

Organismo Autónomo de Parques Nacionales

**Factores físicos y biológicos determinantes de la germinación
y crecimiento de la especie *Malva nicaeensis* en el Refugio
Nacional de Caza de las Islas Chafarinas: implicaciones para la
gestión**

INFORME FINAL

**Dpto. de Ecología
U.A.M.**

Diciembre, 2000

Organismo Autónomo de Parques Nacionales

**Factores físicos y biológicos determinantes de la germinación
y crecimiento de la especie *Malva nicaeensis* en el Refugio
Nacional de Caza de las Islas Chafarinas: implicaciones para la
gestión**

Autores:
Begoña Peco
Francisco Suárez
Israel Hervás

**Dpto. de Ecología
U.A.M.**

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que han facilitado de un modo u otro el desarrollo de este trabajo. Gracias a la gente de GENA, Manolo, Gonzalo, Antonio, Javier y Tomás, por su apoyo incondicional.

A Isa y Jordi, de la Universidad de Barcelona, por compartir unos días inolvidables.

A Silvia, por su habilidad con la Zodiac y su ayuda desinteresada.

A los compañeros del departamento, Jesús, Sagrario, Eladio, Carmen y, especialmente a Paco, que nos acompañó en una de las campañas de campo y determinó las hormigas.

A Teodoro Marañón, por facilitarnos los datos edafológicos.

A Georgina, Clemente y Javier, del OAPN, sin cuya colaboración este trabajo no hubiese sido posible.

A M^a Sol, por todo, especialmente por esos pitillos en Calatrón.

ÍNDICE

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	5
3. METODOLOGÍA GENERAL.....	6
3.1. Muestreos de vegetación.....	6
3.2. Muestreos de <i>Lavatera mauritanica</i>	7
3.3. Análisis estadísticos.....	9
3.4. Presentación del informe, elementos cartográficos y soportes digitales.....	10
4. EXPLORACIÓN DE LAS SERIES CLIMÁTICAS.....	12
4.1. Introducción.....	12
4.2. Material y métodos.....	13
4.3. Resultados.....	13
4.4. Discusión.....	16
5. EVOLUCIÓN INTERANUAL DE <i>Lavatera mauritanica</i> EN LA ISLA DE REY: UNA EXPLICACIÓN CLIMÁTICA.....	17
5.1. Introducción.....	17
5.2. Material y métodos.....	17
5.3. Resultados.....	19
5.3.1. Evolución interanual de la cobertura de <i>Lavatera mauritanica</i>	19
5.3.2. Correlaciones de la cobertura de <i>Lavatera</i> con variables climáticas.....	20
5.4. Discusión.....	23
6. RELACIÓN ENTRE LA TOPOGRAFÍA Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE <i>Lavatera mauritanica</i>.....	25
6.1. Introducción.....	25
6.2. Material y métodos.....	25
6.3. Resultados.....	26
6.4. Discusión.....	27

7. RELACIÓN ENTRE EL SUSTRATO Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE <i>Lavatera mauritanica</i>	28
7.1. Introducción.....	28
7.2. Material y métodos.....	29
7.3. Resultados.....	30
7.3.1. Diferencias fisicoquímicas entre los suelos sobre andesitas y los suelos sobre costra caliza.....	30
7.3.2. Respuesta de la densidad de <i>Lavatera mauritanica</i>	32
7.3.3. Respuesta de la cobertura de <i>Lavatera mauritanica</i>	33
7.3.4. Respuesta de la altura de <i>Lavatera mauritanica</i>	34
7.3.5. Respuesta de la cobertura de <i>Atriplex halimus</i> , <i>Suaeda vera</i> , <i>Lycium intricatum</i> , <i>Chenopodium murale</i> y <i>Diploaxis brevisiliqua</i> al tipo de sustrato.....	35
7.4. Discusión.....	37
8. RELACIÓN ENTRE LA VEGETACIÓN Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE <i>Lavatera mauritanica</i>	39
8.1. Introducción.....	39
8.2. Material y métodos.....	40
8.3. Resultados.....	40
8.4. Discusión.....	44
9. RELACIÓN ENTRE LAS COLONIAS DE LÁRIDOS Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE <i>Lavatera mauritanica</i>	46
9.1. Introducción.....	46
9.2. Material y métodos.....	47
9.3. Resultados.....	48
9.3.1. Relación entre las densidades de <i>Lavatera</i> y láridos.....	48
9.3.2. Relación entre la cobertura de <i>Lavatera</i> y la densidad de láridos.....	48
9.3.3. Relación entre la altura de <i>Lavatera</i> y la densidad de láridos.....	49
9.4. Discusión.....	50

10. EL BANCO DE SEMILLAS DE <i>Lavatera mauritanica</i>	52
10.1. Introducción.....	52
10.2. Material y métodos.....	53
10.3. Resultados.....	55
10.3.1. Variabilidad espacial y temporal del banco de semillas.....	55
10.3.2. Relación entre el banco de semillas y la abundancia de <i>Lavatera</i>	56
10.4. Discusión.....	58
11. DEPREDACIÓN DE SEMILLAS	63
11.1. Introducción.....	63
11.2. Material y métodos.....	66
11.3. Resultados.....	68
11.3.1. Depredación sobre las semillas del suelo.....	68
11.3.2. Depredación de las placas cebadas.....	69
11.3.3. Depredación predispersiva.....	69
11.3.4. Disponibilidad de recursos y tasas de depredación.....	70
11.4. Discusión.....	72
12. INFLUENCIA DEL CLIMA Y LOS NUTRIENTES EN LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE <i>Lavatera mauritanica</i>: UN MODELO EXPERIMENTAL	77
12.1. Introducción.....	77
12.2. Material y métodos.....	78
12.2.1. Análisis climático.....	79
12.2.2. Concentración de nitrógeno.....	80
12.2.3. La cámara de cultivo.....	81
12.2.4. Preparación de las semillas.....	81
12.2.5. Diseño general del experimento.....	82
12.2.6. Análisis estadísticos.....	84
12.3. Resultados.....	84
12.3.1. Porcentaje final de germinación.....	85
12.3.2. Porcentaje final de establecimiento.....	89
12.3.3. Desarrollo y crecimiento.....	92
12.4. Discusión.....	95

13. CONCLUSIONES GENERALES.....	97
14. PROPUESTAS PARA LA GESTIÓN.....	98
BIBLIOGRAFÍA.....	99

1. INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

El presente informe corresponde a la fase final del proyecto “*Factores físicos y biológicos determinantes de la germinación y crecimiento de la especie Lavatera mauritanica en el Refugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas: implicaciones para la gestión*”, elaborado en el marco del convenio suscrito entre el Organismo Autónomo de Parques Nacionales y la Universidad Autónoma de Madrid.

Este trabajo responde al interés del Organismo Autónomo de Parques Nacionales en ampliar el conocimiento que se tiene sobre la dinámica poblacional de *Lavatera mauritanica* en el Refugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas. La preocupación del O.A.P.N. surge ante la aparente explosión demográfica que ha experimentado esta especie en los últimos años, particularmente en la isla de Rey. Existen indicios que apuntan a una posible interferencia entre los núcleos más densos de *Lavatera* y el asentamiento de las colonias de cría de la gaviota de Audouin (*Larus audouinii*). Se ha observado que aquellas zonas en las que la densidad y altura de esta malvácea alcanza valores más elevados son rechazadas por la gaviota de Audouin como emplazamiento para sus nidos, repercutiendo en última instancia en la fragmentación de los núcleos de cría y, por consiguiente, afectando al éxito reproductivo de la especie.

Cuando se firmó el convenio, se cometió un error al nominar *Malva nicaeensis* a la especie objeto de este estudio. Con este nombre aparecía en los listados florísticos de Blanco (1988) así como en las matrices de datos de los informes de GENA. En una posterior revisión florística llevada a cabo por Mateos y Ojeda (1999), además de ofrecer varias citas nuevas para las Islas Chafarinas, se señala el error cometido en la determinación de esta malvácea, cuya identidad corresponde en realidad a *Lavatera mauritanica* Durieu. En el presente informe se ha respetado el título original, con el objeto de evitar posibles trabas administrativas; en su contenido se ha utilizado siempre el nombre correcto, es decir, *Lavatera mauritanica*.

Lavatera mauritanica Durieu es una malvácea característica de acantilados costeros cuya distribución abarca el este y sur de la Península Ibérica y el norte de África. Se han descrito dos subespecies, *L. mauritanica* Durieu subsp. *davaei* (Cout.) Cout. y *L. mauritanica* Durieu subsp. *mauritanica*. La primera de ellas corresponde a las poblaciones peninsulares, mientras que la segunda sólo ha sido citada en el norte de África. No obstante, las diferencias que justifican la separación de estas dos subespecies no son definitivas, y algunos autores señalan la posibilidad de que se trate tan sólo de distintas manifestaciones adaptativas frente a la variación de factores ambientales tales como la exposición solar o la acción del mar (Fernandes, 1993). De ser así, la subsp. *davaei* debería considerarse como un sinónimo del tipo.

En las Islas Chafarinas, *Lavatera mauritanica* Durieu se encuentra presente en las tres islas, aunque repartida de forma desigual. En Congreso aparece en muy escaso número y no todos los años. En Isabel se extiende laxamente por casi toda la isla, localizándose algunos rodales bastante densos en antiguas parcelas desprovistas de vegetación leñosa. En estos ambientes convive con otras especies de apetencias nitrófilas como *Stachys ocymastrum*, *Chrysanthemum coronarium*, *Chenopodium* spp., *Heliotropium europaeum*, etc. En Rey se distribuye a lo largo de toda su longitud, aunque con densidades muy diferentes según el tramo que se considere. Las manchas más importantes se sitúan en los extremos norte y sur de la isla y en el primer promontorio. Por el contrario, es muy escasa en el segundo promontorio, en la Sartén y en el Escudo.

Aunque históricamente han sido muchos los naturalistas que han visitado la zona, las publicaciones científicas acerca de sus valores naturales son proporcionalmente mucho más escasas, sobre todo las referentes a aspectos de interés para el estudio que se propone.

Se dispone de datos meteorológicos procedentes del observatorio instalado en el propio archipiélago, así como de datos procedentes del observatorio de Melilla. Existen también descripciones acerca de la geología, litología y geomorfología del ámbito de referencia.

También existen catálogos florísticos y descripciones del paisaje vegetal de las Islas, así como muestreos detallados de vegetación, tanto por transectos como en parcelas distribuidas al azar.

En cuanto a los aspectos faunísticos, se dispone de censos detallados acerca de los efectivos poblacionales de las especies de vertebrados más notorias, las gaviotas, así como de estudios acerca de las poblaciones de ratas y conejos y su incidencia sobre las aves marinas y la cubierta vegetal, respectivamente. La fauna invertebrada, por contra, ha sido proporcionalmente mucho menos estudiada.

El fenómeno episódico que motiva el presente estudio es el anormal desarrollo alcanzado por la población de *Lavatera* en los últimos años, que se expresó tanto en un aumento llamativo de cobertura como de altura de los distintos individuos, en comparación con los niveles habituales de ambos parámetros en otros años. Las relaciones del fenómeno con factores meteorológicos (temperaturas y precipitación-humedad), edáficos (suelos y aporte de nitrógeno procedente del guano), la incidencia de especies consumidoras, y la dinámica del banco de semillas, son las coordenadas en las que se pueden ubicar los procesos de competencia inter- e intraespecífica que rigen la germinación y crecimiento de esta especie.

Este trabajo tiene como objetivo dar respuesta a los interrogantes planteados anteriormente. En el capítulo 2 se especifican los objetivos generales y específicos del estudio. En el capítulo 3 se desarrolla la metodología general. En el capítulo 4 se analizan las series climáticas de Chafarinas y Melilla, comprobando su similitud y la aptitud de ambas como variable explicativa. En el capítulo 5 se describe la evolución interanual de *Lavatera*, relacionándola con fluctuaciones climatológicas. Los capítulos 6 a 9 abordan la influencia de ciertas variables ambientales, tanto físicas como biológicas, en la distribución y abundancia de *Lavatera* en Rey. En el capítulo 10 se describen y analizan las propiedades del banco de semillas. La influencia de la depredación en la dinámica de la especie se explora en el capítulo 11. El capítulo 12 incluye la

fase experimental del trabajo, donde se comprueba la influencia del clima y los nutrientes en la germinación y crecimiento de *Lavatera*. En el capítulo 13 se exponen las conclusiones finales. Finalmente, en el último capítulo se proponen una serie de medidas de gestión encaminadas al control de la población de *Lavatera* en Rey.

2. OBJETIVOS

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo consiste en el análisis de los factores físicos y biológicos que pueden influir en la dinámica poblacional de *Lavatera mauritanica*, de modo que sus conclusiones puedan orientar las iniciativas de manejo de dicha especie con vistas a minimizar las interacciones negativas con las colonias reproductoras de la gaviota de Audouin. El ámbito geográfico se circunscribe a la isla del Rey, pues es en ésta donde se han detectado más claramente estos fenómenos episódicos.

Los objetivos concretos que se plantean son numerosos, debido a lo dispar de los interrogantes que se pretenden responder. Los más relevantes se relacionan a continuación.

- ✓ Exploración de las series de datos climáticos disponibles. Este análisis permitirá establecer los efectos de las fluctuaciones climáticas en la población de *Lavatera* y plantear un contraste a través de experimentos en condiciones controladas.
- ✓ Determinar la distribución espacial de *Lavatera mauritanica*, su grado de cobertura en la isla y su relación con aspectos edáficos, topográficos, situación de las colonias y depósitos de guano.
- ✓ Analizar la composición y dinámica del banco de semillas de *Lavatera mauritanica*.
- ✓ Analizar la incidencia de consumidores en la dinámica de la especie.
- ✓ Analizar, en condiciones experimentales, la respuesta de la germinación, establecimiento y crecimiento de *Lavatera* frente a la variación de factores edáficos y climáticos.

3. METODOLOGÍA GENERAL

3. METODOLOGÍA GENERAL

La heterogeneidad de los diferentes capítulos que componen este informe ha de reflejarse inevitablemente en las metodologías empleadas en cada uno de ellos. Por esta razón, se ha creído conveniente incluir un apartado de material y métodos en cada capítulo, con la intención de favorecer una lectura más cómoda y una exposición menos confusa. En este capítulo sólo se detalla la metodología de aquellos trabajos que, por su recurrencia, supondrían una reiteración innecesaria.

3.1. Muestreos de vegetación

Se han utilizado las 58 parcelas permanentes establecidas en 1994 por GENA (aunque en un principio eran 60, no ha sido posible localizar la marca de la parcela nº 3 y la nº 23 no aparece representada en el mapa), a las que hay que sumar otras 13 señalizadas en 1998 (ver plano 1 y tabla 1 del Anexo). Las primeras fueron distribuidas al azar, mientras que las segundas se repartieron principalmente en el extremo norte de la isla, con el objeto de obtener un mayor grado de resolución en esta zona, en la que se solapan uno de los principales núcleos de *Larus audouinii* con una formación de *Lavatera* de gran desarrollo.

Cada una de las parcelas constituye un círculo de 3 m de radio (28,27 m²) en el que se disponen 12 subunidades muestrales de 20 X 20 cm, localizadas en cuatro líneas perpendiculares cuyo origen se sitúa en la marca que identifica cada parcela. La posición exacta de cada subunidad se encuentra señalizada mediante clavos.

En cada una de estas subunidades se midió la cobertura (entendida como el porcentaje de superficie de la proyección ortogonal) de cada especie así como la cobertura conjunta de herbáceas y la cobertura conjunta de leñosas. Los valores obtenidos en cada parcela corresponden al promedio de las 12 subunidades de muestreo. Además se estimó la superficie de suelo desnudo, diferenciando los sustratos duros de los arenosos. Este muestreo se realizó en la primavera de 1998.

3.2. Muestreo de *Lavatera mauritanica*

En los muestreos específicos de *Lavatera mauritanica* se utilizaron las mismas parcelas y subunidades que en el caso del muestreo de vegetación. Se tomaron datos de tres variables estructurales: cobertura, densidad y altura.

La cobertura se estimó de idéntica manera a la descrita para el muestreo general de vegetación.

La densidad se obtuvo contabilizando todas aquellas plantas situadas en el interior de la parcela. No se incluyeron los ejemplares que, pese a presentar parte de su porción aérea incluida en la parcela, quedaban enraizados fuera de la misma. Dado que la superficie es constante para todas las parcelas, la densidad se expresa simplemente como n° de individuos por parcela.

La altura máxima, expresada en cm, corresponde a la altura del individuo más desarrollado en altura.

Los muestreos específicos de *Lavatera* se efectuaron en la primavera de los años 1998, 1999 y 2000.

Aun a riesgo de traicionar la habitual ortodoxia de un apartado metodológico, es conveniente mencionar algunos aspectos relativos a la “sensibilidad” y significado de las variables anteriormente citadas que habrán de tenerse en cuenta en la interpretación de los análisis contenidos en los capítulos que siguen.

Las tres variables están correlacionadas positivamente (ver tabla 3.1 y figuras 3.1 y 3.2), lo que significa que, en promedio, cuanto mayor es la densidad de *Lavatera* en una parcela, mayor es su cobertura y mayor es el porte que alcanzan las plantas. La excepción a este patrón se observa en aquellas parcelas en las que la densidad no supera los 60 individuos. En estos casos es muy frecuente que se den valores de cobertura igual a 0 (ver figura 3.1). Este hecho se debe a las diferencias en la superficie efectiva de muestreo de ambos

métodos: mientras que en el caso de la densidad se contabilizaron todos aquellos individuos que enraizaban en el interior de los 28,27 m² que constituye cada parcela, la cobertura se estimó a partir de 12 subunidades que cubren en su conjunto una superficie de 0,75 m², es decir, un 2,5% del área total. A esto hay que añadir la distribución contagiosa de *Lavatera*, que dificulta cuando la densidad de plantas es baja, su detección con el método de los cuadrados.

	N	r de Pearson	p
Cobertura vs. densidad	55	0,80	0,000
Densidad vs. altura	55	0,67	0,000
Cobertura vs. altura	31	0,71	0,000

Tabla 3.1. Correlaciones de Pearson (r) entre las variables cobertura, densidad y altura máxima de *Lavatera*. En negrita se destacan los valores de p significativos.

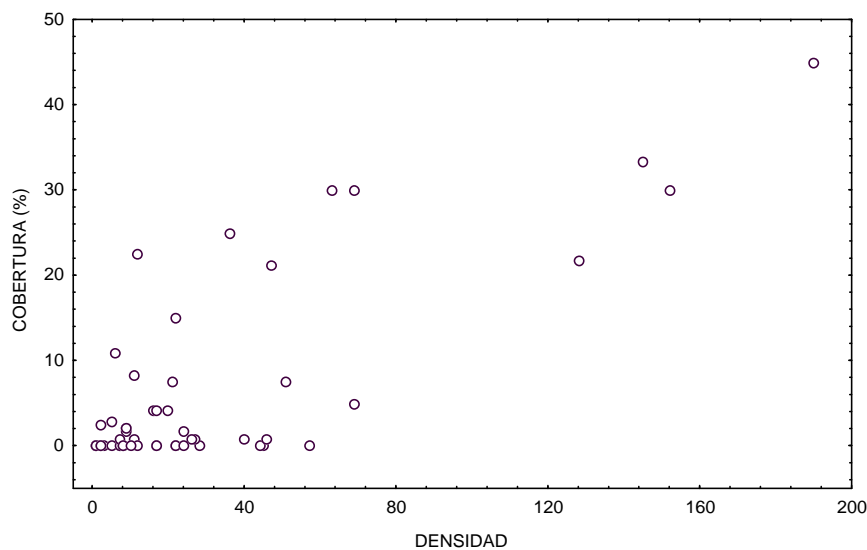


Figura 3.1: Relación entre la densidad y cobertura de *Lavatera*

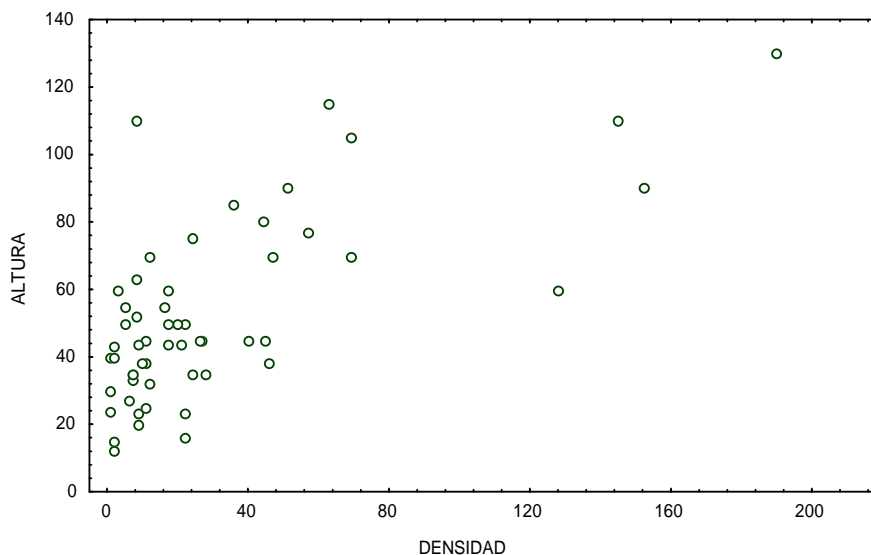


Figura 3.2: Relación entre la densidad y altura de *Lavatera*.

3.3. Análisis estadísticos

La mayor parte de las variables consideradas en este trabajo no presentaron una distribución normal (la comprobación se efectuó mediante el test de Shapiro-Wilk y la observación de la distribución de los residuos). Las transformaciones habituales fueron logarítmicas para las variables continuas ($x' = \log(x+1)$), cuadrática para las variables discretas ($x' = (x+y)^{0,5}$ donde $y=0,5$ ó 1) y angulares para las variables continuas acotadas en un intervalo ($x' = \arcsen(p^{0,5})$ donde p varía entre 0 y 1), aunque en algunos casos la transformación no dio los frutos deseados.

En general, se ha utilizado estadística paramétrica en los análisis de los diferentes capítulos, confiando en la robustez de los tests frente a violaciones de la normalidad, especialmente en los ANOVAs. No obstante, y como medida preventiva, los resultados se cotejaron con alternativas no paramétricas, que siempre arrojaron estadísticos y valores de significación muy parecidos. El motivo por el que se ha optado por los tests paramétricos radica en las mayores posibilidades que ofrecen a la hora de profundizar en la comprobación de diferencias y en las pruebas a posteriori.

Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA (StatSoft, Inc. 1998).

3.4. Presentación del informe, elementos cartográficos y soportes digitales

Además de la presente copia en papel, éste informe se presenta en soporte óptico bajo la versión Microsoft Word 97.

Los datos brutos están contenidos en varios ficheros xls (Excel 97), descritos brevemente en el fichero de texto "Tablas.doc".

Los diferentes planos se presentan en los siguientes ficheros gráficos de Arc View:

- ✓ Parcelas de muestreo: se recoge en un fichero de representación puntual denominado parcelas, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Parcelas dispuestas en 1994.
 - Parcelas dispuestas en 1998.
 - Parcelas con placas cebadas para el estudio de depredación.
 - Parcelas en las que se recogió semillas para el estudio de depredación.

- ✓ Núcleos reproductores de láridos: se recoge en un fichero de representación superficial denominado láridos, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Núcleos de *Larus audouinii*.
 - Núcleos de *Larus cachinnans*.

