad sin pastoreo (2,18 y 9,09 veces más altas, respectivamente) y la riqueza de endozoócoras es más alta en la comunidad con pastoreo, concretamente 1,88 veces más alta.

En resumen, se evaluaron 42 parámetros estructurales de la vegetación (4 de diversidad, 6 de biomasa y cobertura totales, 12 de grupos taxonómicos, 4 de ciclos de vida, 6 de formas de vida y 10 de formas de dispersión), mostrando 15 de ellos diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades con y sin pastoreo. Así la comunidad pastoreada presentó mayor porcentaje de suelo descubierto y riqueza de especies endozoócoras, y menores valores de los siguientes parámetros: altura máxima de la vegetación; biomasa y cobertura totales; cobertura y biomasa de Poaceae, Fabaceae y Asteraceae; cobertura de Perennes; cobertura y riqueza de Hemicriptófitos; y cobertura de especies Anemócoras y Autócoras.

4.3.- Composición florística y variables edáficas

El análisis CA aplicado al conjunto de los datos muestra una ordenación, de las parcelas y especies a lo largo del primer eje, situándose las parcelas con herbivoría (F1-F5) en el extremo positivo del mismo y las parcelas con exclusión de herbívoros (D1-D5) en el negativo (Fig. 4). Los autovalores correspondientes a los cuatro primeros ejes son: $\lambda_1=0,293$; $\lambda_2=0,137$; $\lambda_3=0,082$; y $\lambda_4=0,054$.

Estos resultados muestran, por tanto, claras diferencias en composición florística entre la comunidad pastoreada y la no pastoreada. En concreto, ambas comunidades presentan un elevado número de especies exclusivas: 21,82% y 25,45%, con y sin pastoreo respectivamente (Tabla 3). No obstante, todas las especies exclusivas de la comunidad con pastoreo muestran coberturas inferiores al 0,5%; excepto *Vulpia bromoides*, cuya cobertura es del 3,2%.

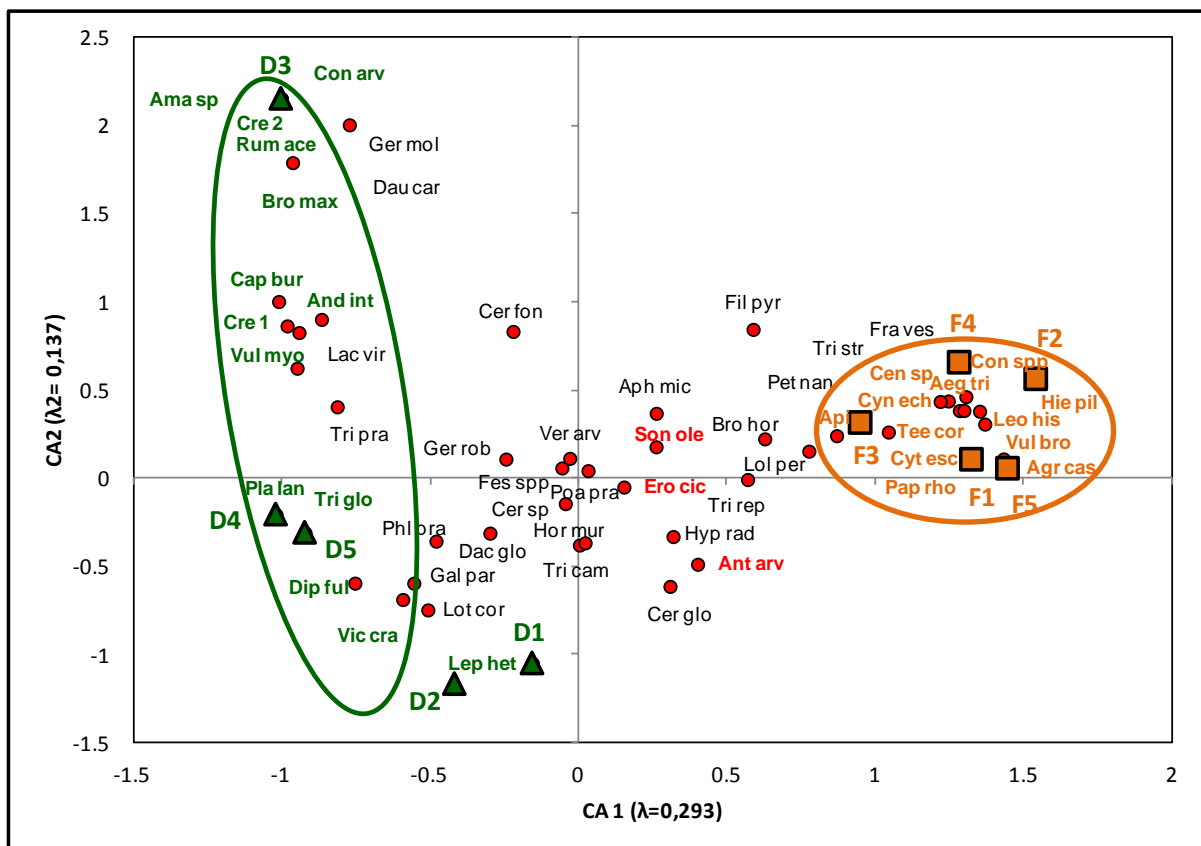


Figura 4. Primer plano factorial del análisis CA en el que se ordenan todas las parcelas de muestreo de acuerdo con su composición florística. D1-D5: parcelas sin pastoreo; F1-F5: parcelas con pastoreo. Para la identificación de las especies véanse las Tablas 3 y 4. Las especies marcadas en naranja son exclusivas de la comunidad pastoreada, las marcadas en verde exclusivas de la no pastoreada y el resto comunes a ambas, aunque las tres marcadas en rojo muestran abundancias similares en ambas comunidades.

Aunque el 52,73% de las especies son comunes a ambas comunidades (Tabla 4), muchas difieren en la cobertura que presentan en cada una de ellas. Así, el 27,59% de las especies comunes alcanzan mayor cobertura en la comunidad con pastoreo, siendo la más abundante *Trifolium repens* con una cobertura del 17,44%, mientras que el 62,07% de las especies comunes muestran mayor cobertura en la comunidad sin pastoreo, destacando *Festuca spp.*, *Dactylis glomerata* y *Lotus corniculatus* con coberturas superiores al 11%. Sólo el 10,34% de las especies comunes muestran coberturas similares en ambas comunidades.

Tabla 3. Cobertura, frecuencia, familia, ciclo de vida, forma de vida y mecanismo de dispersión de las especies que aparecen de manera exclusiva en cada comunidad (con y sin pastoreo), identificadas con las tres primeras letras del nombre genérico y las tres del específico. Abreviaturas de familias: A = Asteraceae, F = Fabaceae, O = Otras, P = Poaceae. Abreviaturas del ciclo de vida: A = herbácea anual, P = herbácea perenne, L = leñosa. Abreviaturas de la forma de vida: C = Camefito, F = Fanerófito, H = Hemicriptófito, T = Terófito. Abreviaturas de mecanismo de dispersión: a = anemócora, au = autócora, b = barócora, ec = ectozoocora, en = endozoocora.

Especies Exclusivas	Código	Especie	Cobertura (%)	Frecuencia (%)	Familia	Ciclo Vida	Formas Raunkier	Formas Dispersión
Con Pastoreo	Aeg tri	<i>Aegilops triuncialis</i>	0,340	100	P	A	T	a
	Api	<i>Apiaceae</i>	0,002	20	O	L		ec
	Cen sp	<i>Centaurea</i> sp.	0,040	20	A	P		ec
	Con spp	<i>Conyza</i> spp.	0,022	20	A	A	T	a
	Cyn ech	<i>Cynosurus echinatus</i>	0,124	60	P	A	T	a
	Cyt sco	<i>Cytisus scoparius</i>	0,022	40	F	L	F	au
	Agr cas	<i>Agrostis castellana</i>	0,120	20	P	P	H	a
	Hie pil	<i>Hieracium pilosella</i>	0,040	40	A	P	H	a
	Leo his	<i>Leontodon hispidus</i>	0,100	40	A	P	H	a
	Pap rho	<i>Papaver rhoeas</i>	0,002	20	O	A	T	a
	Tee cor	<i>Teesdalia coronopifolia</i>	0,008	40	O	A	T	b
Vul bro	<i>Vulpia bromoides</i>	3,172	100	P	A	T	a	
Sin pastoreo	Ama sp	<i>Amaranthaceae</i> sp.	0,002	20	O	A	T	a
	And int	<i>Andryala integrifolia</i>	0,262	60	A	P	H	a
	Bro max	<i>Bromus maximus</i>	0,060	20	P	A	T	a
	Cap bur	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0,082	40	O	A	T	a
	Dip ful	<i>Dipsacus fullonum</i>	0,120	40	O	A	H	b
	Con arv	<i>Convolvulus arvensis</i>	0,080	20	O	P	H	b
	Cre1	<i>Crepis</i> sp.	0,600	60	A	A	H	a
	Cre2	<i>Crepis</i> sp.	0,160	20	A	P	T	a
	Lep het	<i>Lepidium heterophyllum</i>	0,100	20	O	P	H	a
	Pla lan	<i>Plantago lanceolata</i>	0,180	20	O	P	H	a
	Rum ace	<i>Rumex acetosella</i>	0,120	20	O	P	H	a
	Tri glo	<i>Trifolium glomeratum</i>	0,020	20	F	A	T	en
	Vic cra	<i>Vicia cracca</i>	0,520	60	F	P	H	au
	Vul myo	<i>Vulpia myuros</i>	0,580	80	P	A	T	a

Tabla 4. Cobertura, frecuencia, familia, ciclo de vida, forma de vida y mecanismo de dispersión de las especies comunes a ambas comunidades (con y sin pastoreo), identificadas con las tres primeras letras del nombre genérico y las tres del específico. Para las abreviaturas ver Tabla 3.