- ✓ Distribución de *Lavatera mauritanica*: se recoge en un fichero de representación superficial denominado Lavatera, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Distribución de *Lavatera mauritanica* en Rey

- ✓ Distribución de leñosas: se recoge en un fichero de representación superficial denominado leñosas, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Distribución de las especies leñosas en Rey

- ✓ Distribución de sustratos: se recoge en un fichero de representación superficial denominado sustrato, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Roca desnuda caliza
 - Roca desnuda andesítica
 - Suelos sobre andesitas
 - Suelos sobre calizas

- ✓ Distribución de áreas degradadas: se recoge en un fichero de representación superficial denominado sust_alt, en el que se encuentran integrados los siguientes elementos:
 - Áreas degradadas

4. EXPLORACIÓN DE LAS SERIES CLIMÁTICAS

4. EXPLORACIÓN DE LAS SERIES CLIMÁTICAS

En este apartado se analiza la similitud entre las series climáticas del observatorio de Melilla y de la estación meteorológica de islas Chafarinas. El interés primordial reside en la posibilidad de utilizar los datos de la estación de Melilla, mucho más fiables y extensos, como variable explicativa y generadora de hipótesis sobre la dinámica de las poblaciones de *Lavatera* en las Islas Chafarinas.

4.1. Introducción

Cuando se presentaron tanto la oferta que supuso el embrión de este estudio, como el primer informe de contenido metodológico (Peco *et al.*, 1999), se desconocía la calidad y periodicidad de los registros climáticos de la estación de Chafarinas. Tras acceder a esta información, se comprobó la inviabilidad de algunos de los objetivos planteados inicialmente, tales como el análisis de tendencias, la exploración de la homogeneidad interna de las series, etc. El principal problema reside no tanto en la brevedad del período registrado (años 1994-1999), sino más bien en la falta de continuidad y fiabilidad de los datos.

En primer lugar, la estación climática de Chafarinas requiere un volcado periódico de los datos en un ordenador, puesto que su autonomía sólo permite almacenar en memoria la información de unos pocos días (varía en función de la periodicidad seleccionada). Esto requiere la permanencia continua de personal en las islas, situación que no siempre ha tenido lugar. Por otra parte, los fallos o averías de los sensores y de la propia estación han sido más habituales de lo que cabría desear, hecho que no sería demasiado grave si no fuera por las dificultades logísticas que conlleva el traslado de técnicos cualificados o componentes de repuesto hasta las islas. El resultado final es que existen prolongados intervalos de tiempo en los que no se tiene registro climático alguno y cuando los hay, en ocasiones faltan uno o varios de los parámetros.

Por estas razones, la exploración de las series climáticas se ha ceñido a un análisis de correlación en el que se comprueba el grado de similitud entre ambas.

4.2. Material y métodos

Se han utilizado los datos de temperatura media mensual y precipitación mensual procedentes del observatorio meteorológico de Melilla (código de identificación INM: 6000 A) y de la estación de Chafarinas.

El período analizado abarca de 1994 a 1999, con un total de 72 registros (12 meses x 6 años) para Melilla y 40 para Chafarinas. Con los 40 registros comunes se ha realizado una correlación paramétrica (r de Pearson).

4.3. Resultados

Durante el período analizado, las temperaturas medias mensuales de Chafarinas y Melilla han mostrado una alta correlación ($r=0,99$; $p=0,000$), con la única diferencia de que en las islas los meses invernales parecen ser algo menos fríos (ver figura 4.1).

Las precipitaciones mensuales también presentan una correlación significativa ($r=0,85$; $p=0,000$), aunque como era previsible no tan estrecha como en el caso de la temperatura (figura 4.2).

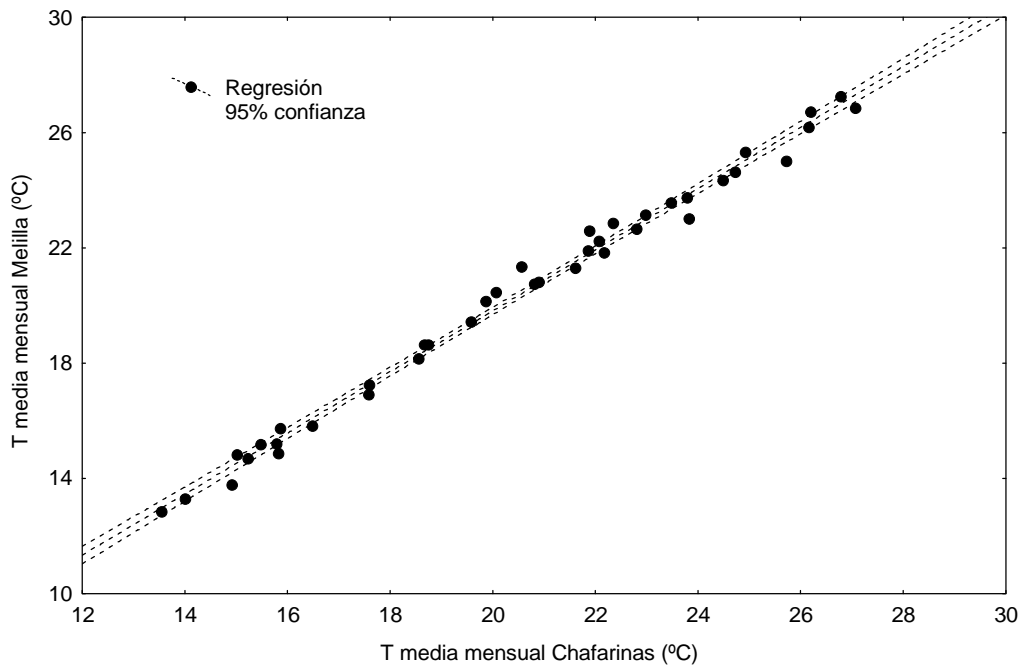
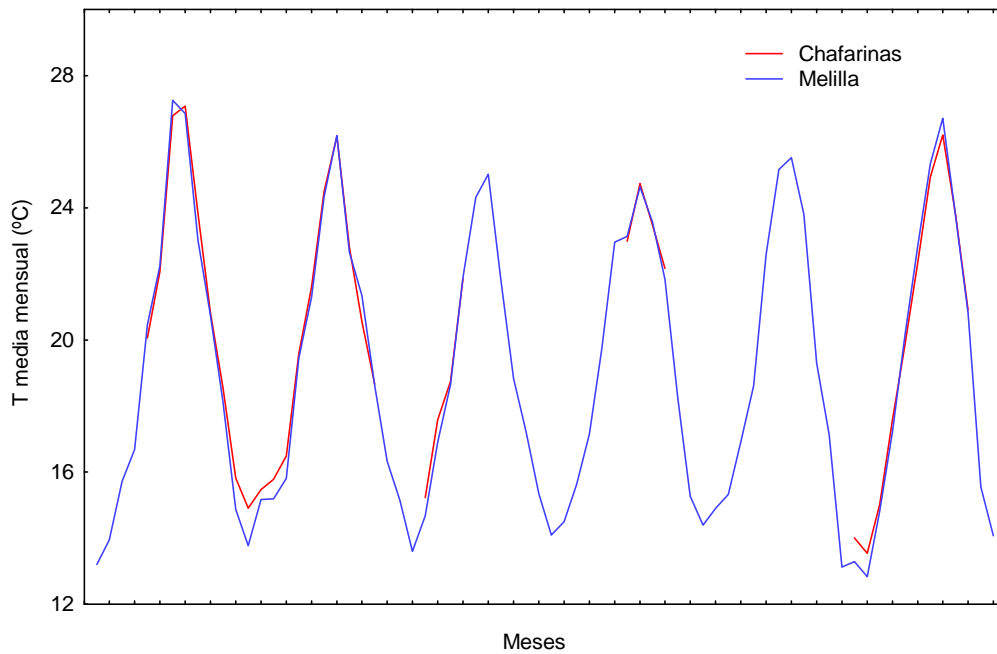


Figura 4.1. Relación entre las temperaturas medias mensuales de las estaciones de Chafarinas y Melilla.

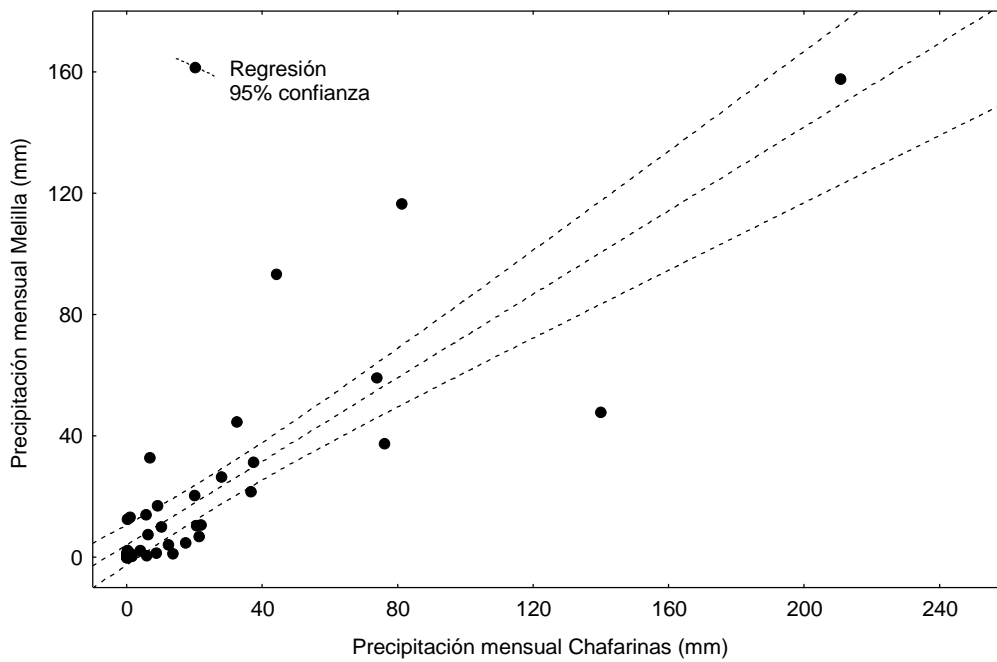
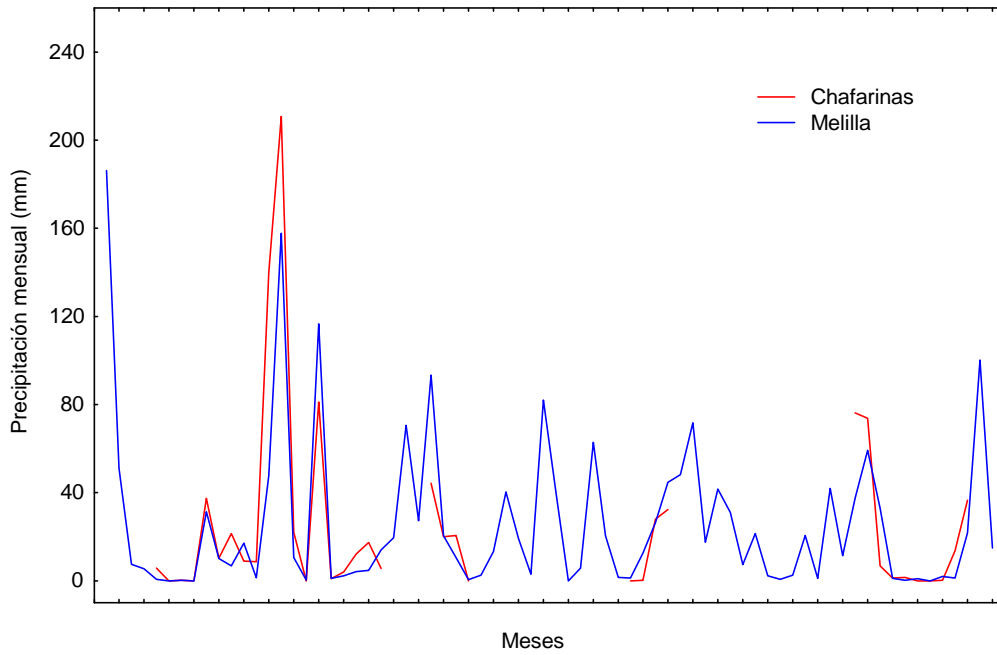


Figura 4.2. Relación entre las precipitaciones mensuales de las estaciones de Chafarinas y Melilla.

4.4. Discusión

Como era de esperar, la temperatura media mensual de Melilla y Chafarinas han resultado muy similares. Ambas localidades se encuentran a una distancia relativamente corta, próximas al mar y a una altitud semejante. Incluso así, la insularidad de las Chafarinas encuentra reflejo en las temperaturas invernales, algo más suaves en el archipiélago.

En el caso de la precipitación, los resultados han de considerarse bastante satisfactorios, ya que en teoría este fenómeno sí podría presentar variaciones sustanciales a pequeña escala. Aunque el continente no dista una larga distancia de las islas Chafarinas, su situación no es comparable a la de Melilla, muy próxima a elevaciones montañosas de respetable altitud que podrían condicionar el régimen pluviométrico de la ciudad. No obstante, y en la práctica, la correlación encontrada resulta lo bastante estrecha como para aceptar los valores de precipitación en Melilla como una buena aproximación de la pluviosidad en Chafarinas.

En definitiva, las similitudes climáticas entre ambas localidades, añadido a la escasa fiabilidad de los registros de Chafarinas, justifican el empleo de los datos de Melilla en aquellos apartados del presente estudio que incluyan, de un modo u otro, el clima como variable a analizar.

**5. EVOLUCIÓN INTERANUAL DE *Lavatera mauritanica*
EN LA ISLA DE REY: UNA EXPLICACIÓN CLIMÁTICA**

5. EVOLUCIÓN INTERANUAL DE *Lavatera mauritanica* EN LA ISLA DE REY: UNA EXPLICACIÓN CLIMÁTICA

El presente capítulo tiene por objeto evaluar las variaciones demográficas de *Lavatera mauritanica* en los últimos años así como dilucidar los parámetros climáticos responsables de tales variaciones.

5.1. Introducción

A la hora de abordar el estudio de la variación interanual de *Lavatera* (o de cualquier otra especie en Chafarinas) y su relación con el clima, surgen dos serias limitaciones: la magra serie de años con información sobre *Lavatera* (agravada por la continua modificación de las metodologías empleadas en los muestreos) y la falta de continuidad de los registros de la estación climática instalada en la isla de Isabel.

Mientras que para el primer inconveniente no existe solución posible, para el segundo se ha optado por utilizar los datos de la estación del aeropuerto de Melilla. A pesar de la relativa distancia a la que se encuentra éste, los resultados obtenidos en el capítulo 4 justifican sobradamente esta decisión.

5.2. Material y métodos

Los datos de vegetación utilizados corresponden a los años 1994, 1996, 1998, 1999 y 2000. Sólo se ha analizado la respuesta de la cobertura, ya que la metodología empleada para estimar la densidad y altura no ha permanecido constante a lo largo de los años. Los muestreos correspondientes a los tres últimos años de la serie son propios (en el capítulo 3 se detalla la metodología seguida), los de los años 1994 y 1996 fueron realizados por GENA (1994,1996). En este sentido, son necesarias ciertas puntualizaciones:

Aunque en 1992 se llevaron a cabo muestreos de vegetación en las tres islas (GENA, 1994) la metodología empleada fue tan diferente a la de años posteriores que no se ha considerado viable incluirlo en los análisis. Así, en

lugar de las 60 parcelas permanentes utilizadas desde 1994, se muestrearon 121 puntos dispuestos al azar. Además, la cobertura fue estimada a partir de la longitud intersectada por cada especie a lo largo de cuatro líneas de 1 m orientadas a los cuatro puntos cardinales.

En los años 1993, 1995 y 1997 no se realizó ningún tipo de seguimiento de la vegetación.

En 1994 se dispusieron las 60 parcelas permanentes que serían las utilizadas en adelante. La cobertura se calculó a partir del porcentaje de cobertura de la proyección ortogonal de cada una de las especies en un total de 10 subunidades cuadradas de 20 cm de lado. Aunque esta metodología no se ajusta exactamente a la de años posteriores (ver capítulo 3) se han considerado asumibles las posibles desviaciones derivadas de ello.

En 1996 se aumentó de 10 a 12 el número de subunidades en cada parcela, fijando además su localización tal y como se describe el capítulo 3. Ésta fue la metodología que se empleó en los años siguientes.

Se ha considerado que las muestras no son independientes puesto que la abundancia de *Lavatera* depende tanto de factores externos como de la reserva de semillas disponible en el banco. Por ello, las comparaciones entre años se han realizado mediante análisis de la varianza de medidas repetidas, de modo que se elimina del "MS Error" las diferencias debidas a la variabilidad entre unidades muestrales.

La serie climática utilizada corresponde a la estación de Melilla (Código de identificación INM: 6000 A) y abarca, de forma prácticamente ininterrumpida, desde 1966 a 2000. Se han descartado los datos recogidos en la estación de Chafarinas por carecer de la continuidad requerida. La estrecha correlación observada entre las variables climáticas de Melilla y Chafarinas permiten la elección de las primeras sin detrimento en la fiabilidad de los resultados.

La precipitación anual se refiere a años agrícolas (septiembre-agosto), con la salvedad de que no se han incluido los meses de marzo a agosto. La razón de esto es que los muestreos se realizaron generalmente en marzo o principios de abril, por lo que el posible efecto de las lluvias caídas tras estas fechas no se verían reflejados en los resultados de dichos muestreos y sí aportarían un ruido innecesario. Tampoco es de esperar que las precipitaciones de abril o mayo puedan influir en la germinación otoñal dado lo prolongado del período de sequía estival.

Como índice aglutinador de la precipitación y la temperatura se ha empleado la formulación de Emberger, aunque en este caso aplicada a años y no a localidades diferentes. Este cociente ombrotérmico tiene como expresión:

$$Q = \frac{100 \times P}{M^2 - m^2}$$

donde P=precipitación total, M=media de las máximas del mes más cálido y m=media de las mínimas del mes más frío.

Se ha utilizado como índice de correlación la r de Pearson.

5.3. Resultados

5.3.1. Evolución interanual de la cobertura de *Lavatera mauritanica*

De los cinco años analizados sólo 1994 muestra un grado de recubrimiento significativamente diferente ($F=28,009$; $p<0,01$). Los restantes años presentan una cobertura homogénea entre ellos (test a posteriori de Tukey: $p>0,3$ en todas las comparaciones) y netamente inferior a la de 1994 (ver tabla 5.1 y figura 5.1).

Año	N	Media	Desviación típica
1994	58	15,06 *	19,36
1996	58	1,32	3,31
1998	58	3,58	8,11
1999	58	4,64	9,32
2000	58	1,78	4,94

Tabla 5.1. Media y desviación típica de la cobertura de *Lavatera* a lo largo de cinco años. Se señalan con asterisco los años “atípicos” estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

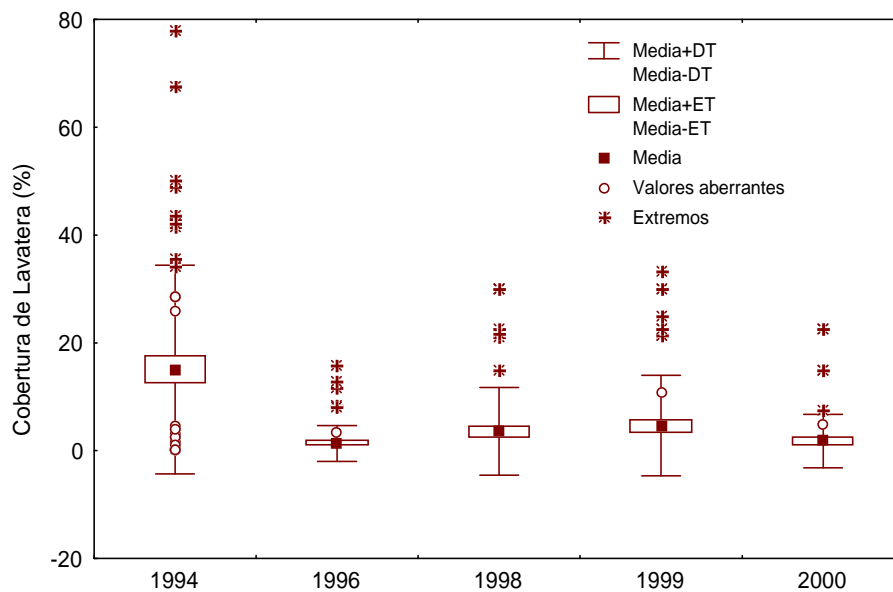


Fig. 5.1. Variación de la cobertura de *Lavatera* a lo largo de cinco años.

5.3.2. Correlaciones de la cobertura de *Lavatera* con variables climáticas

Los valores de precipitación acumulada entre los meses de septiembre y marzo muestran una correlación significativa ($r=0,94$; $p=0,013$) con las coberturas de *Lavatera mauritanica* en los años analizados. Esta relación se fundamenta en los datos de 1994, disminuyendo su capacidad predictiva en los restantes años ($r = -0,21$; $p=0,78$).

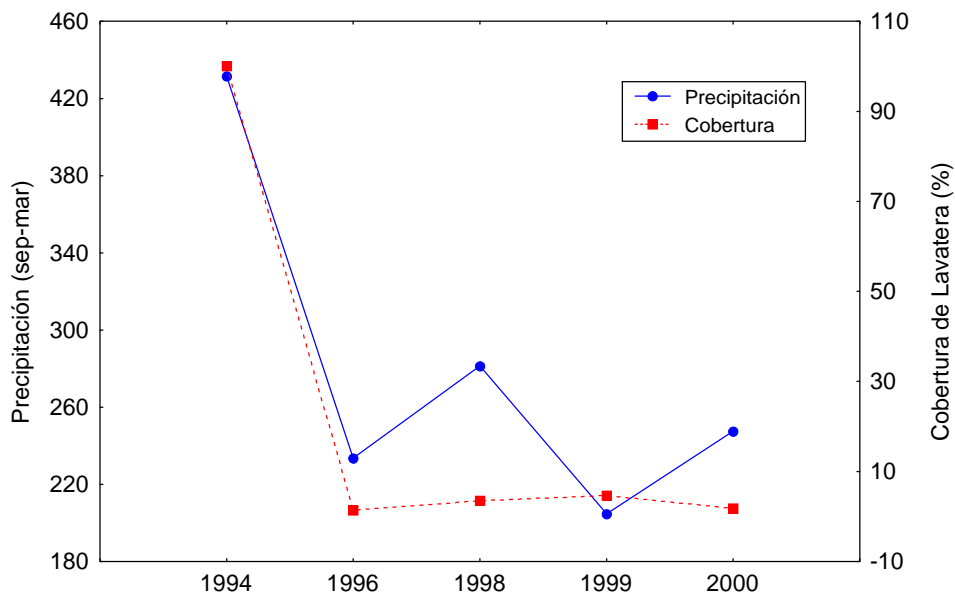


Fig. 5.2. Variaciones en la cobertura de *Lavatera* y en la precipitación acumulada a lo largo de cinco años.

En un análisis más detallado, se han establecido 7 tramos diferentes de precipitación acumulada, correspondientes a los meses de septiembre a marzo. Los coeficientes de correlación obtenidos para cada tramo (ver figura 5.3) parecen apuntar a las precipitaciones de octubre y enero-marzo como las más relevantes de cara a explicar la cobertura de *Lavatera* en primavera.

La influencia de la temperatura en la cobertura de *Lavatera* se ha analizado considerando tres modalidades diferentes: temperatura media, media de las máximas y media de las mínimas. Ninguno de estos parámetros explica de modo significativo las variaciones interanuales de la cobertura de *Lavatera* ($r=0,40$; $p=0,5$, $r=0,07$; $p=0,9$ y $r=0,60$; $p=0,2$ respectivamente).

La acción conjunta de temperatura y precipitación, integradas en un coeficiente ombrotérmico, muestra una correlación significativa ($r=0,87$; $p=0,05$) pero resulta menos explicativa que cuando se considera únicamente la precipitación ($r^2=0,89$ vs. $r^2=0,87$).

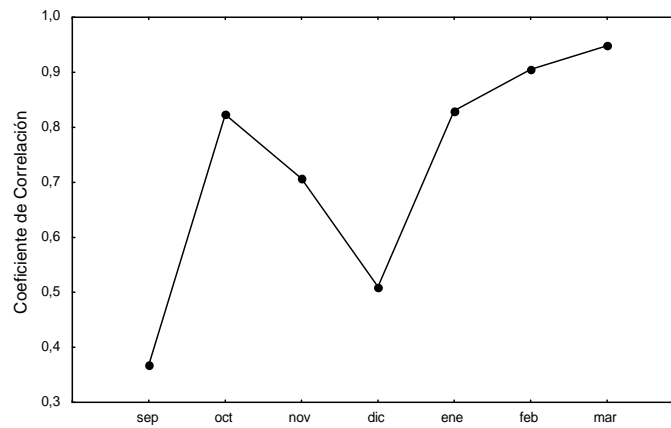


Fig. 5.3. Correlaciones parciales entre la cobertura de *Lavatera* y cada uno de los tramos de precipitación contemplados. p (octubre)= 0,08; p (enero)=0,07; p (febrero)=0,03; p (marzo)=0,01.

Una vez comprobado que la precipitación constituye la variable explicativa más importante, se han ponderado los años con información de *Lavatera* respecto a la serie climática completa (34 años). Considerando como medida de dispersión la desviación típica, 1994 aparece como un año excepcionalmente lluvioso (en realidad el segundo más húmedo de la serie), mientras 1996 y los años 1998-2000 quedan englobados en la banda de años “normales”.

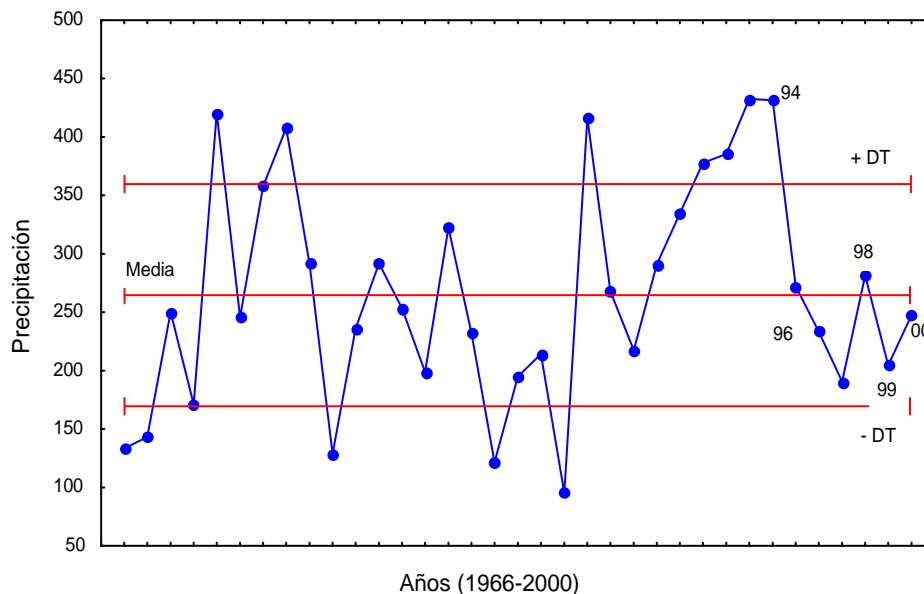


Fig. 5.4. Precipitación de los meses septiembre a marzo a lo largo de los años 1966-2000. Con líneas rojas se señala la media y la desviación típica.

5.4. Discusión

A pesar de que la interpretación de los resultados anteriormente expuestos debe realizarse con la prudencia derivada de la escasez de años con los que ha sido posible establecer comparaciones, el hecho de que uno de estos años haya resultado ser uno de los más lluviosos de los últimos tiempos, permite extraer algunas conclusiones significativas.

A tenor de los resultados, el mejor año para *Lavatera* fue sin duda 1994, agrupándose el resto en un conjunto homogéneo que podría calificarse como de años “normales”. De las variables climáticas analizadas, únicamente la precipitación parece condicionar de forma significativa estas variaciones interanuales, descartándose la temperatura (en sus distintas lecturas) como factor explicativo. Esto se antoja bastante razonable habida cuenta de la sabida estabilidad de este parámetro, más aún tratándose de un clima atemperado por la influencia oceánica. El ombroclima, por el contrario, mucho más proclive a mostrar un comportamiento caótico, se ve reflejado con mayor nitidez en las variaciones de cobertura vegetal, especialmente en el caso de especies herbáceas.

Analizando aisladamente la precipitación por tramos, se observa una especial relevancia de los meses de octubre y de enero a marzo. Este resultado se ajusta perfectamente a la idiosincrasia de las especies de ciclo anual, en las que las precipitaciones de otoño determinan el éxito de la germinación y establecimiento de las plántulas, mientras que las de primavera temprana condicionan el crecimiento y maduración de los ejemplares reproductores (Trumble y Cornish, 1936). Obviamente, esto no significa que las lluvias intermedias no sean importantes, puesto que han de superar un umbral mínimo de “subsistencia”, sino que una vez alcanzado ese nivel, su efecto en la cobertura final es mucho menos acusado.

Todo lo dicho permite calificar a 1994 como un año atípico, tanto por el régimen pluviométrico como por el exuberante crecimiento de *Lavatera*. Un total de 6 años presentan precipitaciones que desbordan la banda definida por la

desviación típica, y sólo 1993 supera la cantidad recogida en 1994. En el extremo opuesto, cinco años pueden considerarse anormalmente secos, aunque la ausencia de uno de estos años en el análisis impide conocer los efectos reales sobre la cobertura de *Lavatera*.

**6. RELACIÓN ENTRE LA TOPOGRAFÍA Y LA
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera
mauritanica***

6. RELACIÓN ENTRE LA TOPOGRAFÍA Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera mauritanica*

En el presente capítulo se analiza la influencia de la inclinación, orientación de la ladera y distancia al mar, en la distribución y abundancia de *Lavatera*.

6.1. Introducción

La influencia de los factores topográficos en la distribución de una especie varía en función de la escala que se considere. En este trabajo se ha optado por analizar sus efectos a escala de parcela, lo que supone un nivel intermedio de aproximación. Una escala mayor, dadas las escasas dimensiones de la isla, habría supuesto una excesiva homogeneización de los datos, mientras que en un nivel de microescala, los detalles habrían enmascarado la interpretación paisajística de las posibles relaciones.

6.2. Material y métodos

Las variables topográficas han sido estimadas en las 71 parcelas destinadas a los muestreos de vegetación (ver capítulo 3 y plano 1 del Anexo).

La orientación de cada parcela fue calculada mediante una brújula asignando cada rumbo obtenido a una de las siguientes clases: 1: NW-NE; 2: NE-SE; 3: SE-SW y 4: SW-NW. Esta clasificación tiene por objeto detectar el efecto de dos parámetros ambientales diferentes, la insolación (componentes norte y sur) y la exposición a los vientos dominantes (poniente y levante).

La inclinación fue estimada visualmente, estableciendo las siguientes clases: 1: suave; 2: media; 3: alta y 4: muy alta.

Con la variable “distancia al mar” se pretende comprobar el posible efecto del hálito marino en la distribución y abundancia de *Lavatera*. El valor de la distancia al mar en cada parcela se ha estimado mediante el producto de la distancia (en metros) hasta la línea de costa más cercana por la altitud sobre el

nivel del mar (en metros). Ambas dimensiones fueron calculadas a partir de la cartografía digital facilitada por el OAPN. Se ha desestimado incluir en los análisis la altitud como variable independiente, por considerar que su interpretación habitual, reflejo de un gradiente térmico, carece de sentido en el ámbito de Chafarinas.

El efecto de la inclinación y la orientación se ha comprobado mediante análisis de la varianza unifactoriales. En el caso de la inclinación, por tratarse de datos ordinales, se ha realizado además una correlación no paramétrica (r de Spearman). Finalmente, la influencia de la distancia al mar se exploró mediante un correlación paramétrica (r de Pearson).

6.3. Resultados

Únicamente la distancia al mar ha mostrado una relación significativa con la densidad, cobertura o altura de *Lavatera* (ver tablas 6.1 y 6.2).

		<u>E</u>	<u>P</u>
Orientación	Cobertura	2,12	0,105
	Densidad	1,88	0,140
	Altura	0,45	0,711
Inclinación	Cobertura	0,23	0,868
	Densidad	0,608	0,611
	Altura	0,153	0,927

Tala 6.1. ANOVA del efecto de la orientación y la inclinación en la cobertura, densidad y altura de *Lavatera*.

		Coef. de correlación	p
Inclinación	Cobertura	0,02	0,84
	Densidad	-0,14	0,22
	Altura	0,02	0,85
Distancia al mar	Cobertura	0,12	0,28
	Densidad	0,27	0,01
	Altura	0,25	0,06

Tabla 6.2. Correlación entre la inclinación (r de Spearman) y distancia al mar (r de Pearson) de las parcelas y la cobertura, densidad y altura de *Lavatera*.

6.4. Discusión

Aunque la correlación entre la distancia al mar y la densidad y altura de *Lavatera* ha resultado significativa y marginalmente significativa, respectivamente, el bajo índice de correlación obtenido minimiza cualquier interpretación biológica.

No es de extrañar la ausencia relación entre las variables topográficas analizadas y la distribución y abundancia de *Lavatera mauritanica*. A la reducida extensión de la isla, que dificulta la existencia de contrastes destacables, hay que añadir la falta de puntos de muestreos en el único biotopo netamente diferenciado, los acantilados puros. Si se hubiese incluido este ambiente, es seguro que se habrían obtenido diferencias significativas en las tres variables: son las zonas más próximas al mar, con mayor inclinación, en general orientados su mayor parte hacia el este, y todos ellos carecen de *Lavatera*. En todo caso, es tan abismal la diferencia que separa a los acantilados del resto de la isla, que no parece de sentido común analizar ambos sistemas conjuntamente.

**7. RELACIÓN ENTRE EL SUSTRATO Y LA
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera*
*mauritanica***

7. RELACIÓN ENTRE EL SUSTRATO Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera mauritanica*

En este capítulo se analiza la influencia del tipo de sustrato sobre las formaciones de *Lavatera mauritanica*. Basándose en los datos de Clemente *et al.* (1998), se establece una tipificación de los diferentes sustratos y se describen las principales diferencias fisicoquímicas de los distintos suelos presentes en la isla de Rey. Por último, y con el fin de establecer un marco comparativo, se analiza la influencia del sustrato sobre las tres especies leñosas más abundantes en la isla (*Atriplex halimus*, *Suaeda vera* y *Lycium intricatum*) y sobre las herbáceas *Chenopodium murale* y *Diploaxis brevisiliqua*, dos taxones frecuentes y, a priori, con diferentes apetencias ecológicas.

7.1. Introducción

La isla de Rey forma parte, junto con Isabel y Congreso de una banda volcánica que discurre desde el NE de Marruecos hasta Túnez. Los materiales dominantes son, por lo tanto, de origen magmático (fundamentalmente andesitas piroxénicas) pero en superficie pueden observarse extensas costras calizas cuyo espesor y grado de cimentación es variable. En general, los afloramientos andesíticos se disponen en forma de un cinturón más o menos extenso alrededor de la isla, coincidiendo con las zonas de mayor pendiente y con los acantilados. Los depósitos calizos se localizan preferentemente en las zonas altas, de pendiente menos acusada, estando mejor conservados en el centro y sur de la isla y hallándose desmantelados en las cotas más altas del extremo norte y de los promontorios al sur de La Sartén.

Sobre estos sustratos se desarrollan litosuelos de escasa potencia, fuertemente influenciados por el hálito marino y los depósitos de guano procedentes de las colonias de gaviotas. Las formaciones edáficas más frecuentes corresponden a suelos calizos sobre costra, restringiéndose los suelos sobre andesitas a los enclaves más elevados (buena parte del extremo norte y las partes más altas del primer, segundo y tercer promontorios).

Por último, cabe destacar la presencia de algunos enclaves fuertemente alterados por la mano del hombre: el cementerio y la Casa de las Herramientas junto con sus alrededores, los senderos que recorren la isla, los búnkers, los restos del escudo de Regulares en el primer promontorio y algunas zonas en el extremo norte. Las evidencias de esta alteración son, aparte de las construcciones en sí mismas, la acumulación de cascotes calizos y la remoción del sustrato. Como consecuencia de esto, las especies leñosas se presentan con muy bajas coberturas o incluso han desaparecido, creándose biotopos favorables a herbáceas de ciclo anual.

7.2. Material y métodos

Se ha caracterizado el tipo de sustrato de cada parcela en función de dos factores: la naturaleza litológica y el desarrollo de suelo.

En lo que respecta a la naturaleza litológica del sustrato se han establecido dos categorías: (i) sustratos en los que predominan los materiales calcáreos y (ii) sustratos en los que predominan los materiales no calcáreos (fundamentalmente andesitas).

El desarrollo de suelo se ha categorizado en tres niveles: (i) roca desnuda, (ii) suelos muy someros (iii) suelos someros. En el primer caso, sobre la roca pueden presentarse acumulaciones de tierra en oquedades y fisuras, pero siempre de escasa potencia y de forma localizada. La roca desnuda andesítica correspondería a aquellos afloramientos magmáticos que, ya sea por su elevada pendiente o por su vulnerabilidad frente a procesos erosivos y de transporte, no son aptos al desarrollo de un suelo. Por su parte, la roca desnuda calcárea corresponde a costras de caliche superficiales.

Para la caracterización fisicoquímica de los suelos se han utilizados los datos de Clemente *et al.* (1998). En dicho documento se presentan los análisis de un total de 15 perfiles edáficos, 6 de los cuales corresponden a suelos sobre andesitas y el resto a suelos sobre costra caliza. De cada perfil se dan los

valores medios de 17 parámetros físicos y químicos, distinguiendo en los suelos de más potencia hasta tres niveles de profundidad. Basándose en esta información se analizan los parámetros responsables de las principales diferencias entre ambos tipos de suelo. Se han comparado por separado las cualidades de la capa superficial y profunda de suelo, por entender que su influencia puede diferir según la fase del ciclo biológico que se considere (germinación-plántula joven y ejemplar maduro).

Las variables utilizadas en relación con la estructura de *Lavatera* han sido la densidad, cobertura y altura. En el caso de las restantes especies estudiadas en este capítulo sólo se ha contrastado la respuesta de la variable cobertura. La metodología empleada en los muestreos se detalla en el capítulo 3. Los datos utilizados corresponden al muestreo de la primavera de 1998.

Las diferencias entre los suelos andesíticos y calcáreos, en sus diferentes horizontes, se han testado mediante el test de la t. Para contrastar la respuesta de la vegetación frente a los distintos tipos de sustrato se ha empleado un análisis de la varianza (ANOVA) con dos factores (naturaleza del sustrato y profundidad del suelo). Los niveles dentro de los factores son dos para el caso de la "naturaleza del sustrato" (calcáreo y no calcáreo o andesítico) y tres para el caso de la profundidad (roca desnuda, suelo muy somero y suelo somero). El tamaño muestral fue 71.

7.3. Resultados

7.3.1. Diferencias fisicoquímicas entre los suelos sobre andesitas y los suelos sobre costra caliza

En la tabla 7.1 se exponen los valores promedio de cada parámetro. Se han destacado con un asterisco aquellos en los que la diferencia es significativa ($\alpha=0,05$) y con un superíndice los que presentan diferencias marginalmente significativas.

Parámetro	Suelos sobre andesitas		Suelos sobre calizas	
	<u>Sup</u>	<u>Prof</u>	<u>Sup</u>	<u>Prof</u>
Arena (%)	64,28 *	55,00	49,75 *	48,33
Limo (%)	20,75	25,52	24,21	24,41
Arcilla (%)	15,13 *	19,50 ¹	26,04 *	27,35 ¹
Carbonatos (%)	3,30 *	7,45	10,44 *	21,51
Materia orgánica (%)	7,23 ²	2,50	4,41 ²	2,51
N orgánico (%)	0,68 *	0,22	0,30 *	0,18
pH	6,46 ³	6,85	6,86 ³	7,40
Conduc. Eléc. (dS/m)	14,51	9,67	7,65	14,78
Nitratos (mg/l)	1617,6	915,33	569,77	494,5
P disponible (ppm)	248,16	107,75	189,22	62,83
K disponible (ppm)	1170,83	979,00	1101,44	843,33
Ca disponible (ppm)	3168,66	2524,75 *	4040,33	4896,50 *
Mg disponible (ppm)	825,50 *	729,00	586,11 *	668,00

Tabla 7.1. Valores medios de los parámetros analizados en los diferentes tipos de sustratos. Se destaca con un asterisco los casos en los que se detectan diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre los suelos andesíticos y los calizos. Con un superíndice se señalan los casos en los que la significación es marginal: 1 ($p=0,08$), 2($p=0,0507$), 3($p=0,07$).

Aceptando como válido un $\alpha=0,08$, los datos que se muestran en la tabla 7.1 permiten definir a los suelos andesíticos, en contraposición con los calizos, como suelos con un mayor porcentaje de arena y una mayor riqueza en materia orgánica, nitrógeno orgánico y magnesio disponible. Por el contrario, los suelos desarrollados sobre costras calizas presentan un mayor contenido de arcillas y carbonatos, siendo más ricos en calcio disponible. El pH es más alto en en los suelos calcáreos. Estas diferencias se observan principalmente en el horizonte superior del suelo, a excepción del contenido en arcilla, superior en los suelos calcáreos en toda su profundidad, y del calcio disponible, cuya mayor abundancia en los suelos calcáreos sólo resulta estadísticamente significativa en los horizontes inferiores.

7.3.2. Respuesta de la densidad de *Lavatera mauritanica*

Ni la profundidad ni la naturaleza del sustrato parecen influir en la densidad de *Lavatera* (ANOVA: $F=2,32$; $p=0,10$ y $F=1,70$; $p=1,96$ respectivamente). Aunque sin alcanzar diferencias estadísticamente significativas, se observa no obstante una mayor densidad media en las parcelas sobre sustratos andesíticos ($\bar{x} = 29,58$; $DT=20,08$ vs. $\bar{x} = 20,08$; $DT=31,99$). En cuanto a la profundidad, los valores más altos de densidad corresponden a los suelos someros, seguidos de la roca desnuda y finalmente de los suelos muy someros ($\bar{x} = 32,26$; $DT=36,42$, $\bar{x} = 22,25$; $DT=44,45$, $\bar{x} = 19,86$; $DT=31,70$ respectivamente).

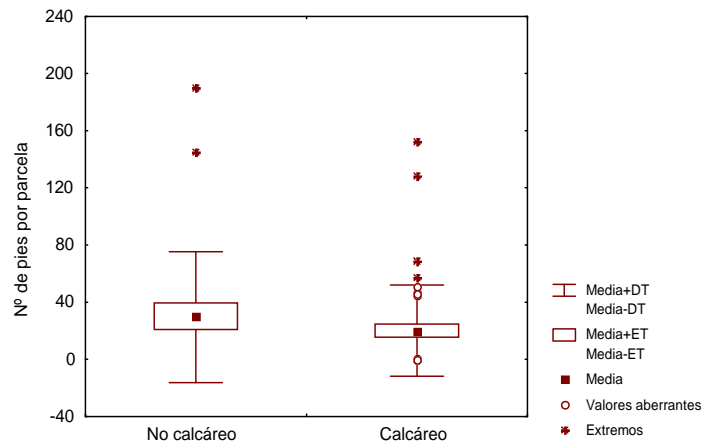


Figura 7.1. Densidad de *Lavatera* en función de la naturaleza del sustrato

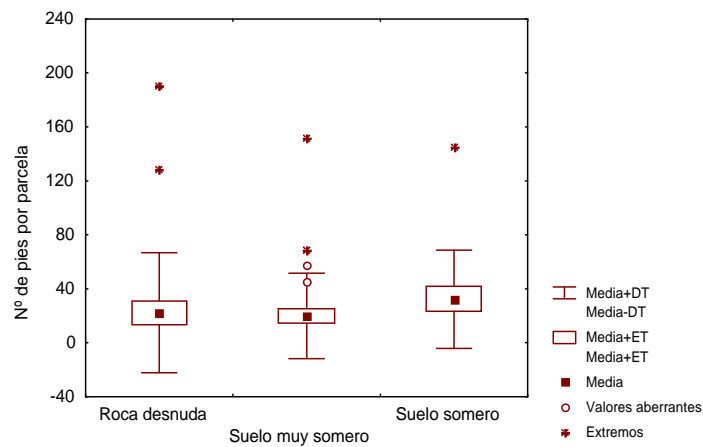


Figura 7.2. Densidad de *Lavatera* en función de la profundidad del sustrato.

7.3.3. Respuesta de la cobertura de *Lavatera mauritanica*

De los dos factores considerados en la tipificación del sustrato (naturaleza calcárea vs andesítica y profundidad del suelo), sólo el primero determina diferencias significativas en la cobertura de *Lavatera* (ANOVA: $F=11,04$; $p=0,001$), dándose los valores más altos en aquellas parcelas en las que el sustrato predominante es de tipo andesítico ($\bar{x} = 8,19$; $DT=12,87$ frente a $\bar{x}=3,12$; $DT=7,57$).

La profundidad del suelo no parece influir significativamente en el grado de cobertura de *Lavatera* (ANOVA: $F=2,30$; $p=0,10$) a pesar de que los promedios de cobertura son mayores en las parcelas con mayor desarrollo edáfico (suelos someros: $\bar{x} = 8,52$; $DT=12,01$ suelos muy someros: $\bar{x} = 4,12$; $DT=8,64$ roca desnuda: $\bar{x} = 3,48$; $DT=9,89$). Por último, no se observa interacción entre ambos factores (ANOVA: $F=0,82$; $p=0,44$).

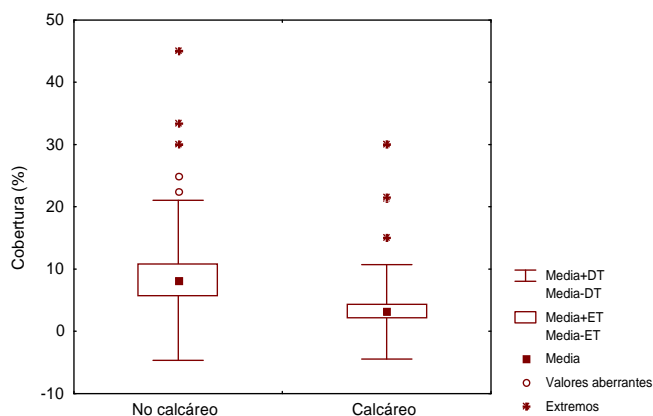


Figura 7.3. Cobertura de *Lavatera* en función de la naturaleza del sustrato.