Especies Comunes	Código	Especie	Cobertura (%)		Frecuencia (%)		Familia	Ciclo Vida	Formas Raunkier	Formas Dispersión
			Con pastoreo	Sin pastoreo	Con pastoreo	Sin pastoreo				
Más abundantes con pastoreo	Aph mic	<i>Aphanes microcarpa</i>	0,296	0,248	100	100	O	A	T	b
	Bro hor	<i>Bromus horderaceus</i>	1,168	0,524	100	100	P	A	T	a
	Fil pyr	<i>Filago pyramidata</i>	0,106	0,060	80	40	A	A	T	a
	Fra ves	<i>Fragaria vesca</i>	0,028	0,002	100	20	O	P	H	en
	Lol per	<i>Lolium perenne</i>	3,548	1,464	100	100	P	P	H	h
	Pet nan	<i>Petrorhagia nantevilli</i>	0,426	0,122	100	60	O	A	T	
	Tri rep	<i>Trifolium repens</i>	17,440	11,900	100	100	F	P	H	h
	Tri str	<i>Trifolium striatum</i>	0,902	0,060	100	20	F	A	T	en
Más abundantes sin pastoreo	Cer fon	<i>Cerastium fontanum</i>	0,184	0,460	40	60	O	A	H	a
	Cer glo	<i>Cerastium glomeratum</i>	0,356	0,520	40	20	O	A	T	a
	Cer sp	<i>Cerastium sp.</i>	0,106	0,166	40	20	O	P	C	a
	Dau car	<i>Daucus carota</i>	0,004	0,282	40	60	O	A	H	ec
	Dac glo	<i>Dactylis glomerata</i>	2,744	11,440	100	100	P	P	H	a
	Fes spp	<i>Festuca spp.</i>	9,100	19,760	100	100	P	P	H	h
	Gal par	<i>Galium parisiense</i>	0,002	0,040	20	40	O	A	T	ec
	Ger mol	<i>Geranium molle</i>	0,024	0,240	40	20	O	A	T	au
	Ger rob	<i>Geranium robertianum</i>	0,062	0,240	60	80	O	A	T	au
	Hyp rad	<i>Hypochoeris radicata</i>	0,160	0,200	40	80	A	P	H	a
	Hor mur	<i>Hordeum murinum</i>	0,240	0,522	60	100	P	A	T	a
	Lac vir	<i>Lactuca virosa</i>	0,060	3,866	40	100	A	A	T	a
	Lot cor	<i>Lotus corniculatus</i>	0,388	11,828	100	100	F	P	H	h
	Phl pra	<i>Phleum pratense</i>	0,224	5,042	20	100	P	P	H	h
	Poa pra	<i>Poa pratensis</i>	4,680	8,280	100	100	P	P	H	h
	Tri cam	<i>Trifolium campestre</i>	1,216	2,744	100	100	F	A	T	en
Tri pra	<i>Trifolium pratense</i>	0,460	9,420	60	100	F	P	H	h	
Ver arv	<i>Veronica arvensis</i>	0,210	0,278	80	100	O	A	T	a	
Indistinto	Ant arv	<i>Anthemis arvensis</i>	0,062		60	40	A	A	T	a
	Ero cic	<i>Erodium cicutarium</i>	0,040		20	20	O	A	T	ec
	Son ole	<i>Sonchus oleraceus</i>	0,040		20	20	A	A	H	a

El procedimiento de “forward selection” aplicado al análisis CCA permitió identificar tres parámetros químicos del suelo, de entre los ocho parámetros edáficos incluidos en el análisis, como los principales responsables de las diferencias en composición florística entre las comunidades con y sin pastoreo (Tabla 5). Los parámetros edáficos significativos fueron: materia orgánica total (MOT) y K y Mg intercambiables, y alcanzaron valores más altos en la comunidad sin pastoreo (hacia el extremo izquierdo del eje 1 del CCA; Fig. 5).

Los dos primeros ejes del CCA explicaron el 63,9% de la varianza. Los autovalores para los dos primeros ejes fueron, respectivamente: $\lambda_1=0,293$ y $\lambda_2=0,137$; y el modelo fue

significativo de acuerdo con el test de Monte Carlo usando 499 permutaciones, tanto para el primer eje ($F=0,714$; $p = 0,006$) como para el conjunto de ejes ($F=2,763$; $p = 0,016$).

Tabla 5. Orden e importancia en que las variables edáficas influyen en las diferencias en composición florística, entre comunidades con y sin pastoreo, tras el proceso de “forward selection” aplicado en el CCA.

Variable	F	p	Variabilidad Explicada (%)
MOT (%)	3,96	0,002	23
K (ppm)	1,98	0,038	11
Mg (meq/100g)	2,15	0,034	9
Na (meq/100g)	1,91	0,056	8
CE (mS/cm)	1,60	0,166	5
pH	1,23	0,378	4
Arena (%)	0,96	0,496	4
Ca (meq/100g)	1,20	0,416	3

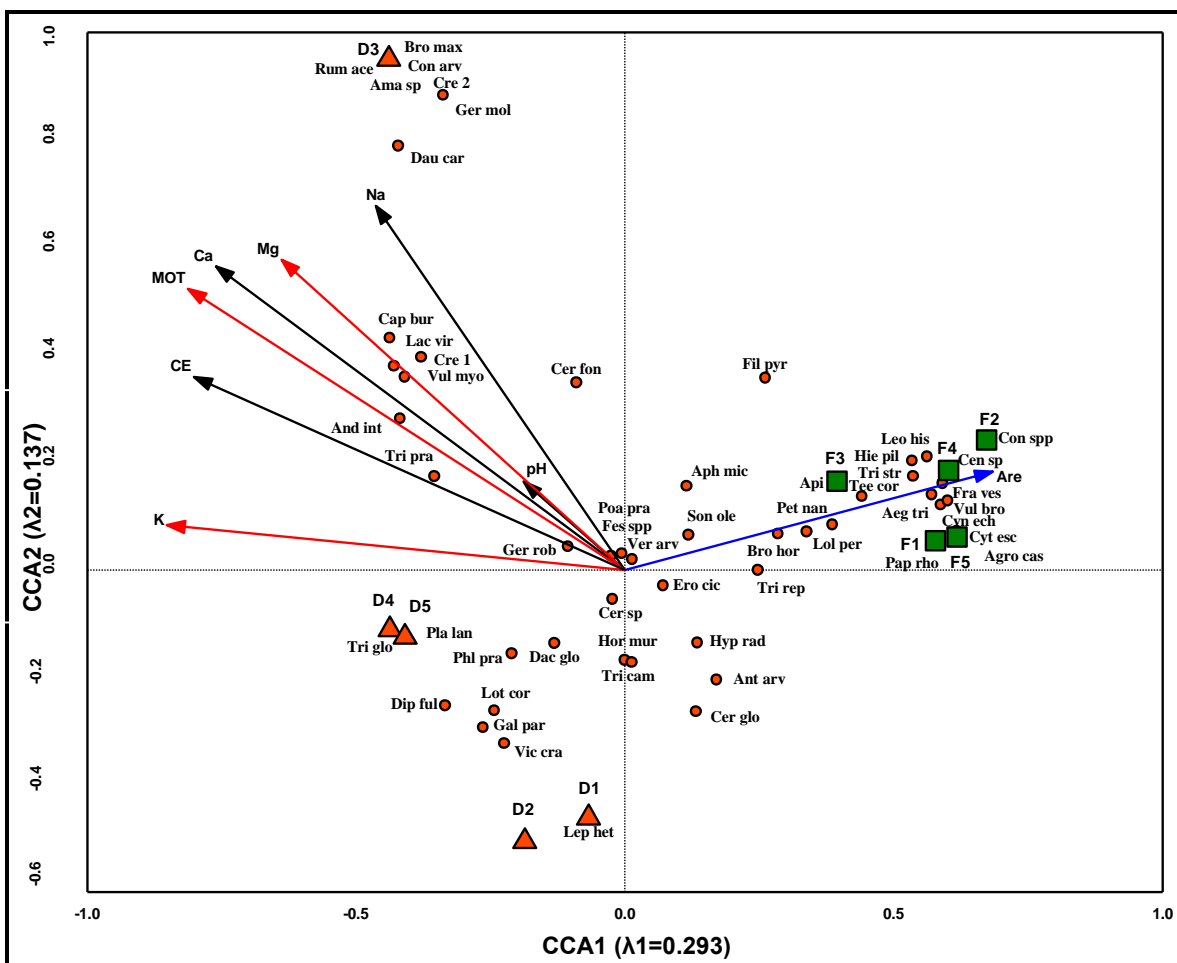


Figura 5. Triplot especies-parcelas-variables edáficas del análisis CCA de la zona de estudio. Marcadas con vectores en rojo las tres variables químicas significativas, y en azul, la única variable física incluida en el modelo. D1-D5: parcelas sin pastoreo; F1-F5: parcelas con pastoreo. Para la identificación de las abreviaturas de las especies ver tablas 3 y 4. Para la identificación de las abreviaturas de las variables edáficas ver Tabla 5.

4.4.- Respuesta de especies individuales a las diferencias edáficas

La respuesta individual de las especies a lo largo del gradiente asociado al CCA1 (Fig. 6) permite agrupar las especies en cuatro grupos. El primero incluye tres especies que muestran modelo I de HOF (*Aphanes microcarpa*, *Bromus hordeaceus* y *Trifolium campestre*); se trata de especies cuya cobertura permanece constante a lo largo de dicho gradiente (igualmente abundantes en las comunidades con y sin pastoreo) y que no aparecen representadas en la figura 6. El segundo grupo incluye tres especies que muestran modelo II de HOF con tendencia decreciente hacia el extremo derecho del CCA1, es decir, más abundantes en la comunidad sin pastoreo: *Festuca* spp., *Dactylis glomerata* y *Poa pratensis*. El tercer grupo incluye dos especies que muestran modelo II de HOF con tendencia creciente hacia el extremo derecho del CCA1, es decir, más abundantes en la comunidad con pastoreo: *Trifolium repens* y *Lolium perenne*. El cuarto grupo incluye únicamente a la especie *Lotus corniculatus* que muestra respuesta unimodal simétrica (modelo IV de HOF), con mayor cobertura en la zona media del gradiente definido por el CCA1.

Las especies igualmente abundantes a lo largo del gradiente definido por el CCA1 (modelo I) son terófitos, mientras que el resto son herbáceas perennes, con forma de vida hemicriptófito e hidrosembradas, a excepción de *Dactylis glomerata*. Todas las especies con mayor cobertura en la comunidad sin pastoreo son Poáceas (*Festuca* spp., *Dactylis glomerata* y *Poa pratensis*), mientras que entre las especies que aumentan su cobertura hacia la comunidad con pastoreo predominan dos Fabáceas: *Lotus corniculatus* en la parte media del gradiente y *Trifolium repens* al final. Parece existir, por tanto, un reemplazo en el grupo taxonómico que domina desde las Poáceas sin pastoreo hacia las Fabáceas con pastoreo.

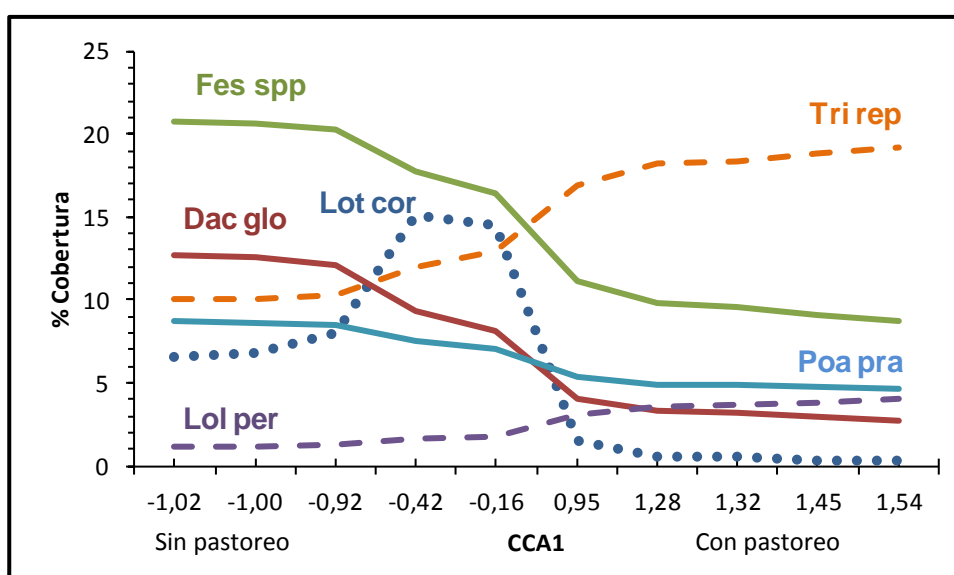


Figura 6. Curvas respuesta de las especies derivadas del análisis de los modelos de HOF respecto al gradiente asociado al eje 1 del CCA. Para la identificación de las especies ver Tabla 4.

Si en vez de modelizar la cobertura de las especies respecto a las coordenadas del CCA1 (Fig. 6) se hace respecto a los valores concretos de las variables edáficas (Fig. 7) cambian los patrones de respuesta de algunas de ellas. Así, respecto a la materia orgánica total del suelo (Fig. 7a), materia orgánica oxidable, nitrógeno total, calcio, magnesio y fósforo, las herbáceas anuales *Aphanes microcarpa*, *Bromus hordeaceus* siguen respondiendo al modelo I de HOF, junto con las herbáceas perennes hidrosebradas, *Lolium perenne* y *Poa pratensis*, que antes mostraban modelo II de HOF. Estas cuatro especies, no representadas en la figura 7a, no parecen ver modificada su cobertura al variar el contenido de dichos parámetros en el suelo. Las herbáceas hidrosebradas perennes *Festuca* spp. y *Trifolium repens* muestran el mismo patrón de respuesta que en la figura 6, disminuyendo y aumentando respectivamente su cobertura en las comunidades con pastoreo, al disminuir el contenido edáfico de dichos parámetros. Finalmente, la herbácea perenne *Lotus corniculatus* sigue manteniendo el mismo patrón de respuesta (modelo IV de HOF) con mayor cobertura al aumentar dichos parámetros edáficos hacia las comunidades sin pastoreo, mientras que la herbácea perenne *Dactylis glomerata* y la anual *Trifolium campestre* muestran ahora, también, respuesta unimodal simétrica (Modelo IV de HOF), con mayor cobertura en el extremo derecho del gradiente de la MOT, que se corresponde con la zona sin pastoreo.

Respecto al potasio, las especies las herbáceas anuales *Aphanes microcarpa*, *Bromus hordeaceus* siguen respondiendo al modelo I de HOF, junto con la herbácea perenne hidrosebrada *Poa pratensis* que antes mostraban modelo II de HOF aumentando su cobertura con pastoreo. Las herbáceas hidrosebradas perennes *Trifolium repens* y *Lolium perenne* muestran el mismo patrón de respuesta que en la figura 6, disminuyendo su cobertura en las comunidades sin pastoreo, al aumentar el K⁺ edáfico (Fig. 7b). Las herbáceas perennes *Festuca* spp. y *Dactylis glomerata* siguen aumentando su cobertura al aumentar el K⁺ edáfico hacia las zonas sin pastoreo. *Lotus corniculatus* sigue mostrando respuesta unimodal simétrica (Modelo IV de HOF), con mayor cobertura en el extremo derecho del gradiente de K⁺ edáfico, que se corresponde con la zona sin pastoreo, al igual que la anual *Trifolium campestre* que antes mostraba modelo I de HOF.

Respecto al porcentaje de arena (Fig. 7c), la herbácea anual *Aphanes macrocarpa* sigue respondiendo al modelo I de HOF, junto con las herbáceas perennes hidrosebradas *Lolium perenne* y *Trifolium repens* que antes mostraban modelo II de HOF, aumentando su cobertura en las zonas con pastoreo. *Festuca* spp., *Dactylis glomerata*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium campestre* y *Poa pratensis* muestran modelo II de HOF con tendencia decreciente al aumentar el contenido de arena en el suelo en la zona con pastoreo. Sólo *Bromus hordeaceus* que presenta modelo II de HOF con tendencia creciente, aumentando

levemente su cobertura al aumentar el contenido de arena en el suelo en las zonas con pastoreo.

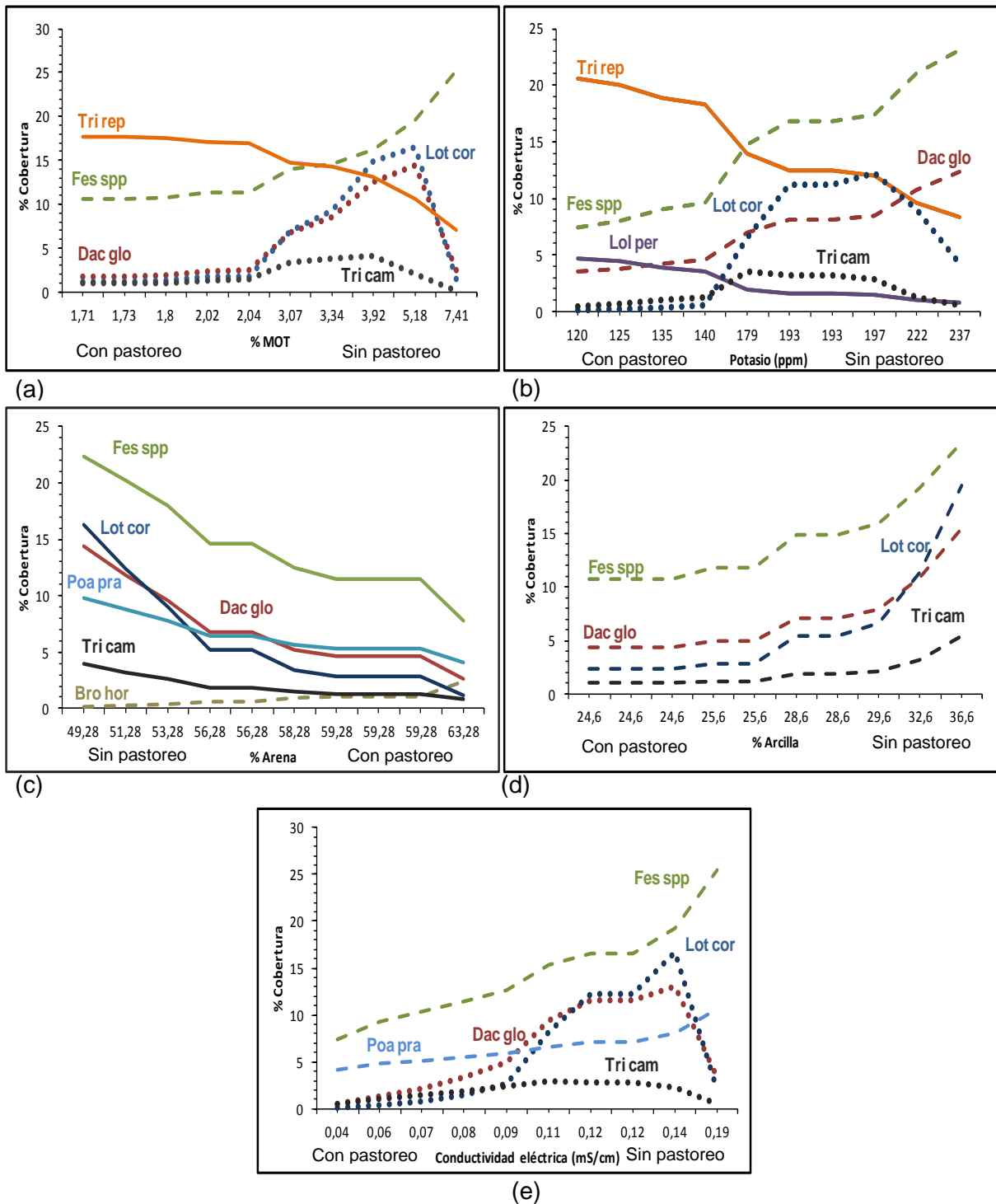


Figura 7. Curvas respuesta de las especies derivadas del análisis de los modelos de HOF respecto a los valores concretos de diferentes variables edáficas.

Respecto al contenido de arcilla (Fig. 7d), *Aphanes microcarpa*, *Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Bromus horderaceous* y *Poa pratensis* muestran modelo I de HOF,

mientras que el resto de especies (*Festuca* spp., *Dactylis glomerata*, *Lotus corniculatus* y *Trifolium campestre*) aumentan su cobertura al aumentar el contenido de arcilla del suelo, en las zonas sin pastoreo.

Finalmente, respecto a la conductividad eléctrica, las especies de herbáceas anuales *Aphanes microcarpa*, *Bromus hordeaceus* siguen respondiendo al modelo I de HOF, junto con las herbáceas perennes hidrosebradas *Lolium Perenne* y *Trifolium repens*. Las herbáceas hidrosebradas perennes *Festuca* spp. y *Poa pratensis* muestran el mismo patrón de respuesta que en la figura 6, disminuyendo y aumentando respectivamente su cobertura en las comunidades con pastoreo, al disminuir el contenido edáfico de dichos parámetros (Fig. 7e). Finalmente, la herbácea perenne *Lotus corniculatus* sigue manteniendo el mismo patrón de respuesta (modelo IV de HOF) con mayor cobertura al aumentar la conductividad eléctrica hacia las comunidades sin pastoreo, mientras que la herbácea perenne *Dactylis glomerata* y la anual *Trifolium campestre* muestran ahora, también, respuesta unimodal simétrica (Modelo IV de HOF), con mayor cobertura en el extremo derecho del gradiente de la conductividad eléctrica, que se corresponde con la zona sin pastoreo.

En resumen, se modelizaron nueve especies, aquellas que estaban presentes en el 100% de las parcelas de estudio. *Aphanes microcarpa* fue la única especie cuya cobertura permaneció constante a lo largo de los gradientes considerados. La cobertura de *T. repens* disminuye al aumentar el porcentaje de MOT y K^+ en el suelo en la comunidad sin pastoreo. La cobertura de *Festuca* spp., *T. campestre*, *Dactylis glomerata* y *Lotus corniculatus* aumenta al aumentar el porcentaje de MOT, K^+ , arcilla y CE en el suelo, y al disminuir el porcentaje de arena en la comunidad sin pastoreo. La cobertura de *Poa pratensis* aumenta al aumentar la CE en el suelo, y al disminuir el porcentaje de arena en la comunidad sin pastoreo. La cobertura de *Lolium perenne* disminuye al aumentar el K^+ en el suelo en la comunidad sin pastoreo. La cobertura de *Bromus hordeaceus* aumenta al aumentar el % de arena en el suelo en la comunidad con pastoreo.