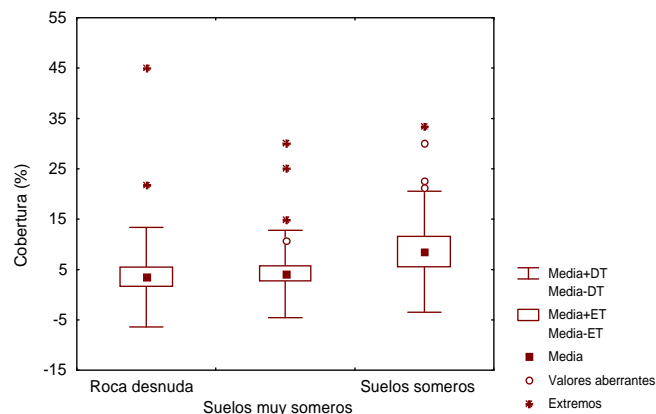


Figura 7.4. Cobertura de *Lavatera* en función de la profundidad del sustrato

7.3.4. Respuesta de la altura de *Lavatera*

En general, se observa la misma tendencia que en los casos de la densidad y la cobertura. Las mayores alturas se observan en aquellas parcelas con sustrato no calcáreo ($\bar{x}_{\text{no calcáreo}} = 49,70$; $DT = 34,18$, $\bar{x}_{\text{calcáreo}} = 36,23$; $DT = 31,03$) y suelos más profundos ($\bar{x}_{\text{roca desnuda}} = 35,79$; $DT = 30,58$, $\bar{x}_{\text{suelo muy somero}} = 36,50$; $DT = 33,26$; $\bar{x}_{\text{suelo somero}} = 57,93$; $DT = 30,07$), aunque sólo resulta estadísticamente significativo el factor profundidad ($F = 3,16$; $p = 0,048$). No se observa interacción entre ambos factores ($F = 0,98$; $p = 0,37$).

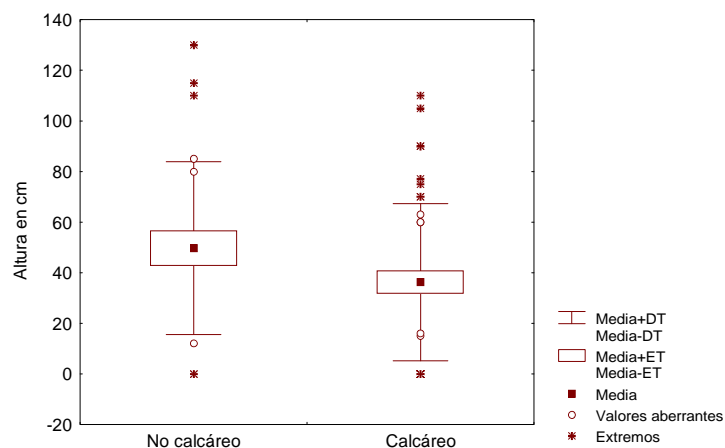


Figura 7.4. Altura de *Lavatera* en función de la naturaleza del sustrato.

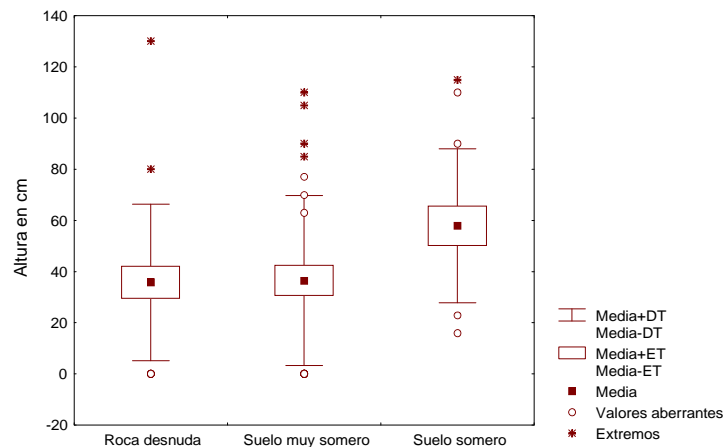


Figura 7.6. Altura de *Lavatera* en función de la profundidad del sustrato.

7.3.5. Respuesta de la cobertura de *Atriplex halimus*, *Suaeda vera*, *Lycium intricatum*, *Chenopodium murale* y *Diploaxis brevisiliqua* al tipo de sustrato

Chenopodium murale muestra un comportamiento muy similar al de *Lavatera mauritanica*, presentándose con mayores coberturas en suelos profundos desarrollados sobre andesitas. *Diploaxis brevisiliqua*, por el contrario, parece seleccionar preferentemente los sustratos calcáreos, no mostrando diferencias significativas en cuanto a la potencia del suelo.

Entre las especies leñosas, la naturaleza del sustrato sólo resulta un factor significativo para *Atriplex halimus*, mucho más abundante sobre suelos calcáreos. La misma tendencia aparece en *Lycium intricatum*, aunque en esta ocasión sin refrendo estadístico. *Suaeda vera*, por su parte, mostraría inclinaciones más parecidas a *Lavatera mauritanica* y *Chenopodium murale*.

La respuesta frente a la profundidad del sustrato también varía en las distintas especies, aunque sólo resulta estadísticamente significativas en los casos de *Lycium intricatum* (selecciona negativamente la roca desnuda) y *Chenopodium murale* (selección positiva de los suelos más profundos).

En la tabla 7.2 se muestran los promedios de las coberturas de cada especie para cada nivel dado así como las diferencias significativas ($\alpha=0,05$). En ningún caso ha resultado significativa la interacción entre factores.

Especie	Naturaleza del sustrato		Profundidad del sustrato			Preferencias	
	Andesítica	Calcárea	Roca	Muy somero	Somero	A/C	R/MS/S
Atriplex	7,58	13,93	13,55	14,19	3,83	C	
Suaeda	22,46	18,13	30,12	13,90	14,91		
Lycium	4,89	11,24	1,94	13,75	10,61		MS/S
Chenopodium	11,96	5,12	3,33	6,57	15,83	A	S
Diplotaxis	0,41	8,44	3,02	6,21	9,02	C	

Tabla 7.2. Valores medios de cobertura para cada uno de niveles en los que se ha clasificado el tipo de sustrato. En las dos últimas columnas se indican aquellos niveles que son “seleccionados” positivamente ($\alpha=0,05$).

En la figura 7.7 se expresan gráficamente los resultados anteriores mediante un análisis de componentes principales. El primer factor de extracción, en el eje horizontal, discrimina dos grupos claramente separados por una cesura neta, que corresponderían a las especies con “apetencias” andesíticas en el extremo negativo y a las especies “calcícolas” en el extremo positivo. El segundo factor, en el eje vertical, determina un gradiente de profundidad del suelo, situándose en el extremo positivo las especies afines a sustratos rocosos y en el extremo negativo las que prefieren suelos más profundos.

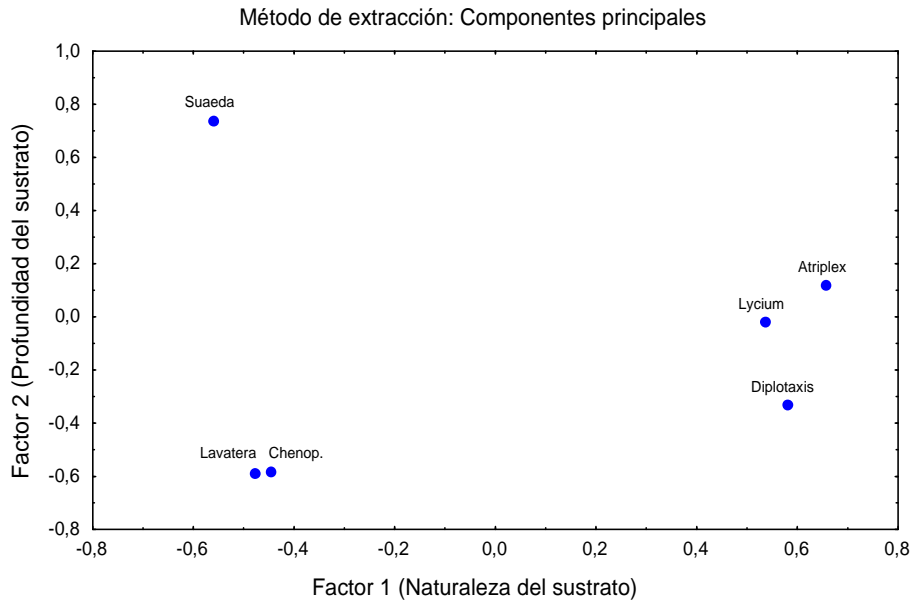


Figura 7.7. Resultado del ACP obtenido a partir de los valores de cobertura de *Atriplex halimus*, *Suaeda vera*, *Lycium intricatum*, *Lavatera mauritanica*, *Chenopodium murale* y *Diplotaxis brevisliqua*. Varianza total absorbida: 52,52%.

7.4. Discusión

En los apartados precedentes se ha comprobado que existe una heterogeneidad, tanto física como química, en los diversos materiales que conforman los suelos de la isla de Rey. Las diferencias se establecen principalmente en los niveles edáficos superficiales, atenuándose en las capas más profundas. La división más importante es la que agrupa a los suelos sobre materiales andesíticos por un lado y a los suelos sobre costra caliza por otro.

Del análisis de la distribución y abundancia de las especies contempladas en este capítulo, se desprende que existe un comportamiento diferencial que puede ser explicado por la naturaleza del sustrato, aunque no es posible aislar las variables fisicoquímicas responsables, ni en qué medida participan cada una de ellas.

Atriplex y *Lycium* son las especies que contribuyen en mayor cuantía a la fisionomía del matorral dominante en Rey, siendo *Diplotaxis* una de las herbáceas más fieles en el cortejo florístico de estas formaciones, claramente

asociadas a sustratos calcáreos. *Suaeda vera*, por su parte, parece no mostrar preferencias en cuanto a la naturaleza del sustrato, resultando por lo tanto la especie leñosa más abundante sobre andesitas, especialmente cuando éstas afloran en forma de roca madre.

Todo esto apunta a los suelos relativamente profundos desarrollados sobre andesitas como los menos “apetecidos” por este conjunto de especies, siendo precisamente en estos enclaves donde parecen medrar con mayor vigor *Lavatera mauritanica* y *Chenopodium murale*. Es probable que estas dos especies alcancen sus mayores densidades en este tipo de sustratos no tanto por que se aproximen a su óptimo ecofisiológico sino, más bien, a causa de la menor competencia interespecífica que se establece en ellos. Esta hipótesis se ve apoyada por los casos de las parcelas 32 y 33, localizadas en el interior del cementerio y sobre sustrato calizo. La evidente acción antropógena ha dado como resultado la completa eliminación de las especies leñosas de modo que la cobertura vegetal se reduce a un denso herbazal dominado por *Lavatera* y *Diploaxis* (que sigue siendo fiel a los sustratos calizos). Aunque en forma menos obvia, es posible observar un fenómeno similar en otras zonas perturbadas situadas sobre calizas (Casa de la Herramienta, escudo de los Regulares, proximidades del cementerio, etc).

**8. RELACIÓN ENTRE LA VEGETACIÓN Y LA
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera*
*mauritanica***

8. RELACIÓN ENTRE LA VEGETACIÓN Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera mauritanica*

En este capítulo se estudia la distribución espacial de *Lavatera mauritanica* en la isla de Rey, relacionándola con diversas variables relativas a la estructura y composición de la vegetación.

8.1. Introducción

La vegetación de Rey se compone, en esencia, de tres unidades claramente diferenciadas. En los acantilados se desarrollan comunidades rupícolas aerohalófilas, caracterizadas por la presencia de *Asteriscus maritimus*. Las formaciones de matorral, que cubren en mayor o menor grado el resto de la isla, están constituidas fundamentalmente por taxones halonitrófilos como *Atriplex halimus*, *Suaeda vera* y *Lycium intricatum*, resultando muy escasa *Salsola oppositifolia*. La competencia radicular que se establece entre los distintos individuos origina formaciones abiertas, con numerosos claros en los que se instalan comunidades terofíticas más o menos nitrófilas, con *Stachys ocymastrum*, *Chenopodium murale*, *Diploaxis brevisiliqua*, *Lavatera mauritanica*, etc. Estas formaciones herbáceas presentan una gran variación interanual, tanto en lo que respecta al grado de cobertura como a la composición específica, probablemente debido a la irregularidad de las precipitaciones (Blanco, 1988).

Bajo un marco sintaxonómico, la vegetación de acantilados se incluye en la clase *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl, 1947, mientras que los matorrales halonitrófilos se asimilan a la clase *Pegano-Salsoletea* Br.-Bl. *et al.* O. Bolos, 1957. Las comunidades herbáceas de desarrollo estival se encuadran en el orden *Polygono-Chenopodietalia* R. Tx. y Lohmeyer *in* R. Tx 1959 em; las de floración primaveral corresponden a la *Chenopodietalia muralis* Br.-Bl. 1936 em. O. Bolos, 1962 (Asensi & Salvotierra, 1980).

Los principales factores ambientales que condicionan el recubrimiento vegetal de Rey son el régimen termopluviométrico, que sitúa a las islas Chafarinas en

el piso termo-mediterráneo semiárido (las temperaturas medias anuales rondan los 16-20 °C, y la precipitación media anual los 350 mm), el elevado número de gaviotas que nidifican en la isla, lo que supone un gran aporte de nutrientes al sustrato, la existencia de fuertes vientos, y una elevada humedad ambiental saturada en sales.

8.2. Material y Métodos

Los muestreos de vegetación se llevaron a cabo según la metodología que se detalla en el capítulo 3.

La ordenación de especies y parcelas se ha realizado mediante un análisis de componentes principales, tomando como información base la cobertura de aquellas especies cuya frecuencia de aparición fue superior al 5%. Se han incluido las coberturas de roca y suelo desnudo como elementos específicos de igual significación que los taxones vegetales.

La asociación entre variables se ha estimado mediante el índice de correlación de Pearson (r), aplicando a los p valor obtenidos la corrección secuencial de Bonferroni (Holme, 1979; Rice, 1989).

En las correlaciones que implican a la variable "altura de *Lavatera*" se han excluido las parcelas en las que la densidad fue 0.

8.3. Resultados

Los resultados de los muestreos de vegetación correspondientes a la primavera de 1998 se encuentran reflejados en la tabla 2 del Anexo.

La ordenación de las especies permite discriminar tres grupos netamente diferenciados. En el extremo positivo del segundo factor se sitúan *Lycium intricatum*, *Atriplex halimus* y *Diploaxis brevisiliqua*. Todas las especies herbáceas, a excepción de *Diploaxis*, se agrupan en un conjunto que incluye también al "suelo desnudo". El tercer grupo, constituido por *Suaeda vera* y

“roca desnuda”, aparece claramente aislado en el polo negativo del primer factor.

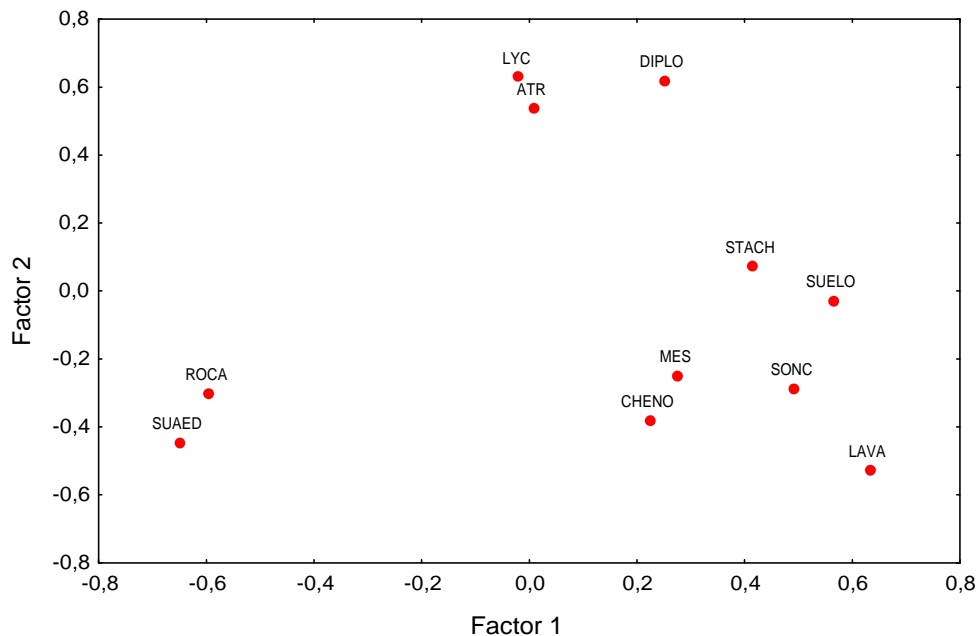


Figura 8.1. Resultado del ACP obtenido a partir de los valores de cobertura de aquellas especies cuya frecuencia de aparición es superior al 5%. Varianza total absorbida: 36,7%. Abreviaturas: SUA=*Suaeda vera*, LYC=*Lycium intricatum*, ATR=*Atriplex halimus*, DIPLO=*Diploaxis brevisiliqua*, CHENO=*Chenopodium murale*, MESE=*Mesembryanthemum crystallinum*, STACH=*Stachys ocymastrum*, SONC=*Sonchus tenerrimus*, ROCA= Roca desnuda, SUELO= Suelo desnudo y LAVA=*Lavatera mauritanica*.

La ordenación de las parcelas (ver figura 8.2) muestra un patrón algo confuso, aunque es posible observar cierta segregación entre las parcelas con *Lavatera* (en color rojo) y las parcelas con elevada cobertura de leñosas (en color verde). Hay que señalar, no obstante, que en cinco casos coinciden ambas circunstancias en la misma parcela.

Un aspecto importante a tener en cuenta a la hora de interpretar estos análisis es la gran superficie de las parcelas (28 m²), lo que a priori puede posibilitar la coexistencia de diferentes *ambientes* en una misma unidad de muestreo y enmascarar la asociación entre especies y la detección de agrupaciones.

Los análisis de correlación (tabla 8.1) muestran que la densidad, cobertura y altura de *Lavatera* están negativamente correlacionadas con la cobertura total de leñosas, que a su vez se encuentra negativamente correlacionada con la cobertura total de herbáceas. La presencia de suelo desnudo muestra una correlación significativamente positiva con la cobertura de *Lavatera*. La misma tendencia se observa en las variables densidad y altura, pero en este caso la significación obtenida es marginal.

	N	r de Pearson	p
Cobertura leñosas vs. cobertura <i>Lavatera</i>	71	-0,512	0,000*
Cobertura leñosas vs. densidad <i>Lavatera</i>	71	-0,239	0,044
Cobertura leñosas vs. cobertura herbáceas	71	-0,549	0,000*
Cobertura herbáceas vs. cobertura <i>Lavatera</i>	71	0,166	0,164
Cobertura herbáceas vs. densidad <i>Lavatera</i>	71	-0,020	0,866
Cobertura suelo vs. cobertura <i>Lavatera</i>	71	0,286	0,015*
Cobertura suelo vs. densidad <i>Lavatera</i>	71	0,229	0,054
Cobertura roca vs. cobertura <i>Lavatera</i>	71	-0,139	0,246
Cobertura roca vs. densidad <i>Lavatera</i>	71	-0,114	0,341
Cobertura leñosas vs. altura <i>Lavatera</i>	55	-0,275	0,041
Cobertura herbáceas vs. altura <i>Lavatera</i>	55	0,132	0,337
Cobertura roca vs. altura <i>Lavatera</i>	55	-0,206	0,130
Cobertura suelo vs. altura <i>Lavatera</i>	55	0,261	0,054

Tabla 8.1. Resultado de las correlaciones obtenidas entre las variables relacionadas con la vegetación y la densidad, cobertura y altura de *Lavatera*. Se ha destacado con negrita los valores de p significativos. Un asterisco señala los valores de p significativos tras aplicar la corrección secuencial de Bonferroni.

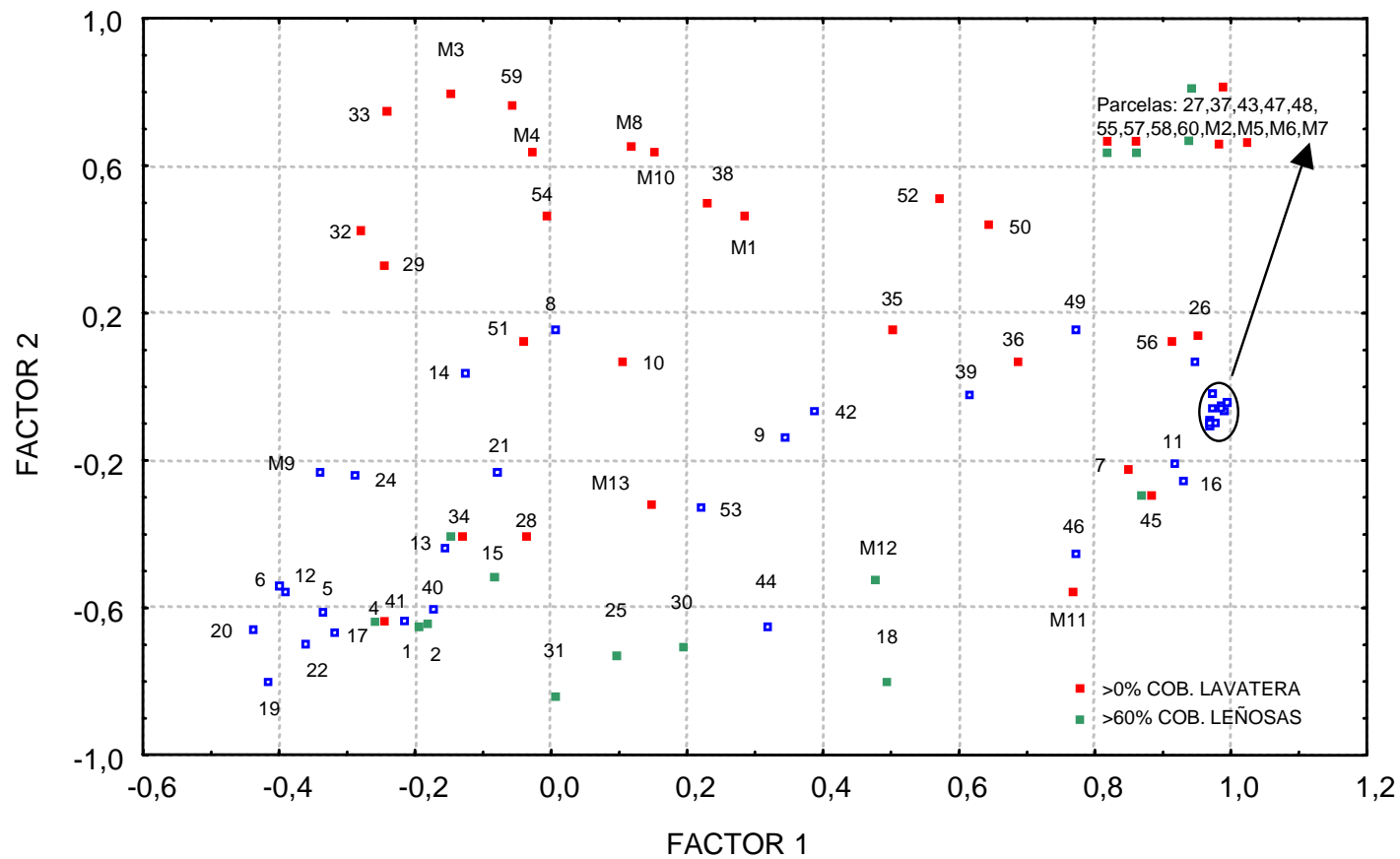


Figura 8.2. Proyección de las parcelas de muestreo resultante del análisis de componentes principales (ACP). Varianza total absorbida: 54,2 %. Se han rotulado en rojo aquellas parcelas en las que la cobertura de *Lavatera*>0%, en verde las que poseían una cobertura de leñosas>60%.

8.4. Discusión

Los resultados del apartado anterior revelan un escenario caracterizado fundamentalmente por la dialéctica que se establece entre la vegetación leñosa y la herbácea. A excepción de *Diploaxis brevisiliqua*, asociada claramente a los matorrales dominados por *Atriplex* y *Lycium*, el resto de las herbáceas analizadas se disponen mayoritariamente en aquellas zonas desprovistas de vegetación leñosa y con una elevada superficie de suelo desnudo. *Lavatera mauritanica* no es ajena a esta tendencia, localizándose sus manifestaciones más destacables en aquellas parcelas en las que la cobertura conjunta de leñosas no supera el 12%. *Suaeda vera* presenta un comportamiento netamente diferenciado del resto de las especies leñosas. Su indiferencia al tipo de sustrato, aunque con cierta predilección sobre roquedos, la convierte en la leñosa más frecuente sobre andesitas.

La "incompatibilidad" de ambos tipos de estructura es consecuencia directa del biotipo que comparten la generalidad de las especies leñosas en Chafarinas. Las matas presentan un porte almohadillado o globoso, muy ramificado desde la base, constituyendo en su conjunto un mosaico uniestrato en el que las restantes especies sólo pueden crecer entre los claros. Esta fisionomía es característica de comunidades sometidas a un intenso estrés fisiológico (fuertes vientos, déficit hídrico, elevada insolación) e impide la coexistencia de diferentes niveles estructurales (no existe un estrato herbáceo esciófilo, por ejemplo).

Una vez establecida la importancia de la cobertura leñosa como variable explicativa de la abundancia de *Lavatera*, cabe preguntarse qué factores limitan el desarrollo de las especies leñosas. El más evidente de todos ellos radica en las perturbaciones originadas por actividades humanas. Es el caso del interior y alrededores del cementerio, la Casa de las Herramientas, los restos del escudo de Regulares en el primer promontorio, etc. Menos conspicuo es el efecto derivado del tipo de sustrato. Como se expone en el capítulo 7, las tres especies más características del matorral dominante, *Lycium*, *Atriplex* (y *Diploaxis*) aparecen asociadas a sustratos calcáreos, mientras que por el

contrario, *Lavatera* muestra una mayor presencia en suelos formados sobre andesitas. Esta afinidad parece deberse más a una reducción de la competencia que a la satisfacción de unos requerimientos fisicoquímicos concretos.

En líneas generales, éstos resultados vienen a coincidir con los obtenidos por Alonso *et al.* (1998) y Marañón *et al.* (1999). En dicho trabajo se analiza la relación entre ciertas variables ambientales y las comunidades vegetales de las tres islas. El hecho de incluir a Congreso e Isabel dificulta de partida las comparaciones con los resultados aquí expuestos, ya que se incorpora al análisis una variable de difícil valoración como es el “efecto isla”. Es destacable que *Suaeda vera*, en el ámbito del archipiélago, sigue mostrándose como la especie leñosa con un patrón de distribución más atípico. Marañón *et al.* (*op. cit.*) encuentran una correlación positiva entre la abundancia de esta quenopodiácea y un enriquecimiento del suelo en fósforo, nitrógeno y materia orgánica, procedentes de los excrementos de gaviota. No obstante, menciona ciertos puntos en los que se observa un predominio de *Suaeda* y, sin embargo, los niveles de nitrógeno son relativamente bajos (extremo norte de Congreso y Escudete). *Atriplex halimus*, siempre según este estudio, dominaría en suelos de nitrificación media y bajo contenido en calcio (a pesar de que en Rey, como se ha visto, se presenta fundamentalmente sobre calizas). En cuanto a las herbáceas, las principales variables ambientales que parecen condicionar tanto su composición florística como su abundancia, son la presencia de conejos (sólo en Congreso) y el gradiente fertilidad-salinidad.

En definitiva, la distribución y abundancia de *Lavatera* puede ser explicada como función inversa de la ocupación del espacio por la vegetación leñosa, que a su vez responde a diferentes variables entre las que destacan el tipo de sustrato y el grado de perturbación.

**9. RELACIÓN ENTRE LAS COLONIAS DE LÁRIDOS Y
LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera*
*mauritanica***

9. RELACIÓN ENTRE LAS COLONIAS DE LÁRIDOS Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Lavatera mauritanica*

En este apartado se aborda la relación entre la distribución y abundancia de *Lavatera* y la situación y densidad de las colonias reproductoras de *Larus cachinnans* y *L. audouinii*.

9.1. Introducción

Las colonias de aves marinas suponen un importante impacto para las comunidades vegetales sobre las que se asientan, tanto desde un punto de vista físico como químico. Físicas son las perturbaciones derivadas de la construcción del nido y del constante pisoteo, especialmente nocivo en el caso de afectar a plántulas o individuos jóvenes. Más importantes, si cabe, resultan los continuos aportes de nutrientes en forma de excrementos, a los que hay que sumar la gran cantidad de cadáveres que siembran el terreno al final del período reproductor.

El guano constituye una fuente de elementos nutricios de extraordinario valor, más aún si se considera que su procedencia es externa (nutrientes “robados” al océano), es decir ajena a los ciclos de energía y materia de los sistemas terrestres. De los componentes del guano cabe destacar por su importancia cuantitativa y cualitativa el fósforo y el nitrógeno, sin olvidar toda una serie de aniones que tienden a salinizar el suelo (Clemente *et al.*, 1998; Marañón *et al.*, 1999).

Los efectos del guano sobre la vegetación depende de las concentraciones que alcance. Bajo ciertos niveles se produce un aumento de la productividad primaria y de la diversidad y complejidad de las redes tróficas (Polis *et al.*, 1997), mientras que por encima de un determinado umbral de toxicidad se constata un empobrecimiento (en situaciones extremas la desaparición) de las comunidades vegetales (Gillham, 1963; Sobey y Kenworthy, 1979).

9.2. Material y métodos

La relación entre las colonias de láridos y la distribución y abundancia de *Lavatera* se ha establecido a partir de los datos recogidos en la campaña de 1998.

Los muestreos de *Lavatera* se realizaron siguiendo la metodología que se describe en el capítulo 3, mientras que la densidad de láridos se ha estimado a partir de los censos y la cartografía disponibles (ver Ruiz, 1998).

En 1998 se cartografiaron 17 núcleos reproductores de *Larus audouinii* y 10 de *L. cachinnans* (ver plano 2 del Anexo), con una abundancia de nidos que oscila entre 8 y 1158. La densidad media de cada núcleo se ha definido como el cociente entre el número de parejas censadas y la superficie total de éste. A cada parcela de muestreo se le asignó una densidad media de láridos en función del núcleo o núcleos (en algunas ocasiones existe solapamiento entre ambas especies de gaviotas) que las contenía. Como la densidad así obtenida no deja de ser una aproximación, dado que en realidad se desconoce el número exacto de nidos en cada parcela, se optó por establecer una clasificación por rangos en las que se distinguieron cuatro niveles. Existen dos limitaciones que deben tenerse en cuenta: (i) los individuos no reproductores no están ligados a núcleo alguno y, por lo tanto, su acción escapa a éste análisis y (ii), fuera de la época de cría, las zonas de descanso no tienen por qué coincidir con los núcleos de reproducción.

Las diferencias entre grupos se han comprobado mediante análisis de la varianza unifactoriales con cuatro niveles. En el caso de la variable "altura de *Lavatera*" se han excluido las parcelas en las que la densidad fue 0.

9.3. Resultados

9.3.1. Relación entre las densidades de *Lavatera* y láridos

Las parcelas con mayor densidad de *Lavatera* aparecen asociadas de forma significativa ($F= 3,50$; $p=0,020$) a aquellos núcleos que presentan densidades intermedias de gaviotas (grupo 2: $\bar{x}=25,10$; D.T.=40,12, grupo3: $\bar{x}=40,83$; D.T.=47,34). Los núcleos con densidades extremas, tanto por el límite superior como inferior, albergan las parcelas más pobres en *Lavatera* (grupo 1: $\bar{x}=3,50$; D.T.= 5,74; grupo4: $\bar{x}=10,68$; D.T.=13,96).

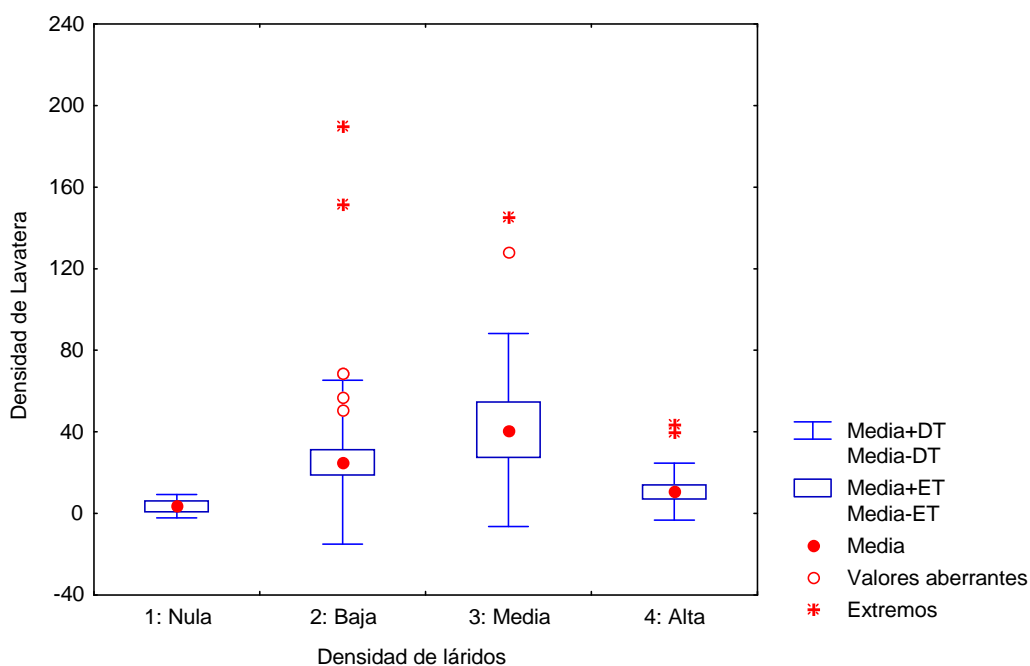


Figura 9.1. Relación entre la densidad de *Lavatera* y la densidad de los núcleos de gaviota.

9.3.2. Relación entre la cobertura de *Lavatera* y la densidad de láridos

La asociación observada responde en líneas generales a la descrita para el caso de la densidad, coincidiendo las parcelas con mayor cobertura de *Lavatera* con núcleos de láridos de densidad media (grupo3: $\bar{x}=12,25$; D.T.=12,00). Las restantes clases muestran coberturas significativamente

menores ($F=5,37$; $p=0,002$) aunque no se ajustan exactamente al patrón de la densidad (grupo1: $\bar{x}=5,62$; D.T.=11,25, grupo2: $\bar{x}=4,20$; D.T.=10,14, grupo4: $\bar{x}=0,62$; D.T.=1,11).

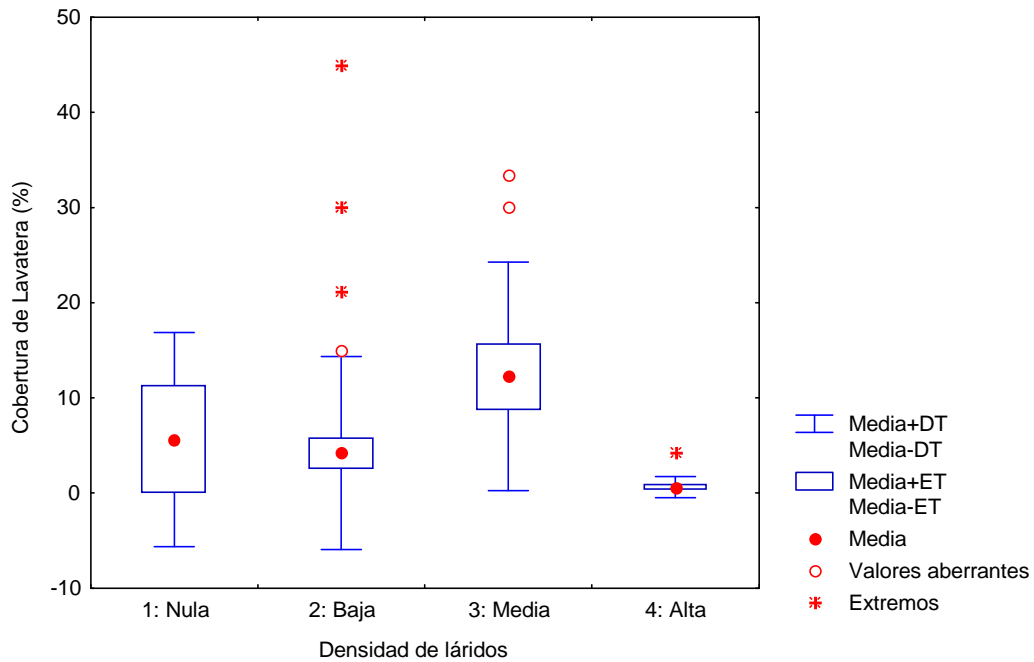


Figura 9.2. Relación entre la cobertura de *Lavatera* y la densidad de los núcleos de gaviota.

9.3.3. Relación entre la altura de *Lavatera* y la densidad de láridos

Aunque la altura máxima que alcanzan los pies de *Lavatera* no muestra ningún tipo de relación significativa con la densidad de gaviotas ($F=1,12$; $p=0,34$), sigue observándose la tendencia que señala a los núcleos con densidad media como los más propicios para el desarrollo de *Lavatera* (grupo 3: $\bar{x}=57,33$; D.T.= 30,75) y a los que presentan una densidad alta como poco favorables (grupo 4: $\bar{x}= 40,75$; D.T.= 19,35).

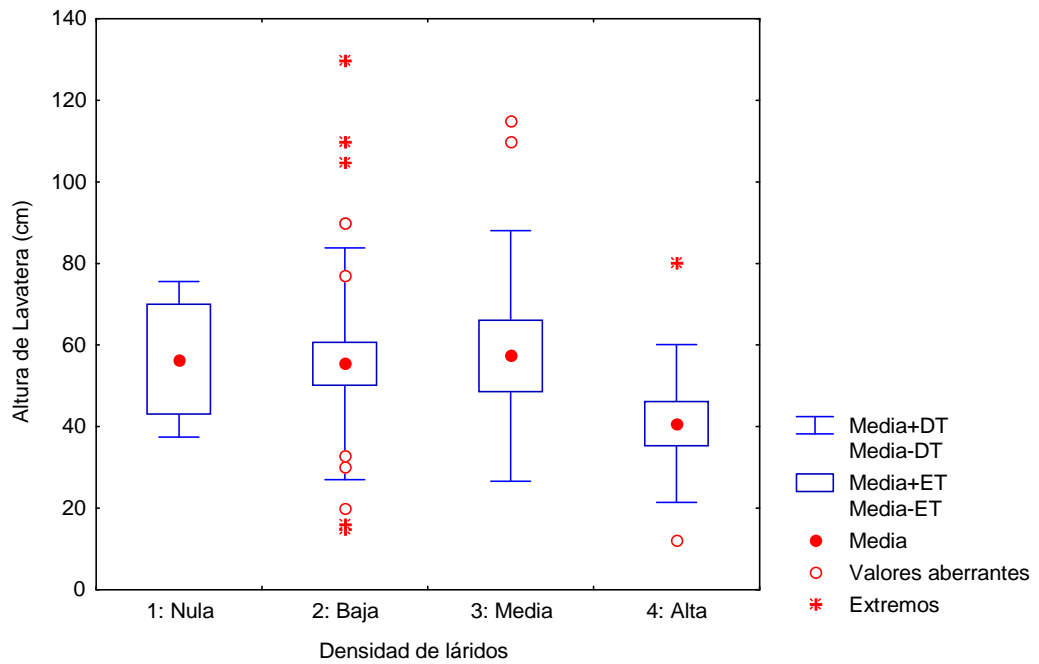


Figura 9.3. Relación entre la altura de *Lavatera* y la densidad de los núcleos de gaviota.

9.4. Discusión

En el apartado precedente se ha demostrado que existe una relación significativa entre la densidad de los núcleos reproductores de láridos y la cobertura y densidad de *Lavatera*. En promedio, las parcelas con mayor presencia de *Lavatera* se encuentran en el seno de núcleos con una densidad de parejas media (tercer nivel de clasificación), mientras que aquellos núcleos con muy baja y muy alta densidad (primer y último niveles de clasificación) albergan las manifestaciones más pobres de esta malvácea. Aunque este patrón responde aparentemente a un gradiente enriquecimiento-toxicidad (Gillham, 1963; Sobey y Kenworthy, 1979; Polis *et al.*, 1997) se dan una serie de circunstancias que impiden establecer una relación de causalidad sencilla.

En primer lugar, buena parte de los núcleos de *L. audouinii* (la especie que presenta colonias más densas) se localizan sobre sustratos rocosos, poco apetecidos por *Lavatera mauritanica* (ver capítulo 7) con independencia de que se encuentren ocupados por gaviotas. En segundo lugar, aquellas zonas de las islas con menos densidad de láridos (generalmente identificadas con núcleos de *L. cachinnans*, siempre más laxos que los de su congénere) se

corresponden con las formaciones de matorral más cerradas, y por consiguiente menos aptas para el desarrollo de *Lavatera* (ver capítulo 8). En definitiva, es muy posible que independientemente de la existencia de una interacción directa gaviota-*Lavatera*, la relación entre las distribuciones y abundancias de ambas especies sea un reflejo del solapamiento de sus biotopos (véase figura 9.4).

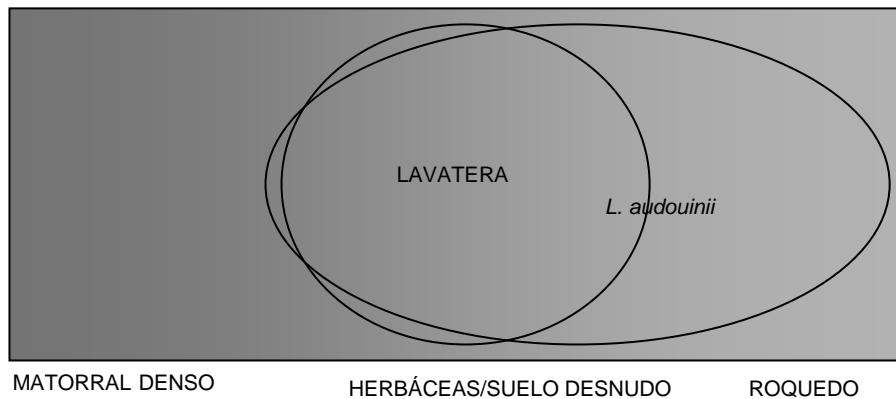


Figura 9.4. Solapamiento de los “hábitats” seleccionados por *Larus audouinii* y *Lavatera mauritanica*. La intersección de ambos conjuntos corresponde a comunidades con escasa cobertura leñosa.

10. EL BANCO DE SEMILLAS DE *Lavatera Mauritanica*

10. EL BANCO DE SEMILLAS DE *Lavatera Mauritanica*

En los siguientes apartados se exponen los resultados del estudio del banco de semillas de *Lavatera mauritanica*. Se han analizado diferentes aspectos relacionados con su estructura y dinamismo: potencia, fluctuación estacional, distribución en profundidad, persistencia, etc.

10.1. Introducción

El banco de semillas se define como el conjunto de semillas (o propágulos *sensu lato*) no germinadas pero viables. En los terófitos, como es el caso de *Lavatera*, la reserva de semillas constituye una fase extremadamente importante de su ciclo vital, puesto que su pervivencia depende exclusivamente del éxito de éstas. Es importante recordar que una semilla es, en rigor, un embrión rodeado de tejido nutritivo y protegido por una cubierta, por lo que en este sentido se antoja muy descriptiva la definición de Harper (1977) que considera al banco de semillas como una población de plantas enterradas.

Las semillas del banco pueden adoptar muy diversas estrategias de germinación, aunque en una primera aproximación es posible establecer dos patrones claramente diferenciados: (i) el de aquellas semillas que germinan en cuanto las condiciones ambientales son favorables (esencialmente humedad y temperatura) y (ii) el de aquellas otras que pueden permanecer latentes durante períodos variables de tiempo. La latencia puede ser a su vez primaria, cuando la presentan las semillas recién depositadas en el suelo, o secundaria, cuando esta condición es impuesta por el almacenaje. Los estudios, modelos, clasificaciones y definiciones de la latencia son casi tantos como autores han abordado este tema, lo que indica, no tanto la precariedad del conocimiento que se posee, sino más bien la enorme complejidad y diversidad que lo caracterizan, ya que incluso una misma especie puede producir semillas con respuestas diferentes (ver p.e.: Fenner, 1985; Lang *et al.*, 1987; Junttila, 1988; Baker, 1989; Baskin y Baskin, 1989; Vleeshowers *et al.*, 1995).

Aunque la literatura que existe actualmente sobre los bancos de semillas es profusa y variada (ver revisiones generales en Roberts, 1981; Cavers, 1983; Fenner, 1985; Leck *et al.*, 1989; Fenner, 1992; Cavers, 1995), su conocimiento en los sistemas mediterráneos es mucho más fragmentado (para estudios en España ver Marañón, 1995; Marañón, 1986; Levassor *et al.*, 1990; Peco *et al.*, 1991; Espigares y Peco, 1993; Reiné y Chocarro, 1993; Ortega, 1994; Espigares y Peco, 1995; Marañón, 1995; Traba *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 1997; Marañón, 1998; Peco *et al.*, 1998; Traba, 2000).

Entre las conclusiones extraídas por estos autores cabe destacar: (i) la evidencia de una variación estacional en el contenido de semillas (máximos en otoño y verano, mínimos en primavera), (ii) de una variación de la composición florística asociada a gradientes altitudinales y sucesionales y, (iii) la similitud entre los bancos de semillas y la vegetación.

10.2. Material y métodos

Se ha seleccionado una submuestra de 29 parcelas (ver plano 3 del Anexo) que representa un gradiente de densidad de *Lavatera*. En cada una de las parcelas se han extraído aleatoriamente 4 muestras de suelo mediante sondas de 4 cm de diámetro interior x 10 cm de profundidad (superficie= 12,57 cm², volumen=62,83 cm³). En un principio se establecieron tres niveles de profundidad para cada una de las extracciones (1, 1-5, 5-10 cm), pero la textura del suelo, sumamente deleznable en la mayor parte de la isla, dificulta la separación de los dos primeros niveles, por lo que se optó por considerar sólo dos profundidades: 0-5 y 5-10 cm. En algunas parcelas, sin embargo, sólo fue posible extraer el horizonte superior, debido a la escasa potencia del suelo. Las muestras de suelo fueron guardadas en bolsas de papel y trasladadas al laboratorio.

En la actualidad se siguen básicamente dos metodologías para estimar el contenido de un banco de semillas: el método de separación de semillas y el método de germinación. En el primer caso se procede a un recuento directo de las semillas previa separación del suelo mediante flotación o lavado y filtrado

(Krópac, 1966; Moore y Wein, 1977; Robets, 1981; Gross, 1990). En el segundo método, las muestras de suelo se disponen en un invernadero en condiciones de germinación óptimas, contabilizando las plántulas conforme emergen y son identificadas (Roberts, 1981; Johnson y Anderson, 1986; Bigwood y Inouye, 1988; Gross, 1990; Levassor *et al.*, 1990; Peco *et al.*, 1991; Ortega *et al.*, 1997). Los inconvenientes de este método son el gran espacio requerido y la necesidad de mantener las muestras bajo cultivo durante más de un año, con el fin de detectar las especies cuyas semillas presentan latencia.