5.- DISCUSIÓN

5.1.- Influencia del pastoreo en el suelo

Los resultados muestran una clara influencia de la exclusión de grandes herbívoros en las propiedades edáficas, como ya se ha puesto de manifiesto en numerosos estudios (McIntosh y Allen 1998; Blanco, 2000; Hellström *et al.*, 2003; Milchunas 2006; Liu *et al.*, 2009; Denyer *et al.*, 2010; Martinsen *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2012; Ford *et al.*, 2012; Medina-Roldán *et al.*, 2012; Tanentzap y Coomes, 2012; Sedigheh *et al.*, 2012; Shang *et al.*, 2013).

En concreto, en el área de estudio, el pastoreo ha supuesto un incremento del porcentaje de arena y un descenso del porcentaje de arcilla de los suelos. Este resultado concuerda con el obtenido por Chen *et al.* (2012) en pastizales de suelos arenosos de Mongolia tras una exclusión de 12 años al pastoreo de bovinos, registrando un contenido mayor de partículas finas del suelo (limo+arcilla) y un menor contenido de elementos gruesos (arena) y densidad aparente en la zona sin pastoreo. La posible explicación está en la mayor biomasa aérea y cobertura vegetales registradas en la zona sin pastoreo. Probablemente, una mayor biomasa aérea incrementa la capacidad de la vegetación para atrapar las partículas finas arrastradas por el viento, aumentando así la proporción de partículas finas en la superficie del suelo y haciendo con ello disminuir la proporción relativa de partículas gruesas (Wasson y Nanninga, 1986; Li *et al.*, 2003). Por otro lado, una mayor cobertura vegetal puede, además, disminuir la erosión de partículas finas por el viento y la escorrentía superficial durante las lluvias intensas (Wasson y Nanninga, 1986; Chen *et al.*, 2012), haciendo que su proporción aumente en relación a las partículas gruesas. Por el contrario, la acción de las pezuñas del ganado, concentradas en un espacio limitado, destruye mecánicamente el pasto y origina “parches” de suelo desnudo cada vez más extensos (Blanco, 2000), que pueden favorecer los procesos erosivos, sobre todo en situaciones de sobrecarga animal (Zorita, 1990).

El pastoreo también ha supuesto un descenso significativo en algunas propiedades químicas del suelo, en concreto en la CE, K⁺, Ca²⁺, P, nitrógeno total y materia orgánica total y oxidable. Resultados similares encuentran Chen *et al.* (2012) para el nitrógeno total y el potasio y fósforo asimilables, y McIntosh y Allen (1998) para N, Mg²⁺, Ca²⁺, K⁺ y P intercambiables, aunque las diferencias únicamente fueron estadísticamente significativas para los dos primeros. La mayor tasa de nitrificación neta en zonas sin pastoreo puede deberse: 1) a que los mamíferos más pequeños, como los ratones de campo presentes también en la zona no pastoreada, retornan nutrientes a las plantas de manera más uniforme (Rotz *et al.*, 2005) que los grandes herbívoros, quienes ocasionan una distribución desigual del N a través de sus heces y orina; y 2) a que los aportes de hojarasca, la tasa de alimentación de la mesofauna (ratones, conejos) y la tasa de renovación de raíces suele ser mayor en la zona sin pastoreo (Ford *et al.*, 2012). Además, como indican los resultados de este estudio, los mayores valores de nitrógeno y fósforo en la zona sin pastoreo se relacionan con los mayores valores de materia orgánica registrados, tanto total como oxidable, ya que las tres variables están correlacionadas. Obviamente el mayor contenido de materia orgánica en la comunidad sin pastoreo, se puede atribuir a la acumulación de biomasa aérea y hojarasca, que en la comunidad pastada son retiradas periódicamente por los herbívoros, mientras que los menores contenidos en nutrientes (N, K, P) que se registran en la zona pastada podrían derivarse principalmente de los aportes de la descomposición de

la biomasa subterránea (Osem *et al.*, 2004; Rueda y Rebollo, 2006). No obstante, se encuentran resultados contradictorios. Así, Zarekia *et al.* (2012) encuentran valores más altos de K^+ en zonas con pastoreo y lo explican por el efecto positivo del ganado en la acumulación de potasio vía pisoteo y a partir de los excrementos. Kohandel *et al.* (2006) también encuentran un efecto positivo del pastoreo intenso en los niveles de nitrógeno, fósforo y potasio en pastizales de Savojbolagh, Irán.

Estos resultados contradictorios nos deben hacer reflexionar sobre la importancia que puede tener la intensidad de pastoreo y el tipo de ambiente en los diferentes estudios de exclusión de herbívoros llevados a cabo. Por supuesto que la intensidad del pastoreo influye en los valores registrados en los parámetros edáficos. De hecho, algunos estudios encuentran una relación inversa entre la intensidad de pastoreo y los niveles de materia orgánica y nitrógeno del suelo (Dormaar *et al.*, 1989; Pei *et al.*, 2008; Bagheri *et al.*, 2009; Hosseinzadeh *et al.*, 2010; Kumbasli *et al.*, 2010; Zarekia *et al.*, 2012). Esto puede deberse a la remoción de la vegetación por el ganado y a la reducción de la cobertura vegetal, que conllevan una reducción en la materia orgánica del suelo. Por otro lado, las excretas de los animales pueden incrementar los ciclos del carbono y nitrógeno del suelo, pero reducir las entradas de nitrógeno al suelo a través de la evaporación y lixiviación del nitrógeno de la orina y las heces (Piñeiro, 2009).

Además, es posible que en determinados ambientes, especialmente en zonas áridas y semi-áridas, sea necesario más tiempo de exclusión de herbívoros para encontrar diferencias en los parámetros edáficos. Al-Seekh *et al.* (2009) no encontraron ninguna diferencia significativa en la cantidad de materia orgánica con y sin pastoreo, asegurando que en regiones semi áridas se requieren cerca de 10 años para determinar el efecto de la exclusión de herbívoros en algunas propiedades del suelo. Steffens *et al.* (2008) observaron que las propiedades físico-químicas del suelo se mantenían constantes después de cinco años de exclusión de herbívoros y que mejoraban después de 25 años, en estepas semiáridas de Mongolia.

En cuanto a los cationes con elevada valencia y poco hidratados, como Ca^{2+} y Mg^{2+} , cuyos valores fueron más altos en la zona sin pastoreo, aunque no significativamente en el caso del magnesio, favorecen la formación de una estructura estable, al asegurar el enlace entre las partículas de arcilla y materia orgánica debido a que estas partículas se encuentran fuertemente asociadas a dichos coloides y provocan su floculación, anulando sus cargas negativas. En este sentido hay que destacar que la abundancia de calcio de intercambio en el suelo asegura una buena estructura (Bonneau y Souchier, 1987; Blanco, 1988).

Otras propiedades químicas del suelo como el pH, sodio y magnesio no difieren significativamente, en este estudio, entre zonas con y sin pastoreo. Denyer *et al.* (2010)

tampoco encontraron un efecto significativo de la exclusión de grandes herbívoros en el pH y el magnesio.

5.2.- Influencia del pastoreo en la estructura de la vegetación

Al contrario de lo encontrado por otros autores (Fleischner, 1994; Gutiérrez *et al.*, 1997; Hiernaux, 1998; Austrheim y Eriksson, 2001; Diaz *et al.*, 2007; Moreno-De Las Heras *et al.*, 2008; García *et al.*, 2012; Yessoufou *et al.*, 2013), en este estudio no se encuentra influencia del pastoreo sobre la diversidad de especies o sus componentes. Esta ausencia de cambios significativos en la diversidad puede atribuirse al corto período de tiempo transcurrido entre la exclusión de los grandes herbívoros y el muestreo; poco más de dos años (Robles *et al.*, 2009; Fernández-Lugo *et al.*, 2009). Los cambios en la comunidad vegetal derivados de la exclusión del pastoreo pueden requerir de un mayor lapso temporal para manifestarse (Milchunas *et al.*, 1988). Además, el proceso de cambio de estos ecosistemas puede ser difícil de detectar cuando están sometidos a bajas presiones ganaderas, que pueden tener débiles o incluso nulos efectos sobre la riqueza de especies (Milchunas y Lauenroth, 1993), o bien estos efectos pueden ser poco evidentes en áreas con producciones inferiores a 200 g/m² (Osem *et al.*, 2004). Por otro lado, donde los grandes herbívoros son eliminados, los herbívoros más pequeños, especialmente conejos, podrían definir las características del hábitat, manteniendo parches de praderas bastante abiertos, con una altura media de la pradera más baja que sin pastoreo, previniendo importantes disminuciones en la diversidad vegetal o herbácea, pero permitiendo que el suelo sea menos compacto (Isermann *et al.*, 2010), creando un pastizal con características tanto de pastoreo como de no pastoreo, con probables efectos mixtos. Los ratones y otros mamíferos pequeños están presentes, por lo general, incluso dentro de las áreas "sin pastoreo" y tienen diferentes efectos en la vegetación y en las características de reciclaje de nutrientes en comparación con los grandes herbívoros (Bakker, 2003; Ford *et al.*, 2012).

No obstante, en este estudio el pastoreo ha supuesto un aumento en el porcentaje de suelo descubierto y, por tanto, un descenso en la cobertura vegetal y biomasa totales, debido al descenso de la contribución de los tres grupos taxonómicos dominantes (Poaceae, Fabaceae y Asteraceae), así como un descenso en la altura de la vegetación. Además, la comunidad con pastoreo presentó menor cobertura de Perennes, menor cobertura y riqueza de Hemicriptófitos, menor cobertura de especies Anemócoras y Autócoras y mayor riqueza de endozoócoras.

Diversos autores han encontrado, también, menor cobertura y biomasa totales en comunidades vegetales pastoreadas (Bigger y Marvier, 1998; McIntosh y Allen, 1998; Parson *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2006; Gutiérrez, 1997; Rafferty y Lamont, 2007; Robles *et al.*, 2009). Rueda y Rebollo (2006) observan que, en tierras altas de baja productividad, la

ausencia de pastoreo provoca un aumento de la cubierta vegetal y altura de la vegetación, que se traduce en un incremento de los valores de biomasa aérea. Varios estudios sugieren que, en entornos áridos y semi-áridos, la hojarasca puede atrapar semillas, e incluso pequeñas cantidades de desechos que pueden mejorar las condiciones ambientales estresantes, tales como bajos niveles de humedad, lo que conduce a un aumento de la productividad primaria (Fowler, 1986; Willms *et al.*, 1986; Hamrick y Lee, 1987). En ambientes pobres, como es el caso de las minas restauradas, la hojarasca también reduce la erosión del suelo al reducir la escorrentía, y mejora la estructura del suelo y la fertilidad mediante la adición de materia orgánica (Naeth, 1988).

A nivel mundial, se estima que los grandes herbívoros (tanto ganado como mamíferos silvestres) consumen un promedio de 30 a 40% de la productividad primaria neta aérea (Detling, 1988). Para pastos mediterráneos semiáridos varios autores han señalado que el consumo medio anual es de alrededor del 49% (Rossiter, 1966), aunque con frecuencia supera el 50% (Abaturov, 1979; Andrzejemaska, 1979). Estos datos explican las diferencias en los valores de biomasa encontrados en el área de estudio entre las zonas con y sin pastoreo.