En presente estudio, y dado que el objetivo es estimar el banco de una sola especie, se ha optado por seguir el primer método. El gran tamaño de las semillas de *Lavatera* facilita mucho su detección, por lo que la separación del suelo se redujo a un tamizado que eliminó la fracción más fina del mismo. La parte restante se extendió sobre una bandeja procediéndose entonces al recuento de las semillas.

Las extracciones de suelo se realizaron en dos momentos del ciclo anual: primavera de los años 1998 y 1999, y verano de los años 1999 y 2000. Dada la fenología de la especie, los muestreos de primavera (previos a la fructificación y dispersión) permiten estimar el contenido mínimo de semillas en el suelo, puesto que al contingente inicial deben restarse todas aquellas semillas germinadas que han pasado a la fase de plántula-adulto. El muestreo de verano, por el contrario, reflejaría el máximo teórico de semillas en el suelo.

La variabilidad estacional y en profundidad de la densidad de semillas se ha comprobado mediante un análisis de la varianza de medidas repetidas con un diseño bifactorial: (1) Estación (dos niveles: primavera/verano), (2) Profundidad (dos niveles: superficial/profundo). Se han utilizado los datos de densidad a escala de parcela previa transformación logarítmica.

El modelo de relación entre la densidad de semillas y la densidad de *Lavatera* (en el mismo año) se ha establecido a partir de los muestreos realizados en los veranos de 1999 y 2000. Se ha empleado como modelo la función de Richards, descrita con detalle en el capítulo 11.

10.3. Resultados

10.3.1. Variabilidad espacial y temporal del banco de semillas

En conjunto se han analizado algo más de 900 muestras de suelo en las que se encontraron un total de 346 semillas de *Lavatera* (tabla 10.1).

	PRIM 98	PRIM 99	VER 99	VER 00
nº total semillas	21	15	152	158
nº semillas B.Sup	20	14	150	155
nº semillas B.Prof	1	1	2	3

Tabla 10.1. Semillas contabilizadas en las diferentes estaciones muestreadas y los dos niveles de profundidad considerados. B.Sup=Banco de semillas superficial. B. Prof=Banco de semillas profundo.

El banco superficial siempre presentó un mayor contenido en semillas, encontrándose el 98% de éstas en la sonda alta. Por otra parte, en verano se constata una mayor potencia del banco, con algo más del 88% de las semillas contabilizadas. La densidad de semillas en los dos niveles de profundidad muestreados no varía uniformemente según la estación (Interacción Estación x Profundidad = 0,0421), observándose una mayor estabilidad en el contenido del banco profundo.

	Rao's R	p
Estación	7,937612	0,0019
Profundidad	3,450155	0,0463
Estación x Profundidad	3,569174	0,0421

Tabla 10.2. ANOVA de medidas repetidas del efecto estación (primavera vs. verano) y profundidad de la sonda sobre la densidad de semillas por parcela (datos transformados log (x+1)).

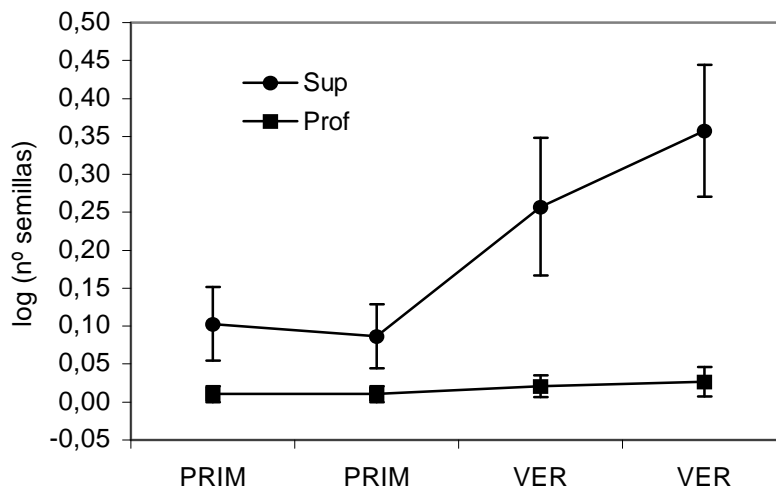


Figura 10.1. Densidad media de semillas (\pm error típico) en las distintas fechas muestreadas (círculo=banco superficial; cuadrado=banco profundo). Datos transformados logarítmicamente.

10.3.2. Relación entre el banco de semillas y la abundancia de *Lavatera*

En ningún caso, independientemente del nivel de profundidad o de la estación consideradas, se han encontrado semillas en parcelas sin presencia de *Lavatera*.

En 1999, el modelo ajustado explica una varianza total del 99,42%, observándose dos regiones bien diferenciadas (ver figura 10.2): la primera comprende aquellas parcelas con una densidad de *Lavatera* de menos de 100 individuos y muy bajas densidades de semillas. La segunda, que realmente sólo la constituyen dos parcelas, corresponde a las muestras con mayor contenido de semillas. En el año 2000, la dispersión de los valores es mucho más acentuada y el modelo sólo explica una varianza del 28,17%.

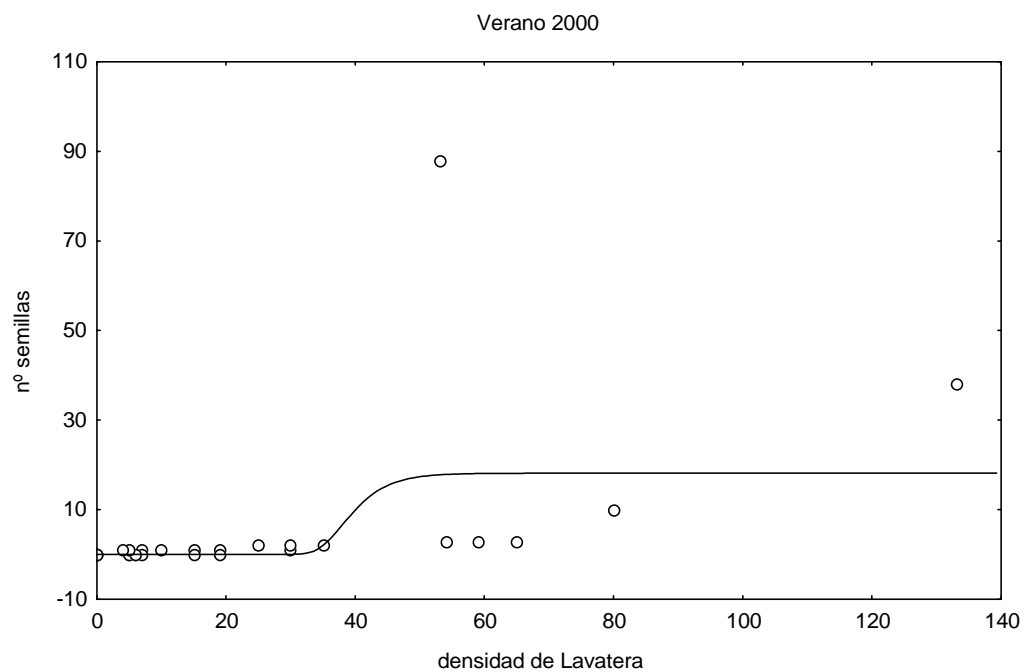
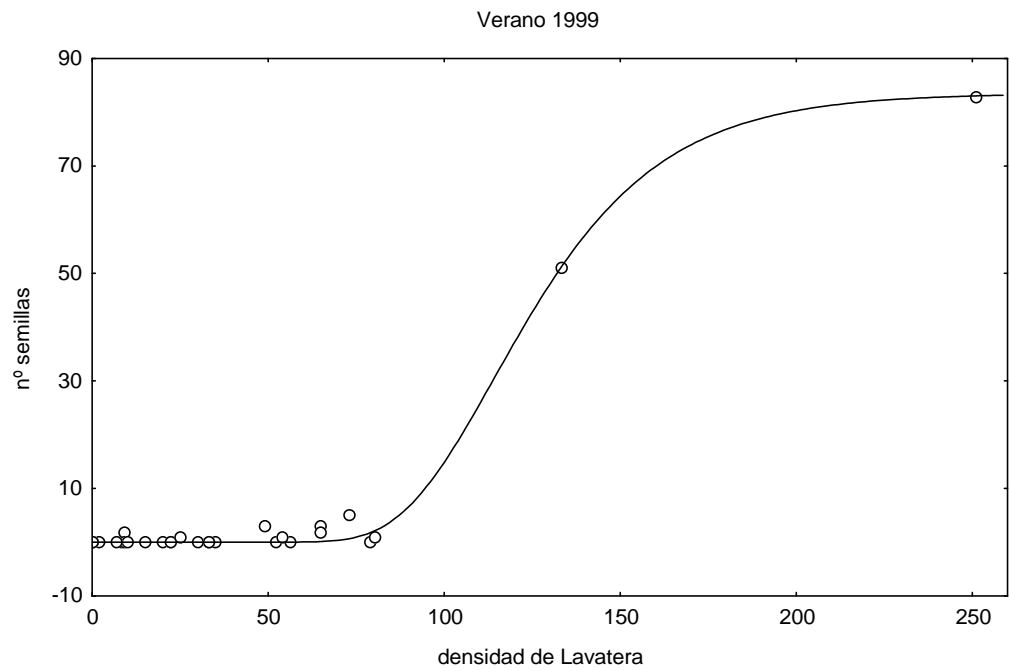


Figura 10.2. Relación entre la densidad de semillas y la densidad de *Lavatera* a escala de parcela (veranos de 1999 y 2000). En trazo discontinuo se muestra la curva correspondiente al modelo ajustado.

10.4. Discusión

A pesar de que en el presente estudio no se aborda la exploración de la naturaleza y alcance de los mecanismos dispersivos de *Lavatera*, los resultados anteriormente expuestos permiten aventurar ciertas hipótesis al respecto. El hecho de no haber encontrado semilla alguna en las parcelas desprovistas de *Lavatera*, sugiere un proceso dispersivo fundamentalmente local. La denominada Fase II (Chambers y MacMahon, 1994), es decir, los movimientos de la semilla una vez depositada en el suelo, parecen ser de muy escasa relevancia, al menos en lo que se refiere a su componente horizontal. Ésto no es de extrañar habida cuenta de la ausencia de elementos accesorios en la diáspora (membranas aladas, vilano, setas, etc) y del elevado peso de la semilla. Además, tampoco se tiene constancia de la posibilidad de una dispersión endo o epizoócora (ver capítulo 11 para la hipotética consideración de las hormigas como agente dispersor).

La dispersión a corta distancia parece ser una estrategia muy difundida en las comunidades que se desarrollan en ambientes semiáridos (Hensen, 1999), lo que probablemente responde a una postura “conservadora” en la que los individuos prefieren invertir sus semillas en lugar seguro antes que apostarlas en un viaje de desenlace incierto. En este sentido, sería interesante comprobar si *Lavatera mauritanica* presenta banco de semillas aéreo. En este tipo de bancos (Zohary, 1937), una fracción significativa de las semillas permanecen unidas al parental hasta la estación favorable (en este caso hasta las lluvias de otoño), acortando de este modo el intervalo entre la dispersión y la germinación, y reduciendo en consecuencia los riesgos derivados de la depredación. Este fenómeno ha sido observado en numerosas especies de ambientes semiáridos (Evenary *et al.*, 1982; Gutterman, 1990; Hensen, 1999) algunas de las cuales están presentes en las Islas Chafarinas. En el caso de *Lavatera mauritanica*, los muestreos llevados a cabo en verano permiten asegurar que, al menos en esas fechas, aún permanece un porcentaje apreciable de semillas sobre la planta, pero se desconoce su evolución posterior.

Los análisis precedentes han demostrado que la inmensa mayoría de las semillas de *Lavatera* se encuentran en la parte superficial del banco (0-5 cm). Esta brusca disminución de la densidad de semillas según aumenta la profundidad del suelo es un hecho constatado por la generalidad de los trabajos sobre bancos de semillas (Kemp, 1989; Pickett y McDonnell, 1989; Hutchings y Booth, 1996; McDonald *et al.*, 1996).

El proceso por el que una semilla llega a ser enterrada es complejo, interviniendo muy diversos factores tales como la estructura y textura del suelo, la lluvia, la acción de invertebrados fosoríferos, etc (Harper, 1977; Thompson *et al.*, 1994; Chambers y MacMahon, 1994). En todo caso, y más aún en sistemas libres de grandes perturbaciones (roturación en sistemas agrícolas, tránsito de grandes animales), se trata de un fenómeno que requiere largo tiempo, por lo que la presencia de un porcentaje significativo de semillas en la parte profunda del banco conduce a considerarlas como persistentes. Por el contrario, las especies cuyas semillas se encuentran fundamentalmente en la parte superficial presentarían características transitorias, lo que equivale a decir que son incapaces de mantenerse viables el tiempo necesario para ser enterradas.

La densidad de semillas varió significativamente según la estación considerada, dándose los valores más altos en verano y los mínimos en primavera. Estos resultados son bastantes consistentes al tratarse *Lavatera* de un terófito de germinación otoñal, y responde a un ciclo típico en el que la recarga del banco de semillas se produce tras la temporada de producción, sucediéndose un vaciado del mismo tras la explosión germinativa que sigue a las lluvias otoñales (Bartolome, 1979; Espigares y Peco, 1993). Resultados similares se han obtenido en trabajos en los que se analizaba la fluctuación estacional de la densidad de semillas en pastizales anuales (Bartolome, 1979; Young *et al.*, 1981; Marañón, 1985; Russi *et al.*, 1992; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997; Traba, 2000).

El nivel superficial fue el que presentó mayores variaciones a lo largo del ciclo anual, lo que implica que es el más beneficiado por la recarga estival de

semillas. En contraste, el horizonte inferior ha resultado extremada y uniformemente pobre en semillas.

De lo anteriormente expuesto, se deduce que las semillas de *Lavatera mauritanica* siguen una estrategia esencialmente transitoria, aunque una pequeña proporción se comporte de forma persistente. Según la clasificación propuesta por Thompson y Grime (1979), basada en la variación estacional del banco de semillas, *Lavatera* presentaría un banco *semipersistente* o principalmente transitorio de verano, definido como aquellos bancos cuya densidad de semillas es significativamente mayor en otoño, pero que pueden aparecer también en primavera. Si se considera el factor profundidad del banco, y de acuerdo con la clasificación de Thompson (1992, 1993), el banco de *Lavatera* correspondería al denominado *persistente de corta duración*, que incluye aquellas especies cuyas semillas se presentan en las dos profundidades analizadas, pero más frecuentemente en la superior.

Como último apunte al problema de la transitoriedad o persistencia de las semillas de *Lavatera*, merece la pena mencionar el papel que parece desempeñar el peso de la semilla en la adopción de una u otra estrategia. En general, se acepta que las semillas pequeñas presentan habitualmente un comportamiento persistente, mientras que en promedio, las semillas mayores tienden a ser transitorias (Thompson *et al.*, 1993; Bakker *et al.*, 1996; McDonald *et al.*, 1996; Bekker *et al.*, 1998). Según esto, el tamaño de las semillas de *Lavatera* las convertiría en un candidato ideal para pertenecer al segundo grupo. En última instancia, no conviene olvidar que el comportamiento germinativo-latente de una especie no tiene por qué ser inmutable a lo largo del tiempo, y es muy probable que variaciones, tanto en el hábitat como en las condiciones ambientales, puedan modificar el equilibrio entre ambos extremos.

Para finalizar este capítulo, y centrándose en la relación entre el contenido de semillas en el suelo y la densidad de *Lavatera*, la figura 10.2 revela dos aspectos interesantes: (i) la ausencia de un modelo de correlación lineal entre ambas variables, y (ii) la gran diferencia observada entre un año y otro.

En un principio, cabría esperar que la densidad de semillas respondiese de una forma lineal a la abundancia de la planta madre, alcanzando el umbral de saturación en aquellas parcelas en las se hubiera llegado a la ocupación máxima. Éste no es un caso hipotético, pues se da en las dos parcelas localizadas en el cementerio y en algunas del extremo NW de la isla. En estas condiciones de superpoblación, un aumento en el número de individuos ha de revertir necesariamente en una disminución de la coberura y de la producción de semillas por planta (aunque la contribución conjunta permanezca constante).

Desviaciones como las que se observan en la figura 10.2, pueden ser debidas a diferentes razones. En poblaciones vegetales, el aislamiento de alguno de sus núcleos a veces dificulta o merma el intercambio polínico, sobre todo cuando se trata de especies dioicas y sin capacidad de autopolinización. Ésto condiciona el tamaño mínimo viable de una subpoblación, de modo que por debajo de ciertos umbrales de densidad ésta se ve abocada a la extinción. Ciertamente éste no es el caso de *Lavatera* en Rey, donde las distancias son exiguas y es imposible hablar de subpoblaciones.

Otra posible explicación, esta vez puramente metodológica, es que el tamaño muestral (cuatro sondas por parcela) resulta insuficiente para detectar la presencia de semillas cuando éstas se presentan en bajas densidades. Para contrastar esta hipótesis, en el muestreo del año 2000 se duplicó el esfuerzo en 15 de las parcelas, comprobándose que la estima de la densidad de semillas utilizando 4 y 8 sondas no difería de forma significativa.

A tenor de los resultados obtenidos en el capítulo de la depredación (ver capítulo 11) resulta bastante plausible que la escasa recarga del banco de semillas en aquellas áreas con baja densidad de *Lavatera* sea debida a la intensa depredación con la que se ven castigadas, especialmente a cargo de la rata. Si se observa la figura 11.2, se puede apreciar que la tasa de supervivencia se estabiliza a partir de densidades de *Lavatera* por encima de 100 individuos, aproximadamente el mismo valor que marca el brusco ascenso de la curva de densidad del banco en el modelo de la figura 10.2.

La hipótesis que defiende a la rata como uno de los principales actores en el escenario de la biología de *Lavatera*, se ve apoyado por las diferencias en el patrón de correspondencia que se observan entre 1999 y 2000, muy semejantes a las encontradas cuando se comparan las tasas de depredación de esos mismos años.

11. DEPREDACIÓN DE SEMILLAS

11. DEPRDACIÓN DE SEMILLAS

El objetivo de este capítulo es analizar los efectos de la depredación sobre la producción de semillas de *Lavatera mauritanica*. Se estima la tasa de depredación total, evaluando la incidencia de tres grupos de depredadores diferentes: hormigas, ratas y larvas seminívoras. Asimismo se comprueba el efecto de la densidad de la "presa" sobre los índices de depredación. Por último se valoran las consecuencias de la campaña de desratización llevada a cabo en el año 2000 sobre la tasa de depredación global.

11.1. Introducción

La depredación constituye, sin lugar a dudas, una de las principales fuentes de empobrecimiento del banco de semillas de las especies vegetales. Este fenómeno resulta de más importancia si cabe, en el caso de los terófitos, especies cuya estrategia consiste en apostar todo su futuro a una generación de embriones protegidos en el interior de la semilla. Aunque los responsables son numerosos y de muy diversa afiliación sistemática, por su importancia cuantitativa cabe destacar a los insectos, los roedores y las aves.

Numerosos estudios han puesto de manifiesto el importante papel que desempeñan las hormigas tanto en la estructura y composición de las comunidades vegetales en las que habitan como en las poblaciones de otros granívoros (Brown y Davidson, 1977; Inouye *et al.*, 1980; Davidson *et al.*, 1985; Brown *et al.*, 1986; Risch y Carroll, 1986; Rissing, 1986; Andersen, 1987). Se ha demostrado que las hormigas pueden movilizar ingentes cantidades de semillas, devorando hasta casi el 100% de las semillas de algunas especies (Nelson y Chew, 1977; Pulliam y Brand, 1975; Carroll y Risch, 1984). En algunos casos, las hormigas han demostrado su eficacia como agentes controladores de las poblaciones de plantas arvenses (Risch y Carroll, 1986).

Los trabajos que tratan sobre la depredación de semillas por parte de otros insectos son menos numerosos. Algunas investigaciones han documentado sobradamente una sustancial reducción de la producción germinativa (Rausher

y Feeny, 1980; Shapiro, 1985; Menges *et al.*, 1986), incluso cuando las densidades del depredador o la tasa de consumo son aparentemente bajas (Crawley, 1985). En la mayor parte de los casos, la dieta seminívora se da entre las fases larvarias, mientras que los adultos se alimentan de jugos, néctar o partes blandas de la planta. Las hembras de estos insectos suelen depositar los huevos sobre las inflorescencias aún inmaduras, por lo que las larvas consumen tanto flores, en sus primeras fases, como semillas, al final del ciclo (Jordano *et al.*, 1990).

El impacto de los roedores sobre las comunidades vegetales no se refleja tan sólo en el consumo de semillas y porciones vegetativas de las plantas, sino en algunas ocasiones incluso en la propia estructura del suelo y, a largo plazo, del hábitat. Se han dado casos de hábitats de fisionomía subdesértica evolucionados a praderas unos años después de la eliminación de los roedores (Brown y Heske, 1990). Por otro lado, la acción de estos animales hace disminuir las poblaciones de terófitos, favoreciendo la ampliación de zonas de suelo desnudo que aumenta la detectabilidad de las semillas para las aves granívoras (Thompson *et al.*, 1991).

En cuanto a las aves granívoras, a grandes rasgos se considera que su papel en la dinámica energética de los ecosistemas es, cuantitativamente, más bien bajo (Wiens, 1989). La relación entre la abundancia de semillas y la de aves granívoras no ha sido aún esclarecida. A ciertos trabajos, realizados en su mayor parte en medios abiertos norteamericanos, que aportan datos que confirman una correlación positiva entre la producción estival de semillas y la abundancia invernal de aves granívoras (Pulliam y Brand, 1975; Pulliam y Parker, 1979; Dunning y Brown, 1982), se oponen otros que apoyan la tesis contraria, es decir, la ausencia de tal correlación (Wiens y Dyer, 1975; Laurence y Yensen, 1985; Pulliam y Dunning, 1987).

El abanico de granívoros de Rey incluye, en mayor o menor medida, a todos los grupos arriba mencionados, aunque en el caso de los roedores sus poblaciones se encuentran “gestionadas”.

Messor bouvieri Bond. es la única hormiga seminívora presente en la isla. Se trata de un taxon especializado en una alimentación a base de semillas (Delage, 1962), que llegan a constituir hasta el 90% de su dieta (Bernard, 1968 y 1983). Los hormigueros de *Messor* son fácilmente identificables por los grandes acúmulos, compuestos de restos de semillas, que señalan las entradas de los nidos.

La información que se tiene del resto de invertebrados terrestres es muy escasa. Hasta la fecha, sólo se dispone de los resultados del estudio realizado por el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (Pons *et al.*, 2000) que aborda únicamente a coleópteros, arácnidos, moluscos e isópodos. Entre los coleópteros, cabe destacar a los curculiónidos como potenciales consumidores de semillas.

Entre los roedores, únicamente la rata común (*Rattus rattus*) ha sido citada en la isla. Aunque se desconoce tanto la densidad real de su población como los patrones de distribución, no cabe duda de que en 1999 debían formar una colonia muy nutrida, a tenor de los resultados de los trampeos realizados en el mes de septiembre (GENA, 1999). A finales de este año, el O.A.P.N. realizó una campaña de erradicación que probablemente eliminó por completo a esta especie de la isla (GENA, 1999), por lo que en el año 2000 su presencia, si no nula, debió ser extremadamente escasa.