En cuanto al efecto del pastoreo sobre la altura de la vegetación, los resultados publicados resultan contradictorios, seguramente debido a la falta de consideración de las diferencias en el tamaño muestral y grado de significación (Bigger y Marvier, 1998). El empleo de un meta-análisis, sobre un conjunto de 60 artículos científicos de ocho revistas de Ecología (Bigger y Marvier, 1998), ha permitido aclarar el signo de dicha influencia, constatándose que la herbivoría causa una reducción estadísticamente significativa y moderadamente grande en la altura de la planta, siendo en promedio la vegetación sometida a pastoreo un 68% más pequeña que aquella protegida del mismo.

En el mismo estudio (Bigger y Marvier, 1998) también se hace referencia a la diferente influencia de los herbívoros sobre distintos grupos funcionales, siendo mayor sobre algas que sobre gramíneas y herbáceas dicotiledóneas. Las gramíneas, en concreto, pueden compensar las pérdidas moderadas de tejidos si la herbivoría estimula, en vez de reducir, el crecimiento (McNaughton, 1983). Además, están a menudo mejor adaptadas al pastoreo que el resto de herbáceas debido a que sus meristemas se encuentran en la base de la lámina foliar y el meristemo apical está encerrado por las hojas, mientras que los meristemas en hierbas son más susceptibles a los daños (Prins *et al.*, 1980; Hellström *et al.*, 2003). Por otro lado, la selección positiva de las gramíneas, por parte del ganado, se ha atribuido a un mayor contenido nutricional (Halford *et al.*, 1984), sobre todo con niveles especialmente altos de nitrato (Wann y Bell, 1997; Rafferty y Lamont, 2007). Sin embargo, en este estudio el pastoreo supuso una reducción de la biomasa y cobertura de gramíneas, al contrario de lo encontrado por Hulme (1996).

Los efectos de los herbívoros pueden ser también bajos para las plantas leñosas, que pueden utilizar sus grandes reservas de recursos para compensar las pérdidas pequeñas de tejido (McNaughton, 1983). En general, el pastoreo intenso reduce la cobertura y altura de las especies más altas, tanto perennes como anuales de mayor porte, favoreciendo a las anuales de porte rastrero y monocotiledóneas (Noy-Meir *et al.*, 1989). En particular, las ovejas tienden a seleccionar gramíneas apetecibles de talla corta, rechazando constantemente las gramíneas amacolladas de hoja dura y talla alta y las especies leñosas (Aldezabal *et al.*, 2002).

La herbivoría puede dañar las plantas si el tejido dañado no se reemplaza fácilmente. Sin embargo, algunas plantas pueden beneficiarse realmente de los herbívoros, ya sea mediante la producción de más tejido después de haber sido dañado (Whitham *et al.*, 1991) o por haber disminuido la presión competitiva sobre ellas al ser comidas las plantas vecinas (Louda *et al.*, 1990; Bigger y Marvier, 1998). Esta tendencia sugiere, además que los mamíferos, buscan fuentes forrajeras ricas en nutrientes y evitan la fibra (Rafferty y Lamont, 2007).

Diaz *et al.* (2007), al realizar un meta análisis basado en 197 estudios, encuentran que el pastoreo favoreció, en general, a las plantas anuales frente a las perennes, a las bajas frente a las altas, a las postradas frente a las erectas y a las estoloníferas y de arquitectura arrosetada frente a las de arquitectura cespitosa. En nuestro estudio el pastoreo supuso una reducción de la cobertura de perennes y en la cobertura y riqueza de Hemicriptófitos, de acuerdo con la generalidad encontrada por Diaz *et al.* (2007). Según Grime (1977) el pastoreo causa una alteración que favorece a las especies ruderales, normalmente anuales (R-estrategas).

Finalmente, en cuanto a la posible influencia de la exclusión de grandes herbívoros sobre el cambio en las estrategias de dispersión preferidas por las especies vegetales, resulta difícil predecir los efectos a nivel comunitario, debido a la variación en las respuestas de las plantas y los ecosistemas a los herbívoros, y a la alimentación selectiva de los mismos (Crawley, 1983; Huntly, 1991; Tanentzap y Coomes, 2012). Aunque, en principio, anemocoria y zoocoria (principalmente endozoocoria) han sido identificadas como las estrategias de dispersión más importantes en las primeras etapas de la sucesión primaria en zonas mineras de carbón, tanto en general (Kirmer *et al.*, 2008; Alday *et al.*, 2011a) como en el norte de la provincia de Palencia (González-Alday y Martínez-Ruiz, 2007), donde los herbívoros, tanto domésticos como silvestres, pastan habitualmente, parece que la exclusión de grandes herbívoros en el área de estudio ha supuesto un incremento de la cobertura de especies anemócoras y autócoras, así como un descenso de la riqueza de endozoócoras. Este resultado sugiere que el pastoreo también puede actuar como un vector de dispersión de las semillas, ya que grandes cantidades de semillas pueden ser transportadas a través

de la retención de las semillas en la piel y el tracto digestivo (Mittlacher *et al.*, 2002). Poniendo de relieve la función potencial de pastoreo de ovejas como herramienta de restauración, teniendo en cuenta los beneficios de la dispersión de semillas y el control de las especies dominantes introducidas (Moreno-De Las Heras *et al.*, 2008).

5.3.- Influencia de los cambios en el suelo sobre la composición florística

Como era de esperar, los resultados muestran importantes diferencias en composición florística entre las comunidades con y sin pastoreo, encontrándose un alto porcentaje de especies exclusivas de cada comunidad. No obstante, a pesar de haberse encontrado diferencias significativas en numerosos de los parámetros edáficos analizados en este estudio, entre las comunidades con y sin pastoreo, sólo tres variables edáficas (MOT, K y Mg) están relacionadas significativamente con esas diferencias en composición florística. En concreto, los valores más altos de materia orgánica total, potasio y magnesio están asociados a la comunidad sin pastoreo.

Con frecuencia los estudios de sucesión vegetal en minas restauradas han demostrado que los cambios en la composición de especies son condicionados por cambios en los parámetros edáficos (Prach *et al.*, 2007; Moreno-de las Heras *et al.*, 2008), o bien que pequeñas diferencias en la calidad inicial del sustrato pueden tener gran influencia en la dinámica de la vegetación (Martínez-Ruiz y Marrs, 2007). Sin embargo, varios estudios llevados a cabo en zonas próximas a la de este trabajo (Alday *et al.*, 2011a, b; Alday *et al.*, 2012) han encontrado escasa relación entre los cambios en la composición florística y los cambios en el suelo, siendo la materia orgánica el parámetro edáfico más influyente. El mayor desarrollo de la vegetación en la comunidad sin pastoreo aumenta la acumulación de carbono y nutrientes en el suelo (Marrs y Bradshaw, 1993; De Kovel *et al.*, 2000; Walker y del Moral, 2009), mejorando así las condiciones edáficas para la posterior colonización de especies y el desarrollo del ecosistema (Frouz *et al.*, 2008; Alday *et al.*, 2012).

Es bien sabido que en sustratos de origen antrópico, como los estériles de mina, los cambios en el suelo son relativamente lentos (Marrs *et al.*, 1980; Roberts *et al.*, 1980), y es posible que sea necesario más de dos años de exclusión de herbívoros para encontrar, en el área de estudio, mayor relación entre los cambios producidos en el suelo y en composición de especies de plantas. Además, las diferencias en composición florística, a corto plazo, pueden deberse más a diferencias en el aporte de semillas desde los alrededores (Alday *et al.*, 2011a) o a una combinación de otros factores abióticos y estocásticos (Alday *et al.*, 2012) que a cambios en las propiedades edáficas.

En contraste, si se ha encontrado una correlación significativa entre diversos grupos funcionales (cobertura y riqueza de diferentes formas de vida y mecanismos de dispersión) y algunas variables edáficas en minas de carbón restauradas (Alday *et al.*, 2011a). Ese

resultado sugiere que el empleo de rasgos funcionales puede ser más prometedor, a la hora de encontrar relaciones entre vegetación y suelo, que el empleo de especies individuales, y su uso mejoraría la descripción y comprensión de la dinámica de la vegetación tras la restauración y/o la exclusión de grandes herbívoros.

En cualquier caso, está claro que las condiciones del suelo limitan el rendimiento de las plantas y la composición de la comunidad (Grime, 2001; Pywell *et al.*, 2003), a la vez que la composición florística puede afectar a casi todos los aspectos de la estructura del suelo y su función (Wardle, 2002; Eviner y Chapin, 2003). De este modo, la restauración de las propiedades edáficas a menudo se logra mejor mediante el empleo de vegetación como herramientas para mejorar los suelos (Sarrantonio, 1994; Ingels *et al.*, 1998; Whisenant, 1999; Eviner y Chapin, 2001). La retroalimentación bidireccional entre vegetación y suelo tiene, por tanto, el potencial de convertirse tanto en una importante herramienta para la restauración (por ejemplo, las plantas colonizadoras pioneras fijadoras de nitrógeno atmosférico mejoran las pobres condiciones edáficas iniciales en sustratos mineros; Palmborg *et al.*, 2005), como en un serio obstáculo para la restauración ecológica en sentido estricto (por ejemplo, las especies introducidas invasoras pueden modificar las condiciones del suelo en beneficio propio o simplemente lo ocupan impidiendo el establecimiento de las especies nativas) (Suding *et al.*, 2004; Ehrenfeld *et al.*, 2005; Krueger-Mangold *et al.*, 2006; Vinton y Goergen, 2006; Levine *et al.*, 2006).

Además, hay muchos factores potenciales – desde las restricciones del pool de especies hasta la variación de los regímenes de perturbaciones- que pueden alterar o anular la relación entre la fertilidad del suelo y la productividad y la diversidad de plantas (Gough *et al.*, 1994; 2000; Grace *et al.*, 2007). La heterogeneidad edáfica y las asociaciones microbianas del suelo son dos factores particularmente importantes que necesitan más atención (Reynolds y Haubensak, 2008). En pastizales gestionados, el suministro de nutrientes además de promover la producción, también es el principal conductor del cambio del conjunto de especies y sus funciones y servicios relacionados, aunque la respuesta de las especies a los gradientes de nutrientes nunca es exclusiva, ya que están interrelacionados con otros gradientes (Schellberg y Pontes, 2012).

5.4.- Patrones de abundancia de las especies individuales a las diferencias edáficas

Aunque exista un equilibrio a nivel de comunidad, las especies individuales dentro de las comunidades cambian su abundancia y su distribución entre tratamientos de una manera más dinámica, que se debe al menos en parte a las características de las historias vitales de las especies (Dodd *et al.*, 1995; Silvertown *et al.*, 2002). No obstante, algunos de los cambios dentro de los tratamientos también pueden ser accionados por los cambios en la disponibilidad de nutrientes (Tilman, 1982).

Un enfoque para relacionar los cambios en la composición del pastizal es el reemplazo de especies sucesionales altas por otras de menor altura. El pastoreo reduce la competencia de las plantas altas e incrementa la abundancia de especies en estados sucesionales tempranos (subordinadas), e incluso el potencial para la invasión de especies (Belsky, 1986). En un enfoque similar las plantas se clasifican por aumentar, disminuir o invadir frente al pastoreo. El aumento o disminución de una especie depende de su tolerancia a la defoliación y de la tasa de consumo de cada especie frente a otras. Una baja cobertura vegetal, deja espacio a las especies poco abundantes o a especies nuevas 'invasoras', herbáceas anuales o perennes o leñosas, habitualmente no deseadas en la producción animal porque desplazan a las especies más palatables, son de bajo valor nutritivo o su producción es estacional (Dyksterhuis, 1949; Briske y Heitschmidt, 1991).

El valor numérico asignado a una característica de un organismo individual (atributo característico) varía de forma natural dentro de ciertos límites de acuerdo con el medio ambiente. De esta manera, las plantas pueden compensar los obstáculos de la limitación del crecimiento y hacer frente a una gama más amplia de condiciones ambientales (Schlichting, 1989). Dicha plasticidad fenotípica (Valladares *et al.*, 2006) es un requisito previo de la capacidad competitiva de las comunidades de plantas y una clave para el éxito y la aptitud de las especies que está fuertemente ligada a su funcionamiento en el ecosistema (Tilman *et al.*, 1997). Hasta cierto punto, tal variación dentro de una especie se determina por la variación genéticamente fija de individuos (Valladares *et al.*, 2006). Por lo que no es posible separarla de la variación que sólo puede atribuirse a las condiciones ambientales imprevistas, como por ejemplo el contenido de nutrientes del suelo (Schellberg y Pontes, 2012).

La cobertura de *Trifolium repens* es mayor en la comunidad con pastoreo en la que son menores los porcentajes de MOT y K⁺ en el suelo. No obstante, su mayor cobertura con pastoreo se puede atribuir más bien a las características fenológicas de la especie, ya que se trata de una especie que se beneficia del pastoreo, al ser estolonífera y de tallos rastreros, los animales solo cosechan las hojas y peciolo tiernos (Carrillo, 2003). Un pastoreo intenso permite que sea competitiva frente a especies más agresivas, como las gramíneas, y contribuye a su expansión, causado por un máximo aprovechamiento de luz, además de resistir muy bien el pisoteo. Por el contrario su menor cobertura en la zona sin pastoreo se puede atribuir a la falta de tolerancia a la competencia sobre todo a la falta de luz, ya que se implanta mal por su fenología retrasada con relación a las gramíneas (San Miguel, 2007).

Lolium perenne, al igual que *T. repens*, resiste muy bien al pastoreo, hasta tal punto que se ve favorecido por él, llegando a desaparecer si la presión ganadera no es alta (Carrillo, 2003). Además resiste la compactación del suelo, las texturas arcillosas, el pisoteo y el

exceso de nitrógeno (Carrillo, 2003), aunque en este estudio se relaciona más bien con menores valores de potasio edáfico.

Por otro lado, en este estudio algunas de las especies siguen un patrón de respuesta distinto según el parámetro edáfico respecto al que se han modelizado. A pesar de ello, ha sido posible encontrar alguna tendencia general considerando los rasgos funcionales de las especies. Las especies igualmente abundantes (modelo I) a lo largo del gradiente definido por el CCA1 son terófitos, mientras que el resto son herbáceas perennes, con forma de vida hemicriptófito e hidrosembreadas, a excepción de *Dactylis glomerata*. Todas las especies con mayor cobertura en la comunidad sin pastoreo son Poáceas (*Festuca spp.*, *Dactylis glomerata* y *Poa pratensis*), mientras que entre las especies que aumentan su cobertura hacia la comunidad con pastoreo predominan dos Fabáceas: *Lotus corniculatus* en la parte media del gradiente y *Trifolium repens* al final. Parece existir, por tanto, un reemplazo en el grupo taxonómico que domina desde las Poáceas sin pastoreo hacia las Fabáceas con pastoreo, como ya se había puesto de manifiesto en el apartado 5.2 de la discusión. Sin embargo, no se ha encontrado ninguna tendencia en cuanto al mecanismo de dispersión dominante u otras características de las especies.

6.- CONCLUSIONES

1.- En el área de estudio, el pastoreo ha supuesto una modificación de algunas propiedades físicas (incremento del porcentaje de arena y descenso del porcentaje de arcilla) y químicas (descenso de CE, K^+ , Ca^{2+} , P, nitrógeno total y materia orgánica total y oxidable) del suelo.

2.- El pastoreo también ha supuesto cambios en la estructura de la vegetación. En concreto, un aumento en el porcentaje de suelo descubierto y, por tanto, un descenso en la cobertura vegetal y biomasa totales, debido al descenso de la contribución de los tres grupos taxonómicos dominantes (Poaceae, Fabaceae y Asteraceae), así como un descenso en la altura de la vegetación, cobertura de Perennes, cobertura y riqueza de Hemicriptófitos, cobertura de especies Anemócoras y Autócoras, y un aumento de la riqueza de especies endozoócoras.

3.- El aumento de la presencia de especies con dispersión endozoócora con pastoreo pone de manifiesto la función potencial del pastoreo por ovejas en la zona como herramienta de restauración, teniendo en cuenta los beneficios de la dispersión de semillas y el control de las especies dominantes introducidas.

4.- Al contrario de lo encontrado en otros trabajos en este estudio no se encuentra influencia del pastoreo sobre la diversidad de especies o sus componentes, posiblemente por la escasez de tiempo transcurrido entre la exclusión de los grandes herbívoros y el muestreo.

5.- Se ha encontrado escasa relación entre las diferencias en composición florística entre las comunidades con y sin pastoreo y los cambios en el suelo, pudiéndose relacionar únicamente con tres parámetros edáficos (MOT, K y Mg), cuyos valores son más altos en la comunidad sin pastoreo.

6.- Parece existir un reemplazo en el grupo taxonómico que domina desde las Poáceas sin pastoreo hacia las Fabáceas con pastoreo. Sin embargo, no se ha encontrado ninguna tendencia en cuanto al mecanismo de dispersión dominante u otras características de las especies individuales.

7.- *Trifolium repens* y *Lolium perenne* se muestran como las especies mejor adaptadas y, por tanto, favorecidas por el pastoreo en la zona.

8.- Teniendo en cuenta el escaso tiempo de exclusión de herbívoros analizado por el momento, sería recomendable repetir el muestreo pasado más tiempo para ver si realmente afecta a los resultados obtenidos o hay que buscar explicación en otros factores.

7.- BIBLIOGRAFÍA

- Abaturov BD. 1979. Peculiarities of trophic interrelationships involving plant-animal interactions in pasture ecosystems. *Agro-Ecosystems* 5, 317-327.
- Aizpuru I, Aseginolaza C, Uribe-Echebarría PM, Urutia P, Zorrakin I. 2007. Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y Territorios Limítrofes. Gobierno Vasco. Departamento de Medio Ambiente y de Ordenación del Territorio, Vitoria.
- Akaike H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N. & Csaki, F. (eds.) *Second international symposium on information theory*, pp. 267-281. Akademiai Kiado, Budapest, HU.
- Alcalde Crespo G. 2001. Guardo-Cervera. Colección "Comarcas Palentinas". Cálamo, Palencia, ES. 190 pp.
- Alday JG, Marrs R, Martínez-Ruiz C. 2010. The importance of topography and climate on short-term revegetation of coal wastes in Spain. *Ecol Eng* 36, 579-585.
- Alday JG, Marrs RH, Martínez-Ruiz C. 2011b. Vegetation succession on reclaimed coal wastes in Spain: the influence of soil and environmental factors. *Appl Veg Sci* 14, 84-94.
- Alday JG, Marrs RH, Martínez-Ruiz C. 2012. Soil and vegetation development during early succession on restored coal wastes: a six-year permanent plot study. *Plant Soil* 353, 305–320.
- Alday JG, Pallavicini Y, Marrs RH, Martínez-Ruiz C. 2011a. Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. *Plant Ecol* 212, 1759–1775.
- Aldezabal A, García-González R, Gómez D, Fillat F. 2002. El papel de los herbívoros en la conservación de los pastos. *Ecosistemas* 3. URL: www.aeet.org/ecosistemas/investigacion6.htm.
- Allen SE. 1989. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell, Oxford, UK.
- Al-Seekh SH, Mohammad AG, Amor YA. 2009. Effect of Grazing on Soil Properties at Southern Part of West Bank Rangeland. *Hebron University Research Journal*, 4(1), 35-53.
- Andrzejemaska L. 1979. Herbivorous fauna and its role in the economy of grassland ecosystems II. The role of herbivores in trophic relationships. *Polonia Ecological Studies* 5, 45-76.
- Austrheim G, Eriksson O. 2001. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains—patterns and processes at different scales. *Ecography* 24, 683-695.
- Bagheri R, Mohseni SM, Chaeichi M. 2009. Effect of grazing intensity on some soil chemical properties in a semi-arid region Study case: Khabr National Park News and near rangeland. *Rangeland* 3(3), 395-412.
- Bakker ES. 2003. *Herbivores as mediators of their environment: the impact of large and small species on vegetation dynamics*. PhD-thesis. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. ISBN 90-5808-878-2; 1–184.
- Bakker JP, Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Tree* 14 (2), 63–68.
- Belsky AJ. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am Nat* 127, 870-892.
- Bigger D, Marvier M. 1998. How Different Would a World Without Herbivory Be?: A Search for Generality in Ecology. *Integrative Biology* 60-67.
- Blanco R. 2000. Propuesta metodológica para la aplicación del análisis de las propiedades físicas edáficas a la evaluación del suelo para usos ganaderos. Tesis doctoral. Universidad de Málaga.
- Bonneau M, Souchier B. 1987. *Edafología. Vol.II. Constituyentes y propiedades del suelo*. Ed. Masson.
- Bremner JM, Mulvaney CS. 1982. Nitrogen total. In: Miller AL and Keeney D.R. (eds.) *Methods of soil analysis*. pp. 595–624. American Society of Agronomy, Madison, WI, US.
- Briske D, Heitschmidt R. 1991. An ecological perspective of grasses. In: *Grazing management* (Heitschmidt RK, Stuth JW Eds). Portland, Oregon. Timber press. 259 p.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. 2nd. ed. Springer, New York, US.