Entre las aves granívoras que, potencialmente, podrían preñar sobre las semillas de *Lavatera* destacan las palomas y las diferentes especies de passeriformes presentes en las Chafarinas: gorrión común, gorrión moruno, varios fringílidos, etc. En la práctica, no obstante, puede asumirse que su contribución es despreciable, habida cuenta de la reducida avifauna presente en las islas durante el verano, especialmente en Rey (GENA 1994, 1996, 1997).

11.2. Material y métodos

Las pruebas que se detallan a continuación se realizaron en el mes de agosto de 1999 y 2000, a excepción de la que estima la depredación predispersiva, que sólo se llevó a cabo en el último año.

La imposibilidad de realizar un seguimiento continuado de la depredación, obliga a considerar los resultados y conclusiones extraídos en este capítulo como una aproximación al fenómeno, referida exclusivamente al período que abarca desde la formación del fruto hasta las primeras semanas postdispersivas.

En una primera exploración se recogieron 100 semillas de *Lavatera* en un total de 21 parcelas (ver plano 4 del Anexo), descartando las inmaduras o con malformaciones. En el laboratorio se contabilizaron aquellas que mostraban señales de haber sido consumidas: orificios de entrada y/o de salida, semillas vaciadas en las que sólo se conservaba la testa, etc.

Este método detecta principalmente la depredación ocasionada por ciertos invertebrados (a condición de que no consuman la cubierta de la semilla), por larvas seminívoras (aunque la infección se produzca sobre la planta, las semillas terminan cayendo al suelo) y por ratas (éstas no ingieren la semilla completa, sino que previamente las descascarillan dejando la cubierta casi intacta). Sin embargo no aporta ninguna información sobre las pérdidas debidas a la actividad de las hormigas, ya que éstas acarrean las semillas (a veces diásporas o frutos completos) hasta el hormiguero sin ningún tipo de procesamiento preliminar. Tampoco permite valorar el papel desempeñado por aquellos posible seminívoros que devoren la semilla al completo (incluyendo la testa) y por paseriformes, aunque como ya se ha comentado la importancia de estos últimos debe de ser más bien escasa.

Para ponderar la incidencia concreta de ratas y hormigas se diseñó un segundo experimento en el que se dispusieron 40 placas de plástico localizadas en otras tantas parcelas (ver tabla 3 del Anexo). Cada placa fue cebada con 30 semillas

de *Lavatera*, protegiendo 20 de las placas con una jaula metálica afianzada al sustrato mediante clavos. La finalidad de las jaulas era impedir el acceso a los depredadores de mayor tamaño (ratas y paseriformes) sin obstaculizar la acción de las hormigas. Las placas se mantuvieron durante una semana y fueron revisadas diariamente. La colocación de bandejas cebadas artificialmente para estimar las tasas de depredación debido a hormigas, ha sido un método habitualmente empleado en esta clase de estudios (ver Andersen y Ashton, 1985 para una revisión de las ventajas e inconvenientes de este método). Los principales factores que parecen determinar la tasa de consumo son: el tiempo de exposición (Brown *et al.*, 1975; Andersen y Ashton, 1985), las características del cebo empleado (tamaño, forma) y densidad de semillas en la bandeja (Taylor, 1977; Davidson, 1978; Drake, 1981; Abramsky, 1983; Andersen y Ashton; 1985, Kelrick *et al.*, 1986), la estrategia de búsqueda de alimento (solitaria o en grupo) y el tamaño de la colonia (Bernstein, 1975; Whitford, 1978; Drake, 1981; Andersen y Ashton, 1985), la hora del día y época del año (Sheata y Kaschef, 1971; Drake, 1981; Andersen y Ashton, 1985; Morton, 1985), la temperatura y humedad (Sheata y Kaschef, 1971; Whitford *et al.*, 1981), la distancia al hormiguero (Taylor, 1977; Davidson 1978; Drake, 1981), y las características tróficas y estructurales del hábitat (Bernstein 1975; Whitford *et al.*, 1981; Carroll y Risch, 1984).

Finalmente, en agosto de 2000 se recolectaron semillas directamente de la planta. En cada parcela (fueron las mismas que se emplearon en el primer caso) se recolectaron aproximadamente unos 100 frutos (cada fruto contiene de 5 a 8 semillas), desechando aquellos inmaduros o malogrados.

Esta muestra permite aislar la depredación predispersiva debida a la acción de larvas de insectos. Las semillas, aunque hayan sido total o parcialmente consumidas, permanecen unidas al fruto, por lo que este método proporciona una estima bastante fiable de este tipo de predación.

En cada parcela se contabilizó la proporción de frutos "infectados", la proporción de semillas devoradas en cada fruto (es decir, la probabilidad de

que una semilla individual sea consumida cuando el fruto que la contiene es atacado) y la proporción total de semillas predadas.

La relación de dependencia entre la disponibilidad de recursos y la tasa de depredación se ha modelizado empleando la formulación de Richards (Brown y Rothery, 1993; Doucet y Sloep, 1992), que tiene como expresión:

$$Supervivencia(\%) = a \times (1 - e^{-k \times densidad})^{\frac{1}{1-m}}$$

donde *Supervivencia (%)*=100-tasa de depredación media de cada parcela, *densidad*= densidad de *Lavatera* en la parcela y *a*, *k* y *m* son parámetros ajustados iterativamente. De un modo aproximado, *a* correspondería a la tasa de supervivencia máxima (límite asintótico), *k* a la tasa de crecimiento y *m* al tipo de curva (dependiendo de su valor la función puede adoptar desde una forma lineal hasta una curva sigmoideal). Se ha tomado la densidad de *Lavatera* como variable indicadora de la “disponibilidad alimenticia”.

11.3. Resultados

11.3.1. Depredación sobre las semillas del suelo

En las semillas recogidas del suelo, la tasa media de depredación en 1999 fue del 84,85% (DT=16,4), oscilando entre un máximo del 100% y un mínimo del 52%. En el año 2000 la media descendió a un 49,72% (DT=34,08), observándose una mayor variación entre parcelas (máximo=99%; mínimo=5%). Este decremento, significativamente estadístico ($t=-4,19$; $p<0,001$), coincide con la erradicación de la rata en el año 2000.

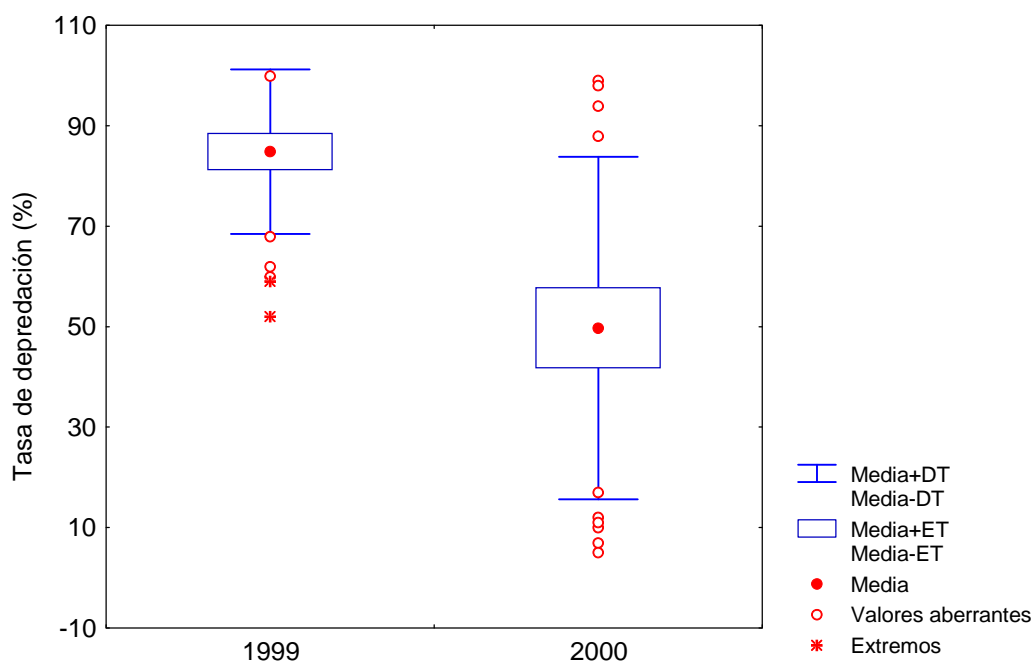


Figura 11.1. Tasas de depredación sobre semillas recogidas en el suelo durante los años 1999 y 2000.

11.3.2. Depredación de las placas cebadas

La depredación de las semillas contenidas en placas protegidas mediante jaulas fue nula en los dos años. En las placas sin jaula (en 1999), en 17 ocasiones las semillas fueron consumidas en las 24 horas siguientes a su colocación, una placa fue predada al séptimo día (90% de las bandejas detectadas en una semana) y dos permanecieron intactas durante toda la semana. En todos los casos, la depredación fue completa, es decir, una vez detectado el cebo por el/los depredadores, las semillas fueron consumidas en su totalidad. En el año 2000, no se produjo depredación alguna.

11.3.3. Depredación predispersiva

La depredación media de semillas sobre la planta madre fue del 50,25% (DT=21,17; máx=85,34; mín=3,42%). Esta cifra se asemeja mucho ($t=0,06$; $p=0,95$) a la observada en el caso de las semillas recogidas en el suelo en el mismo año y parcela, lo que parece indicar que el grueso de la depredación, en

ausencia de ratas, se produce previamente a la dispersión. El porcentaje de frutos atacados fue del 60,86% (DT=24,40; máx=92%;mín=8%) y el de semillas predadas dentro de estos frutos del 81,04% (DT=13,56; máx=100%; mín=47,37%). La observación detenida de frutos y semillas permitió comprobar que en la mayor parte de los casos los depredadores lo constituían larvas de insectos, pues los frutos siempre presentaban dos pequeños orificios, presumiblemente uno de entrada y otro de salida. Sólo en tres casos se encontraron larvas en el interior del fruto, todas ellas de microlepidópteros.

11.3.4. Disponibilidad de recursos y tasas de depredación

La respuesta de la depredación frente a la disponibilidad de recursos se representa gráficamente en las figuras 11.2, 11.3 y 11.4.

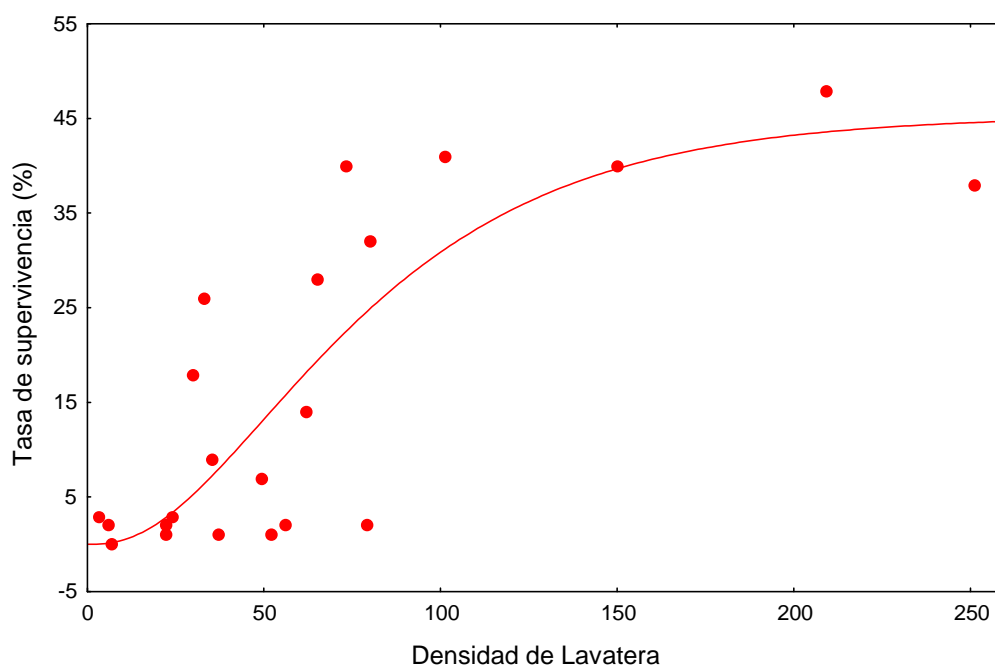


Figura 11.2. Relación entre la tasa de depredación de semillas sobre el suelo y la densidad de *Lavatera mauritanica* (agosto de 1999).

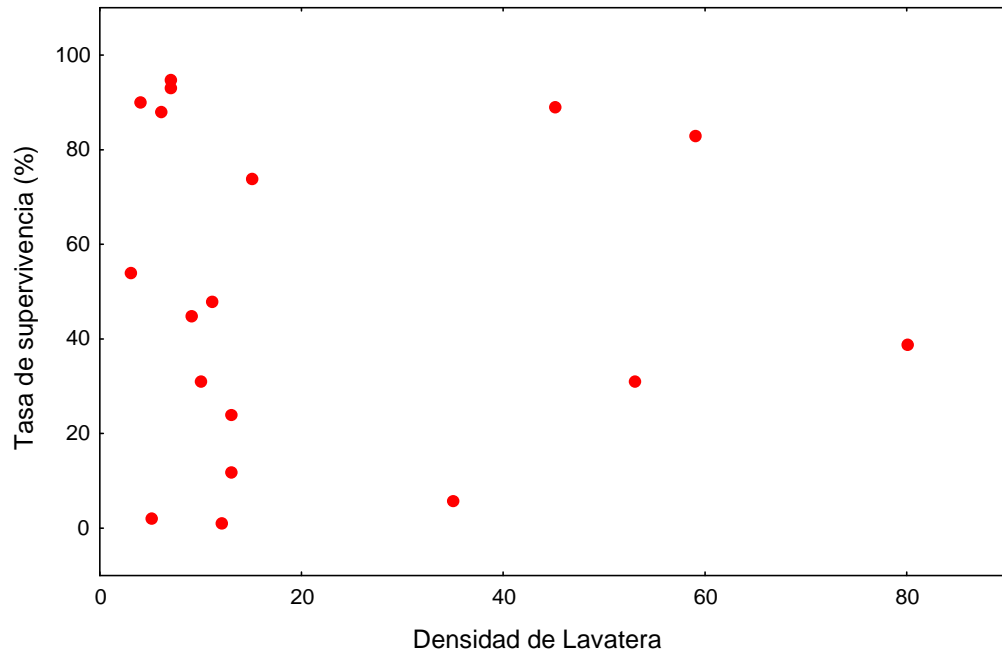


Figura 11.3. Relación entre la tasa de depredación de semillas sobre el suelo y la densidad de *Lavatera mauritanica* (agosto de 2000).

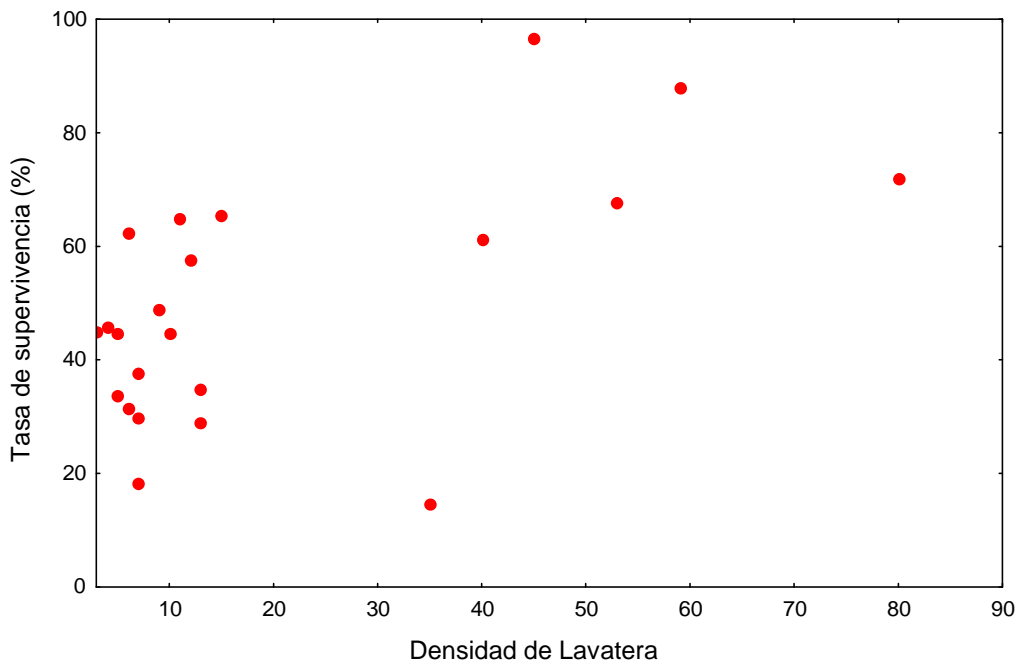


Figura 11.4. Relación entre la tasa de depredación de semillas sobre la planta y la densidad de *Lavatera mauritanica* (agosto de 2000).

Sólo se aprecia una tendencia clara cuando se confronta la supervivencia de semillas en el suelo y la densidad de *Lavatera* en el muestreo de 1999. La varianza absorbida es del 64,37% ($R= 0,8023$), y el valor de los parámetros: $a=45,30$, $k=0,02$ y $m=0,63$. Como se observa en la figura 11.2, la relación entre la tasa de supervivencia y la disponibilidad alimenticia muestra un patrón lineal en el tramo comprendido entre 0 y 100 individuos de *Lavatera*, tendiéndose asintóticamente la curva por encima de estas densidades.

En el resto de los casos, o bien el proceso iterativo no converge en un ajuste o bien éste no explica un porcentaje de la varianza más allá del 30%.

11.4. Discusión

Como ya se ha comentado, los resultados anteriormente expuestos sólo pueden aplicarse a un período concreto, el que se extiende desde la floración y desarrollo del fruto hasta los primeros meses postdispersivos. No obstante, la relevancia de algunas de las cifras arrojadas permite extraer varias conclusiones significativas.

La rata parece desempeñar un importante papel en la depredación sobre las semillas de *Lavatera*. El consumo de la mayor parte de las placas sin protección, demuestra que las semillas constituyen un alimento apetecible que es explotado hasta su final. Indudablemente existen tres factores artificiales que restan a este hecho la posibilidad de una extrapolación inmediata: (i) la gran densidad de semillas dispuestas en la placa, que redundan en un incremento de la razón *recompensa energética / esfuerzo de búsqueda* (Teoría de optimización de la búsqueda de alimento u *Optimal Foraging Theory*; Pyke *et al.*, 1977; Krebs, 1978), (ii) la posible atracción de las ratas por un objeto “extraño” como las placas de plástico y (iii) el efecto del rastro oloroso que deja el investigador (parece evidente que no implica un rechazo, pero se desconoce si puede suponer una fuente de atracción añadida).

Estos resultados confirman las investigaciones realizadas por otros autores que otorgan a los roedores la autoría de la mayor parte de la predación postdispersiva (Hulme, 1993). En pastizales de Gran Bretaña, Hulme (1994) encuentra tasas de consumo de entre un 49 a un 61% (porcentaje de bandejas cebadas). Según este mismo autor, las semillas de mayor tamaño (rango en el que se encuentran las semillas de *Lavatera*) tienen una mayor probabilidad de ser detectadas y consumidas, incluso estando enterradas.

Se ha demostrado que los roedores granívoros responden a un patrón de búsqueda alimenticia fuertemente condicionado por factores tales como la disponibilidad de semillas (Price y Waser, 1985), la cobertura de arbustos (Brown, 1988), y la intensidad de la iluminación lunar (Kotler, 1984, Travers *et al.*, 1988). La homogeneidad de los resultados obtenidos en Rey (85% de las placas consumidas totalmente durante las primeras 24 horas) ha imposibilitado cualquier intento de modelización al respecto.

La significativa disminución de las tasas de depredación observada en el año 2000 podría ser explicada, al menos en parte, por la desaparición de la rata a consecuencia de la campaña de desratización. No obstante, se carece de información sobre las poblaciones de los restantes depredadores, por lo que no es posible precisar la influencia real de la rata. Conviene recordar que los experimentos se realizaron a principios de agosto, cuando la disponibilidad de semillas (de todas las especies) en el suelo es muy elevada. Sería razonable predecir un aumento de la predación sobre las semillas conforme se suceden los meses y los recursos alimenticios van escaseando. En este punto hay que destacar que las semillas de *Lavatera*, en comparación con las de la mayor parte de las especies, son bastante grandes, por lo que constituyen una reserva nutricia nada despreciable.

En cuanto a la incidencia de *Messor bouvieri*, destaca sobremanera su escasa, si no nula, importancia en la depredación de semillas de *Lavatera*. Ninguna de las placas protegidas con jaulas mostró evidencias de haber sido predadas, a pesar de que algunas distaban pocos pasos de homigueros o sendas de obreras. Cabría objetar que la época no era la más favorable para la actividad

de las hormigas. En este sentido, se ha demostrado que la actividad de búsqueda de alimento varía tanto estacional como diariamente (Bernstein, 1979; Sheata y Kaschef, 1971; Drake 1981; MacKay y MacKay, 1984; Andersen y Ashton 1985; Morton, 1985; MacKay y MacKay, 1989). La explicación a este hecho parece residir en la fisiología ectotérmica de las hormigas, que limita su actividad a ciertos umbrales de humedad y temperatura (Sheata y Kaschef, 1971; Whitford *et al.*, 1981; MacKay y MacKay, 1989). Según esto, en primavera se darían mayores tasas de consumo que en verano y más durante la noche que por el día. Además hay que añadir el efecto del ciclo anual endógeno característico de las colonias de insectos eusociales. En primavera, las colonias de hormigas invierten todos los recursos en la producción de nuevas obreras, en lo que se ha denominado fase ergonómica (Macevicz y Olsen, 1976; Oster y Wilson, 1978), mientras que a finales de verano comienza la fase reproductiva, desviándose entonces los recursos hacia la producción de individuos sexuados. Ésto provocaría una disminución en la tasa de reemplazo de las obreras perdidas y, por lo tanto, una intensidad menor de las tareas de búsqueda de alimento (Houston *et al.*, 1988).

A pesar de lo anteriormente expuesto, observaciones de campo a la caída de la tarde, cuando la temperatura había descendido ya algunos grados, demostraron una intensa actividad que sin duda aumentaba durante la noche. Hay que tener en cuenta que la mayor parte de los estudios sobre hormigas se han realizado en lugares de clima mucho más contrastado que el de Chafarinas, por lo que los patrones estacionales pueden divergir notablemente. En Rey, la influencia atemperante del mar reduce las oscilaciones térmicas entre el día y la noche, suaviza tanto las máximas como las mínimas, y carga el ambiente de una humedad relativa muy superior a la de localidades interiores.

Por último, todas las especies del género *Messor* incorporan el reclutamiento a sus estrategias de búsqueda de alimento, por lo que se puede descartar que la gran cantidad de semillas depositadas en cada placa dificulte la detección del “robo” de unas pocas.

En ausencia de ratas, y una vez establecida la escasa importancia de las hormigas, la depredación se concentra en la fase predispersiva, es decir, cuando las semillas aún permanecen en la planta. La presencia en la mayor parte de los frutos de orificios de entrada y salida, permite atribuir el grueso de la depredación a las fases juveniles de ciertos insectos que depositarían las puestas sobre las flores o en los frutos aún verdes. El porcentaje de frutos y semillas predadas se puede considerar normal a tenor de los resultados arrojados por otros investigadores (Jordano *et. al.*, 1990).