- Carrillo J. 2003. Manejo de Pasturas. EEA INTA Balcarce. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina. p 458. ISBN 987-521-089-7.
- Castroviejo S, Lainz M, López G, Montserrat P, Muñoz F, Paiva J, Villar L. 1986-2011. Flora Ibérica. Vols 1,2,3,4,5,6,7,8,10,12,13,14,15,17,18 y 21. C. S. I. C. Madrid.
- Cebrián, J. 2004. Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecol Lett* 7, 232–240.
- Chen Y, Li Y, Zhao X, Awada T, Shang W, Han J. 2012. Effects of Grazing Exclusion on Soil Properties and on Ecosystem Carbon and Nitrogen Storage in a Sandy Rangeland of Inner Mongolia, Northern China. *Environ Manage* 50, 622–632.
- Cooke JA, Johnson MS. 2002. Ecological restoration of land with particular reference to the mining of metals and industrial minerals: A review of theory and practice. *Environ Rev* 10, 41–71.
- Crawley MJ. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Daily GC. 1995. Restoring value to the world's degraded lands. *Science* 269, 350–354.
- Day P. 1965. Particle fractionation and particle size analysis. In: Black, C.A. (ed.) *Method of soil analysis*. pp. 565–566. American Society of Agronomy, Madison, WI, US.
- De Kovel CGF, Van Mierlo EM, Wilms YJO, Berendse F. 2000. Carbon and nitrogen in soil and vegetation at sites differing in successional age. *Plant Ecol* 149, 43–50.
- Denyer JL, Hartley SE, John EA. 2010. Both bottom-up and top-down processes contribute to plant diversity maintenance in an edaphically heterogeneous ecosystem. *J Ecol* 98, 498–508.
- Detling JK. 1988. Grassland and savannas: regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores. In: *Concepts of Ecosystem Ecology* (Pomeroy LR, Alberts JJ, eds). Springer-Verlag, New York. 131-148.
- Diaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas G, Skarpek C, Ruschk G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell B. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biol* 13, 313–341.
- Dodd M, Silvertown J, McConway K, Potts J, Crawley M. 1995. Community stability: a 60-year record of trends and outbreaks in the occurrence of species in the Park Grass Experiment. *J Ecol* 83, 277–285.
- Dormaar JF, Smoliak S, Willms WD. 1989. Vegetation and Soil Responses to Short Duration Grazing on Fescue Grasslands. *Range Manag* 42(3), 252-256.
- Dyksterhuis EJ. 1949. Condition and management of rangelands based on quantitative ecology. *Journal of Range Management*, 2, 104–115.
- Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. 2005. Feedback in the plantsoil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30, 75–115.
- Ehrlich PR. 1993. The scale of the human enterprise. In *Nature conservation 3: Reconstruction of fragmented ecosystems -global and regional perspectives* (Saunders DA, Hobbs RJ, Ehrlich PR, eds). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, New South Wales. 3–8.
- Eviner VT, Chapin FS. 2001. Plant species provide vital ecosystem functions for sustainable agriculture, rangeland management, and restoration. *Calif Agr* 55, 54–59.
- Eviner VT, Chapin FS. 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review Ecology and Systematics* 34, 455–485.
- Fernández-Lugo S, Nascimento L, Saro I, Bermejo L, Arévalo JR. 2009. Efectos de la exclusión del pastoreo en la diversidad, riqueza, composición de especies y productividad de dos pastizales canarios. En: *La multifuncionalidad de los pastos: producción ganadera sostenible y gestión de los ecosistemas* (Reiné R, Barrantes O, Broca A, Ferrer C, eds). Sociedad Española para el Estudio de los Pastos. 155-162.
- Fleischner TL. 1994. Ecological Costs of Livestock Grazing in Western. North America. *Conserv Biol* 8(3), 629–644.
- Ford H, Garbutta A, Jones DL, Jones L. 2012. Impacts of grazing abandonment on ecosystem service provision: Coastal grassland as a model system. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 162, 108–115.

- Fowler NL. 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *Am Midl Nat* 115, 131-145.
- Frouz J, Prach K, Pižl V, Háněl L, Starý J, Tajovský K, Materna J, Balík V, Kalčík J, Řehouňková K. 2008. Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *Eur J Soil Biol* 44, 109–121.
- García I, Jiménez P. 2009. 9230 Robledales de *Quercus pyrenaica* y robledales de *Quercus robur* del Noroeste ibérico. Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. p. 66.
- García R, Celaya R, Garcia U, Osoro K. 2012. Goat grazing, its interactions with other herbivores and biodiversity conservation issues. *Small Ruminant Res* 107, 49–64.
- Gardner J, 2001. Rehabilitación de minas para el mejor uso del terreno: la minería de bauxita en el bosque de jarrah de Australia Occidental. *Unasyuva* 207, Vol. 52, 3-8.
- González-Alday J, Martínez-Ruiz C. 2007. Cambios en la comunidad vegetal sobre estériles de carbón tras las hidrosiembra. *Ecología* 21, 59-70.
- González-Alday J, Marrs R, Martínez-Ruiz C. 2008. The influence of aspect on the early growth dynamics of hydroseeded species in coal reclamation areas. *Appl Veg Sci* 11, 405-412.
- Gough L, Grace JB, Taylor KL. 1994. The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. *Oikos* 70, 271–279.
- Gough L, Osenberg CW, Gross KL, Collins SL. 2000. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos* 89, 428–439.
- Grace JB, Anderson TM, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Weiher E, Allain LK, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Willig MR. 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecol Lett* 10, 680–689.
- Grime JP. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem Properties*. 2nd edition. John Wiley & Sons, New York.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Na* 111, 1169-1194.
- Groom PK, Lamont BB, Markey AS. 1997. Influence of leaf type and plant age on structure and sclerophylly in *Hakea* (Proteaceae). *Aust J Bot* 45, 827–838.
- Grubb PJ. 1992. A positive distrust in simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *J Ecol* 80, 585-610.
- Guisande González C, Vaamonde Liste A, Barreiro Felpeto A. 2011. *Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS*. Ediciones Días de Santos.
- Gurevitch J, Morrison JA, Hedges LV. 2000. The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *Am Nat* 155, 435–453.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera S, Contreras LC, Jaksic FM. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109,398–406.
- Halford DA, Bell DT, Loneragan WA. 1984. Diet of the western grey kangaroo (*Macropus fuliginosus* Desm.) in a mixed pasture-woodland habitat of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 66, 119–128.
- Hamrick JL, Lee JM. 1987. Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *Am J Bot* 74, 451-457.
- Hellström K, Huhta AP, Rautio P, Tuomi J, Oksanen J, Laine K. 2003. Use of sheep grazing in the restoration of semi-natural meadows in northern Finland. *Appl Veg Sci* 6, 45-52.
- Hiernaux P. 1998 Effects of grazing on plant species composition and spatial distribution in rangelands of the Sahel. *Plant Ecol* 138, 191–202.
- Hosseinzadeh G, Jalilvand H, Tamartash R. 2010. Short Time Impact of Enclosure on Vegetation Cover, Productivity and some Physical and Chemical Soil Properties. *Journal of Applied Sciences* 10, 2001-2009.

- Huhta AP, Hellstrom K, Rautio P, Tuomi J. 2003. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecol* 166, 49–61.
- Huisman J, Olff H, Fresco LFM. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *J Veg Sci* 4, 37-46.
- Hulme E, 1996. Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *J Ecol* 84, 43–51.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annus Rev Ecol Syst* 22, 477–503.
- Ingels C, Bugg R, McGourty G, Christensen P. 1998. Cover cropping in vineyards: a grower's handbook. Publication 3338. University of California, DANR, Oakland.
- Isermann M, Koehler H, Muhl M. 2010. Interactive effects of rabbit grazing and environmental factors on plant species-richness on dunes of Norderney. *J Coastal Conserv* 14 (2), 103–114.
- Johnson JB, Omland KS. 2004 Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19, 101-108.
- Jubete Tazo F. 1997. Atlas de aves nidificantes de la provincia de Palencia. Asociación de naturalistas palentinos (ed.) 36.
- Junta de Castilla y León. 1988. Análisis del medio físico de Palencia. Delimitación de unidades y estructura territorial. EPYPSA. Valladolid. 23-24.
- Kirmer A, Tischew S, Ozinga WA, Lampe M, Baasch A, van Groenendael JM. 2008. Importance of regional species pools and functional traits in colonisation processes: predicting re-colonisation after large-scale destruction of ecosystems. *J Appl Ecol* 45, 1523–1530.
- Kohandel A, Arzani H, Hosseini M. 2006. Effect of grazing intensity on N. P. K of soil. *Iran-Watershed management Science and Engineering* 3(6), 59-65.
- Krueger-Mangold JM, Sheley RL, Svejcar TJ. 2006. Toward ecologically-based invasive plant management on rangeland. *Weed Sci* 54, 597–605.
- Kumbasli M, Makineci E, Cakir M, Ozturk M. 2010. Long term effects of red deer (*Cervus elaphus*) grazing on soil in a breeding area. *J Environ Biol* 31(1-2), 185-188.
- Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical ecology. Elsevier Science, Amsterdam, ND.
- Levine JM, Pachepsky E, Kendall BE, Yelenik SG, Lambers JHR. 2006. Plant-soil feedbacks and invasive spread. *Ecol lett* 9, 1005–1014.
- Li FR, Zhang H, Zhang TH, Shirato Y. 2003. Variations of sand transportation rates in sandy grasslands along a desertification gradient in northern China. *Catena* 53, 255–272.
- Liu H, Han X, Li L, Huang J, Liu H, Li X. 2009. Grazing Density Effects on Cover, Species Composition, and Nitrogen Fixation of Biological Soil Crust in an Inner Mongolia Steppe. *Rangeland Ecol and Manage* 62, 321-327.
- López D. 2012. Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España. Trabajo de fin de Máster ITSIA de Palencia. Universidad de Valladolid.
- Louda SM, Keeler KH, Holt RD. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In "Perspectives on Plant Competition." (Grace JB, Tilman D eds). San Diego: Academic Press, pp 413–444.
- Maczkowiack RI, Smith CS, Slaughter GJ, Mulligan DR, Cameron DC. 2012. Grazing as a post-mining land use: A conceptual model of the risk factors. *Agr Syst* 109, 76–89.
- MAPA. 1991. Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, SP.
- MAPA. 1994. Métodos oficiales de análisis. Tomo III. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, SP.
- Margalef R. 1972. Homege to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.* 44, 211-235.

- Marrs RH, Bradshaw AD. 1993. Primary succession on manmade wastes: the importance of resource acquisition. In: Primary succession on land (Miles J, Walton DWH eds). Blackwell's Scientific Publications, Oxford, pp 221–248.
- Marrs RH, Roberts RD, Bradshaw AD. 1980. Ecosystem development on reclaimed china clay wastes. I. Assessment of vegetation and capture of nutrients. *J Appl Ecol* 17, 709–717.
- Martínez-Ruiz C, Marrs RH. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: insights for ecological restoration. *Appl Veg Sci* 10, 333-342.
- Martinsen V, Mulder J, Austrheim G, Mysterud A. 2011. Carbon storage in low-alpine grassland soils: effects of different grazing intensities of sheep. *Eur J Soil Sci* 62, 822–833.
- McIntosh PD, Allen RB. 1998. Effect of exclosure on soils, biomass, plant nutrients, and vegetation, on unfertilised steeplands, upper Waitaki District, South Island, New Zealand. *New Zeal J Ecol* 22(2), 209-217.
- McNaughton SJ. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40, 329–336.
- Medina-Roldán E, Paz-Ferreiro J, Bardgett RD. 2012. Grazing exclusion affects soil and plant communities, but has no impact on soil carbon storage in an upland grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 149, 118–123.
- Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecol Monogr* 63, 327-366.
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth W. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am Nat* 132, 87-106.
- Milchunas DG. 2006. Responses of plant communities to grazing in the southwestern United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-169. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 126 p.
- Ministerio de Agricultura. 1979. Mapa de cultivos y aprovechamientos: Guardo (Palencia). Ed: Cartográfica Ibérica S. A. (Cibesa). Madrid.
- Mitlacher K, Poschlod P, Rosen E, Bakker JP. 2002. Restoration of wooded meadows: a comparative analysis along a chronosequence on Oeland, Sweden. *Appl Veg Sci* 5, 63–73.
- Moreno-de las Heras M, Nicolau JM, Espigares T. 2008. Vegetation succession in reclaimed coal-mining slopes in a Mediterranean-dry environment. *Ecol Eng* 34, 168–178.
- Naeth MA. 1988. The impact of grazing on litter and hydrology in mixed prairie and fescue grassland ecosystem of Alberta. PhD University of Alberta, Canada.
- Noy-Meir I, Gutman M, Kaplan Y. 1989. Responses of Mediterranean grasslands plants to grazing and protection. *J Ecol* 77, 290-310.
- Okland RH. 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *J Veg Sci* 10, 131-136.
- Oksanen J, Minchin PR. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecol Model* 157, 119-129.
- Oksanen J. 2004. Gradient analysis of vegetation (Gravy) software, version 0.0-21. URL: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/softalist.html>.
- Olf H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol Evol* 13, 261-265.
- Olsen SR, Sommers LE. 1982. Phosphorus. In: Miller AL and Keeney DR. (eds.) *Methods of soil analysis*. pp. 403–427. American Society of Agronomy, Madison, WI, US.
- Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *J Ecol* 92, 297-309.
- Pallavicini J. 2010. Factores que influyen en la acumulación de biomasa de herbáceas durante la sucesión en minas de carbón. Trabajo de fin de Máster ITSIIA de Palencia. Universidad de Valladolid.

- Pallavicini Y, Alday JG, Marrs RH, Martínez-Ruiz C. 2013. Factors affecting herbaceous richness and biomass accumulation patterns of reclaimed coal mines. *Land Degradation and Development* (first online). DOI: 10.1002/ldr.2198.
- Palmborg C, Scherer-Lorenzen M, Jumpponen A, Carlsson G, Huss-Danell K, Högborg P. 2005. Inorganic soil nitrogen under grassland plant communities of different species composition and diversity. *Oikos* 110, 271–282.
- Parson M, Koch J, Lamont B, Vlahos S, Fairbanks M. 2006. Planting density effects and selective herbivory by kangaroos on species used in restoring forest communities. *Forest Ecol Manag* 229, 39–49.
- Parsons MH, Lamont BB, Koch JM, Dods K. 2007. Disentangling Competition, Herbivory, and Seasonal Effects on Young Plants in Newly Restored Communities. *Restor Ecol* 15 (2), 250–262.
- Pei S, Fu H, Wan C. 2008. Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124(1), 33-39.
- Peters HA, Cieland EE, Mooney HA, Field CB. 2006. Herbivore control of annual grassland composition in current and future environments. *Ecol Lett* 9, 86-94.
- Piñeiro G, Paruelo JM, Jobbágy EG, Jackson RB, Oesterheld M. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles* 23(2), GB2003.
- Prach K, Pysek P, Jarosik V, 2007. Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central-European man-made habitats. *J Veg Sci* 18, 701–710.
- Prins HHT, Ydenberg RC, Drent RH. 1980. The interaction of brent geese *Branta bernicla* and sea plantain *Plantago maritima* during spring staging: field observations and experiments. *Acta Bot Neerl* 29, 585-596.
- Pywell RF, Bullock JM, Roy DB, Warman LIZ, Walker KJ, Rothery P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *J Appl Ecol* 40, 65–77.
- Rafferty C, Lamont BB. 2007. Selective herbivory by mammals on 19 species planted at two densities. *Acta Oecologica* 32, 1–13.
- Reynolds HL, Haubensak KA. 2008. Soil fertility, heterogeneity, and microbes: towards an integrated understanding of grassland structure and dynamics. *Appl Veg Sci* 12, 33–44.
- Rivas-Martínez S, Rivas-Sáenz S. 2009. Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>.
- Rivas-Martínez S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Roberts RD, Marrs RH, Bradshaw AD. 1980. Ecosystem development on reclaimed china clay wastes. II. Nutrient compartmentation and cycling. *J Appl Ecol* 17, 719–725.
- Robles AB, Ruiz J, González-Rebollar J. 2009. Pastoreo con ganado ovino en un cortafuegos. Efecto sobre el combustible herbáceo. En: *La multifuncionalidad de los pastos: producción ganadera sostenible y gestión de los ecosistemas* (Reiné R, Barrantes O, Broca A, Ferrer C, eds). Sociedad Española para el Estudio de los Pastos. 657-662.
- Rossiter RC. 1966. Ecology of the Mediterranean annual-type pasture. *J Agron Crop Sci* 18, 1-56.
- Rotz CA, Taube F, Russelle MP, Oenema J, Sanderson MA, Wachendorf M. 2005. Whole-farm perspectives of nutrient flows in grassland agriculture. *Crop Sci.* 45 (6), 2139–2159.
- Rueda M, Rebollo S. 2006. Selección de hábitat por herbívoros de diferente tamaño y sus efectos sobre la vegetación: el papel del conejo europeo ("*Oryctolagus cuniculus*") en ecosistemas de dehesa. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá.
- San Miguel A. 2007. Leguminosas de interés para la implantación de praderas. Ecología y pautas básicas de utilización. Departamento de Silvopascicultura Universidad Politécnica de Madrid.
- Sarrantonio M. 1994. Northeast cover crop handbook. Rodale Institute, Emmaus, Pennsylvania.

- Schellberg J, Pontes L. 2012. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass Forage Sci* 67, 305–319.
- Schlichting CD. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39, 460–464.
- Sedigheh Z, Mohammad J, Hossein A, Seyyed AJ, Ali AJ. 2012. Grazing Effects on Some of the Physical and Chemical Properties of Soil. *World Applied Sciences Journal* 20 (2), 205-212.
- SER. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. [online]. Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group. Tucson, Arizona. Available from <http://www.ser.org>. [15 May 2013].
- Shang ZH, Deng B, Ding L, Ren G, Xin G, Liu Z, Wang Y, Long R. 2013. The effects of three years of fencing enclosure on soil seed banks and the relationship with above-ground vegetation of degraded alpine grasslands of the Tibetan plateau. *Plant Soil* 364, 229–244.
- Silvertown J, McConway KJ, Hughes Z, Biss P, Macnair M, Lutman P. 2002. Ecological and genetic correlates of long-term population trends in the Park Grass Experiment. *Am Nat* 160, 409–420.
- Steffens M, Kolbl A, Totsche KU, Kogel-Knabner I. 2008. Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (PR China). *Geoderma* 143(1-2), 63-72.
- Suding KN, Gross KL, Houseman GR. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol Evol* 19, 46–53.
- Tanentzap AJ, Coomes DA. 2012. Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biol Rev* 87, 72–94.
- Ter Braak CJF, Prentice IC. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv Ecol Res* 18, 271-313.
- Ter Braak CJF, Šmilauer P. 2002. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canocical Community Ordination (Version 4.5)*. Microcomputer Power: Ithaca, NY.
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300–1302.
- Torroba P. 2011. Papel de los matorrales en la reforestación con Quercíneas de escombreras de carbón, en el municipio de Guardo (provincia de Palencia). Trabajo de fin de carrera ETSIIA de Palencia. Universidad de Valladolid. Ingeniero de Montes-Marzo.
- Tutin GT, Heywood VH, Burges NA, More DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. 1968-1980 y 1993. *Flora Europaea*. Cambridge Univ. Press, Cmbridge.
- Valladares F, Sánchez-Gómez D, Zavala MA. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* 94, 1103–1116.
- Venables WN, Smith DM, the R Development Core Team. 2005. An introduction to R. Notes on R: A programming environment for data analysis and graphics, Version 2.2.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AU. U.R.L.: <http://www.r-project.org/>.
- Vinton MA, Goergen EM. 2006. Plant-soil feedbacks contribute to the persistence of *Bromus inermis* in tallgrass prairie. *Ecosystems* 9, 967–976.
- Vitousek PM, Ehrlich PR, Ehrlich AH, Matson P. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 36, 368–373.
- Walker KJ, Stevens PA, Stevens DP, Mountford JO, Manchester SJ, Pywell RF. 2004. The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biol Conserv* 119, 1–18.
- Walker LR, del Moral R. 2009. Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. *Appl Veg Sci* 12, 55–6.
- Walker LR, Willig MR. 1999. An introduction to terrestrial disturbances. In *Ecosystems of disturbed ground*. Edited by L. Walker. Ecosystems of the world, Elsevier, Amsterdam. pp. 1–16.

- Walkley A. 1947. A critical examination of rapid method for determining organic carbon in soils. *Soil Sci* 63: 251–254.
- Wann JM, Bell DT. 1997. Dietary preferences of the blackgloved wallaby (*Macropus irma*) and the western grey kangaroo (*M. fuliginosus*) in Whiteman Park, Perth, Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80, 55–62.
- Wardle DA. 2002. *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Wasson RJ, Nanninga PM. 1986. Estimating wind transport of sand on vegetated surfaces. *Earth Surf Proc Land* 11, 505–514.
- Whisenant SG. 1999. *Repairing damaged wildlands: a process-oriented, landscape-scale approach*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Whitham TG, Maschinski J, Larson KC, Paige KN. 1991. Plant responses to herbivory: The continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. In “Plant Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions.” (Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW eds). New York: John Wiley & Sons, pp 227–256.
- Willems J. 2001. Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restor Ecol* 9 (2), 147–154.
- Willms WD, Smoliak S, Baily AW. 1986. Herbage production following litter removal on Alberta native grasslands. *J Range Manage* 39, 536-540.
- Yessoufou K, Davies TJ, Maurin O, Kuzmina M, Schaefer H, Bank M, Savolainen V. 2013. Large herbivores favour species diversity but have mixed impacts on phylogenetic community structure in an African savanna ecosystem. doi:10.1111/1365-2745.12059.
- Zarekia S, Jafari M, Arzani H, Javadi SA, Jafari AA. 2012. Grazing Effects on Some of the Physical and Chemical Properties of Soil. *World Appl Sci. J*, 20 (2), 205-212.
- Zorita E. 1990. “Los sistemas pastorales y la conservación de la naturaleza en la España peninsular. Una perspectiva histórica”. En: *Sistemas extensivos de producción de rumiantes en zonas de montaña* (Revuelta JF, Cañón F. coord), *Ciencias Veterinarias* 3, 13-39.