Únicamente se observa una relación clara de dependencia en el caso de la depredación estimada sobre las semillas del suelo en 1999. El modelo de ajuste adopta la forma de una curva sigmoideal en la que las mayores tasas de depredación (100-porcentaje de supervivencia) se dan en aquellas parcelas con menor densidad de *Lavatera*, pudiendo alcanzar hasta el 100% de las semillas muestreadas. La tasa máxima de supervivencia esperada (valor en el que se alcanza la asíntota de la función) se sitúa en el 45,30%, correspondiendo con las mayores densidades de *Lavatera*. Este patrón parece responder a un efecto de saturación que revela dos aspectos importantes: (i) la precaria incorporación de efectivos al banco de semillas en los rodales con escasa densidad de *Lavatera* y (ii) la aparente ausencia en los depredadores de un comportamiento de búsqueda orientada de semillas de *Lavatera*. El segundo aspecto, no obstante, ha considerarse con las debidas reservas, ya que se desconoce la evolución del índice de depredación en el resto del año.

Finalmente, cabe destacar la ausencia de un patrón predictivo para las observaciones del año 2000. Del mismo modo que el descenso de las tasas de depredación entre 1999 y 2000 puede ser explicado por la desaparición de la rata, es muy posible que las diferencias entre los patrones de ambos años sean debidos a la misma causa. Las ratas son animales sociales que por regla general constituyen clanes dominados por un macho (Blanco, 1998). Cada grupo defiende un territorio más o menos definido (Ewer, 1974), de modo que deben contentarse con los recursos que éste ofrece o asumir el riesgo que conlleva el invadir un territorio rival. En este contexto, parece lógico que los clanes que ocupan una zona donde escasea *Lavatera*, den cuenta rápida y

exhaustivamente de sus semillas, mientras que aquellos otros que medran en áreas donde *Lavatera* es muy abundante dejen escapar más fácilmente alguna que otra semilla. Los insectos seminívoros, por el contrario, distan mucho de presentar una conducta territorial, lo que explicaría la independencia de la disponibilidad alimenticia en sus tasas de consumo.

**12. INFLUENCIA DEL CLIMA Y LOS NUTRIENTES EN
LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE *Lavatera*
mauritanica: UN MODELO EXPERIMENTAL**

12. INFLUENCIA DEL CLIMA Y LOS NUTRIENTES EN LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE *Lavatera mauritanica*: UN MODELO EXPERIMENTAL

En este capítulo se analiza experimentalmente la influencia del clima (patrón de las lluvias otoñales) y los nutrientes (concentración de nitrógeno) en la germinación y crecimiento de *Lavatera mauritanica*.

12.1. Introducción

Desde antiguo se ha observado que los cambios en la composición florística y abundancia de las especies no siempre son predecibles y unidireccionales. En muchos casos, y aparentemente en contra de lo que postula la teoría de la sucesión, la evolución de las comunidades vegetales deviene errática, sin rumbo definido. Ya desde un principio se atribuyó a factores climáticos esta dinámica errabunda, datando de principios de siglo los primeros trabajos al respecto (Shreve, 1929).

Más tarde, Trumble y Cornish (1936) encuentran una correlación entre la biomasa de pastizales mediterráneos y la precipitación de noviembre y primavera, mientras que la precipitación anual total parece no ser demasiado importante. Murphy (1970) obtiene resultados similares en un pastizal californiano, donde la máxima correlación se establece con la precipitación acumulada hasta el 20 de noviembre. Figueroa y Davy (1991) comprueban que las fluctuaciones en la composición florística de pastizales en dehesas de Sevilla dependen fundamentalmente de la precipitación otoñal. Centrándose en éste período, la fecha concreta de las primeras lluvias parece ser también relevante, al menos para algunas especies. Talbot y Biswell (1942), en cultivos de California, observan una mayor abundancia de ciertas especies del género *Erodium* cuando las lluvias son tempranas, mientras que los tréboles son favorecidos por las lluvias tardías. Beatly (1969), encuentra en el desierto de Nevada una mayor fluctuación en las poblaciones de terófitos, adjudicando las causas a oscilaciones en los niveles de germinación, de supervivencia y de éxito madurativo, que a su vez están íntimamente relacionadas con la precipitación total y la llegada de las primeras lluvias efectivas.

Pero los factores climáticos no son los únicos responsables de las fluctuaciones interanuales. Watkinson (1990) observa que los patrones poblacionales de *Vulpia fasciculata* responden en buena medida a la interacción con otras especies, mientras que Whisenant (1990), estudiando la evolución de *Bromus japonicus* tras un incendio, concluye que las variables más explicativas son la cantidad de hojarasca en el suelo y la precipitación de octubre y noviembre.

Van der Maarel (1981), manipulando artificialmente la precipitación sobre parcelas controladas, encuentra diferencias significativas en la composición florística tan sólo dos años después de iniciado el experimento.

La influencia de los nutrientes en la vegetación se ha comentado en el capítulo 9. Baste recordar aquí que sus efectos dependen de la concentración en la que se presenten. En niveles intermedios, los vegetales experimentan un mayor crecimiento, mientras que por encima de ciertos umbrales, suponen un elemento tóxico que resta vigor a la planta, llegando a producir su muerte. Si se considera la respuesta de una comunidad y no sólo de una especie aislada, la variación en la disponibilidad de nutrientes en el suelo se refleja en un cambio de la composición florística. En estas situaciones, más importante que los requerimientos fisiológicos individuales, son las relaciones de competencia que se establecen entre las distintas especies.

12.2. Material y métodos

Los objetivos perseguidos en este capítulo implican dos fases diferentes de planificación, reflejadas en el presente apartado. En primer lugar se describen los análisis y exploraciones previas que permitieron establecer las condiciones experimentales, tanto climáticas (temperatura, riego, luz) como del sustrato (concentración de nitrógeno). En segundo lugar se detalla el diseño general del experimento, así como los materiales empleados. Por último se exponen los análisis utilizados para detectar las diferencias atribuibles a cada tratamiento.

12.2.1. Análisis climático

A partir de los datos de precipitación decenal procedentes de la estación meteorológica de Melilla (serie de 1965-1997), se realizó una clasificación de los perfiles pluviométricos correspondientes a los meses de septiembre a diciembre mediante el programa informático PATN (Belbin, 1991). La depuración del dendrograma obtenido dio como resultado la identificación de cuatro perfiles de precipitación otoñal, representados en la figura 12.1 (aunque la precipitación de agosto no se ha incluido en la clasificación de los perfiles, se muestra en la figura como punto de origen):

- ✓ El perfil A, representado por 14 años de la serie, viene definido por una precipitación total intermedia, caída con bastante regularidad a partir de octubre.
- ✓ El perfil B corresponde también a la media de 14 años, y muestra un patrón muy similar al anterior pero con una pluviosidad total mucho más escasa.
- ✓ En el perfil C, formado por cuatro años, la precipitación final es parecida a la del perfil A, con la diferencia de que las lluvias son más tempranas y ya en septiembre se recogen cantidades significativas.
- ✓ El perfil D, constituido por un único año, se caracteriza por una precipitación total muy elevada, recogida principalmente en el mes de octubre. Noviembre y diciembre muestran una tendencia similar al resto de los perfiles.

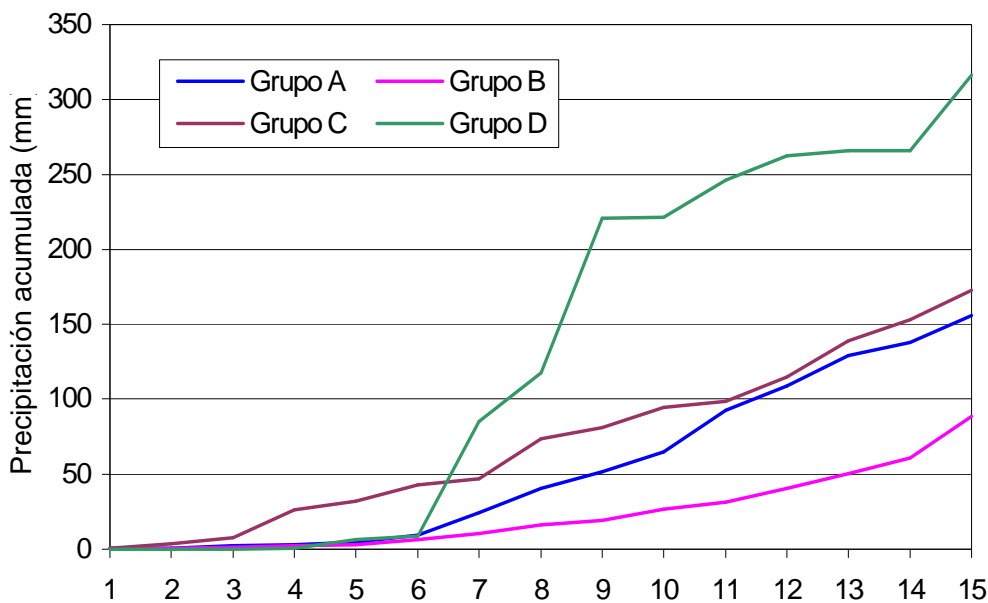


Figura 12.1. Perfiles de precipitación decenal durante los meses de agosto-diciembre. Se representa agosto como origen de las series, pero no se ha incido en la clasificación de los perfiles.

Se han elegido los perfiles A y C como representativos de dos tipos de otoño clásico: unos con precipitaciones tempranas y otros con precipitaciones tardías, es decir, lluvias con altas temperaturas y lluvias con bajas temperaturas. El perfil D se ha descartado por representar únicamente a un año. El perfil B podría haber sido escogido en detrimento del A, pero las evidentes diferencias en los valores de precipitación total respecto al C hubieran supuesto un factor de variabilidad añadido.

12.2.2. Concentración de nitrógeno

La elección de las concentraciones de nitrógeno se basó en los datos facilitados por Marañón (com. pers.) sobre el contenido medio de nitrógeno en zonas con diferentes aportes de guano (tabla 12.1). Esta información permitió establecer el rango de nitrificación natural en Rey y orientar los umbrales a explorar en la fase experimental.

	“Poco” guano	“Más” guano
Máximo	0,3	1,0
Mínimo	0,1	0,3
Media	0,2	0,6

Tabla 12.1. Contenido de nitrógeno (%N total) en suelos de la Isla de Rey. Datos facilitados por Marañón.

12.2.3. La cámara de cultivo

Todos los experimentos se han desarrollado en el interior de dos cámaras Ibercex modelo H-900-D. Estos artefactos permiten un control riguroso de la temperatura y la iluminación, posibilitando la programación automática de distintos ciclos. El sistema frigorífico garantiza una precisión mínima en la regulación térmica de $\pm 0,5$ °C. Cada cámara consta de dos compartimentos independientes, cada uno de ellos con dos bancos de luces constituidos por lámparas fluorescentes y lámparas incandescentes. Cada batería de luces ilumina una bandeja que puede ser situada a diferentes distancias de las lámparas.

12.2.4. Preparación de las semillas

Las semillas de *Lavatera* fueron recogidas en el verano de 2000, guardándose en la oscuridad y a una temperatura media de 20°C hasta su siembra. En una primera fase se exploraron cualitativamente los tiempos y patrones de germinación, depositando 100 semillas sobre placas Petri. Tras un mes en las cámaras de cultivo el porcentaje de germinación fue nulo, por lo que se decidió escarificarlas manualmente. Tras esta operación, el 100% de las semillas germinaron en las 48 horas siguientes (se obtuvo el mismo resultado sumergiéndolas en ácido sulfúrico al 96% durante 15 minutos). Esto indica que la inhibición del proceso germinativo se debe exclusivamente a la falta de hidratación del embrión, consecuencia de la impermeabilidad de la cubierta

seminal (este fenómeno se discutirá más adelante). Por ello, todas las semillas sembradas en el experimento final fueron escarificadas previamente.

12.2.5. Diseño general del experimento

En síntesis, el experimento planteado consiste en simular dos tipos de condiciones climáticas (otoño temprano y otoño tardío) y un rango de concentración de nitrógeno (o, en sentido amplio, de guano).

Cada otoño se simuló en una cámara de cultivo, programando los siguientes parámetros:

	Otoño temprano (2º decena septiembre)	Otoño tardío (2º decena noviembre)
Temperatura (°C)	23,5	17,0
Iluminación	12h 23m	10h 20m

La precipitación (riego) fue común para ambos tratamientos, pues el objetivo es comprobar el efecto de lluvias tempranas y lluvias tardías de igual intensidad. Se ha simulado una precipitación de 1,46 mm/día, que corresponde al promedio de precipitación de los perfiles A y C (meses de septiembre a diciembre) aumentado en un 10% para compensar la menor capacidad de campo del sustrato de siembra.

El efecto de la concentración de nitrógeno se probó en tres sustratos diferentes: suelo de Rey, arena de río y sustrato universal.

El sustrato de la isla de Rey se recogió en verano de 2000, almacenándose en bolsas de papel hasta su traslado al laboratorio. La tierra fue extraída de parcelas que previsiblemente presentaban un “reducido” contenido en nitrógeno, por encontrarse en áreas con baja densidad de lárvidos. Tras

homogeneizar las muestras, se enviaron para su análisis al Laboratorio de Análisis de Materiales Agrícolas de la U.A.M. Los resultados arrojaron una concentración de nitrógeno del 0,4%, un valor algo superior a los contenidos mínimos de las parcelas con más guano (ver tabla 12.1). A una parte de este sustrato se le añadieron las dosis necesarias de guano comercial (11% de N) hasta alcanzar concentraciones de 0,75% y 1%, por lo que finalmente se obtuvieron tres niveles de nitrificación: 0,4%, 0,75% y 1%.

En el caso de la arena de río y el sustrato universal, se dispuso un gradiente de nitrógeno con 7 niveles: 0,0-1,2% con intervalos de 0,2%, añadiendo en cada caso la cantidad necesaria de guano comercial.

La finalidad de disponer de tres tipos de sustratos tan diferentes no es establecer comparaciones directas entre ellos, sino comprobar la semejanza de las curvas respuesta frente a los distintos tratamientos.

Una vez preparados, los sustratos se depositaron en el interior de potes plásticos de dimensiones 4x4x7 cm. En el caso del suelo recogido en Rey, se dispusieron 10 réplicas por nivel de nitrógeno, es decir un total de 60 potes entre las dos cámaras (10x3=30; 30x2=60). La arena y el sustrato universal se repartieron en cuatro réplicas por tratamiento (4x7=28; 28x2=56).

En cada pote se introdujeron 6 semillas de *Lavatera*, enterrándose unos 3 ó 4 mm bajo tierra. Las bandejas de una misma cámara fueron intercambiadas regularmente con el objeto de aleatorizar al máximo las condiciones ambientales. Durante los 40 días que duró el experimento, se realizó un seguimiento diario en el que se anotaron las germinaciones y el establecimiento de las plántulas.

Se consideró que una semilla había germinado cuando los cotiledones eran visibles. Esto quiere decir que se desconocen las tasas de mortalidad que afectan a las primeras fases de crecimiento, cuando la plántula sólo presenta radícula.

Como "plántula establecida" se entiende a aquella que muestra signos de haber enraizado satisfactoriamente y de que su desarrollo es vigoroso. Esta asignación se hace necesario debido a que, para reducir las interferencias por competencia, sólo se dejó crecer una plántula por pote, eliminando las restantes en cuanto se consideró que se hallaban establecidas.

Una vez concluido el experimento, se procedió a medir la longitud total, el número de hojas, la biomasa aérea y la superficie foliar de las plántulas. Para ello se extrajeron por un lado tallos y pecíolos, y por otro los limbos foliares y cotiledones. Estos dos últimos fueron extendidos sobre una cuartilla blanca y escaneados con un escáner tradicional. La imagen obtenida se analizó mediante el programa informático Leica Qwin, que calcula automáticamente la superficie de las imágenes seleccionadas. Finalmente, todo el material vegetal fue deshidratado en una estufa a 80°C durante 48 horas y posteriormente pesado en una balanza de precisión.

12.2.6. Análisis estadísticos

Los efectos de los diferentes tratamientos sobre los porcentajes finales de germinación y establecimiento se han explorado mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores: 1) precipitación otoñal y 2) concentración de nitrógeno.

12.3. Resultados

Antes de analizar en profundidad la respuesta de las diferentes variables consideradas, es necesario comentar varios aspectos importantes. Por un lado, el número de germinaciones fue muy variable dependiendo del tipo de sustrato. Sobre sustrato universal el porcentaje de germinación fue del 58%, en arena del 35% y sobre suelo recogido en Rey tan sólo germinaron el 12% de las semillas sembradas. Aunque en principio podría esperarse un mayor éxito germinativo sobre un sustrato autóctono, el hecho es que las semillas de *Lavatera* se han mostrado mucho más "resolutivas" en condiciones a priori tan adversas como la arena de río. La misma conclusión es válida cuando se

considera el establecimiento, desarrollo y crecimiento de las plántulas. Por otra parte, el número de éstas que finalmente han sobrevivido ha sido muy escaso, por lo que no ha resultado posible analizar estadísticamente la significación de las diferencias observadas en el crecimiento.

12.3.1. Porcentaje final de germinación

Los porcentajes de germinación obtenidos se muestran en las tablas 12.2 y 12.3, y gráficamente en las figuras 12.2, 12.3 y 12.4.

N (%)	Otoño temprano		Otoño tardío	
	Sustrato universal	Arena	Sustrato universal	Arena
0,0	79,2	37,5	100,0	75,0
0,2	58,3	25,0	70,8	87,5
0,4	58,3	16,7	70,8	50,0
0,6	37,5	12,5	50,0	45,8
0,8	37,5	16,7	50,0	54,2
1,0	50,0	4,2	50,0	41,7
1,2	45,8	0,0	50,0	25,0

Tabla 12.2. Porcentaje de germinación en arena y sustrato universal. Cada valor corresponde al promedio de cuatro réplicas, cada una con 6 semillas.

N (%)	Otoño temprano	Otoño tardío
0,4	15,0	41,7
0,75	10,0	1,7
1	0,0	1,7

Tabla 12.3. Porcentaje de germinación sobre sustrato de Chafarinas. Cada valor corresponde al promedio de 10 réplicas, cada una con 6 semillas.

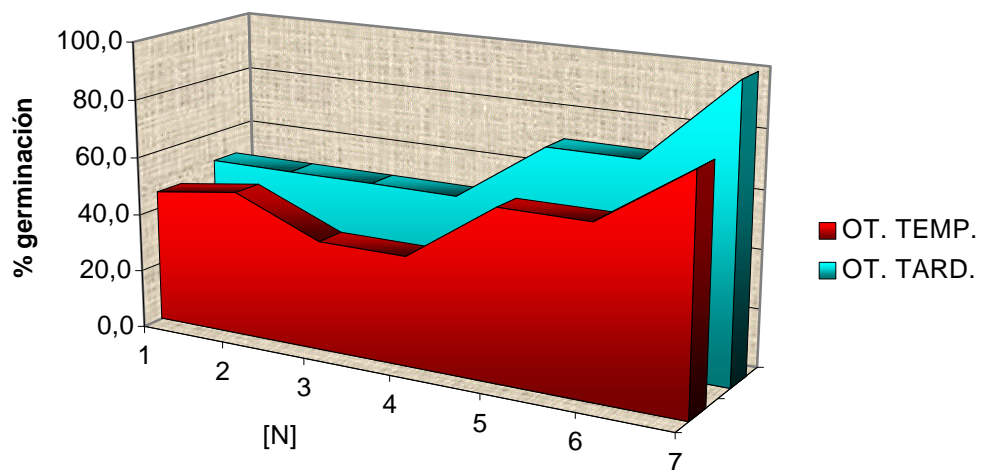


Figura 12.2. Porcentaje de germinación sobre sustrato universal bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

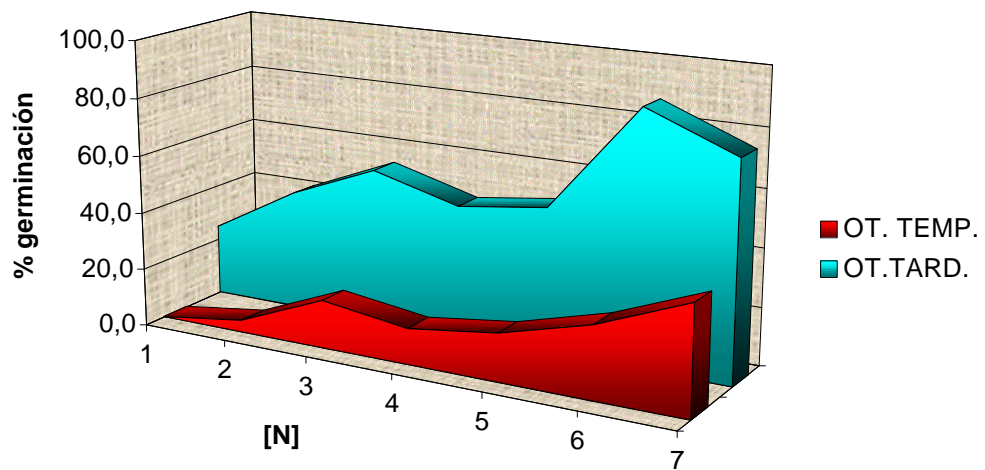


Figura 12.3. Porcentaje de germinación sobre arena bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

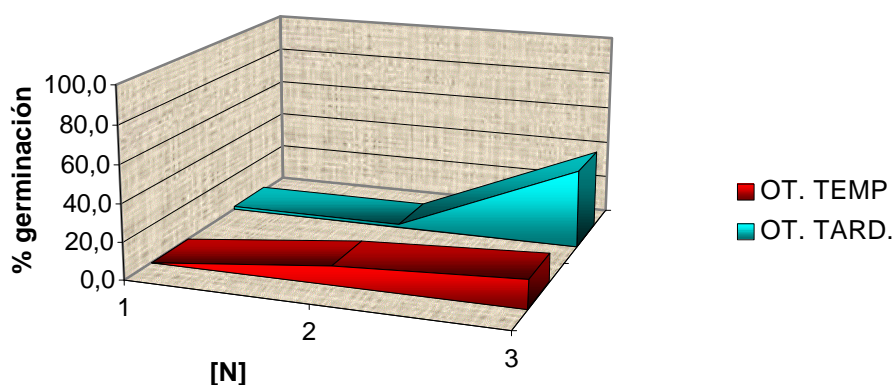


Figura 12.4. Porcentaje de germinación sobre sustrato de Rey bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

El efecto de la concentración de nitrógeno ha resultado significativo en los tres tipos de sustrato, mientras que el tipo de otoño sólo ha arrojado diferencias estadísticas en el sustrato universal y en la arena (ver tabla 12.4).

Efecto	Sustrato universal	Arena	Sustrato de Rey
	F	F	F
nitrógeno	9,14**	9,30**	21,06**
otoño	6,65*	89,04**	3,27
nitrógeno x otoño	0,37	1,18	7,97**

Tabla 12.4. ANOVA del efecto del nitrógeno y el tipo de otoño en el porcentaje de germinación sobre un sustrato universal, sobre arena y sobre sustrato de Rey. Con un asterisco se señalan los $p < 0,05$; con dos asteriscos los $p < 0,01$.

Los patrones de germinación en arena y sobre sustrato universal son bastante semejantes, observándose los mayores éxitos germinativos en condiciones de baja concentración de nitrógeno y bajas temperaturas (otoño tardío). En el caso del sustrato universal, los seis últimos niveles de nitrógeno (0,2%-1,2%) se

reúnen en un grupo homogéneo, quedando aislado el primer nivel (test de Tukey; $\alpha=0,05$). En el caso de la arena, las principales diferencias se establecen entre los niveles más pobres en nitrógeno (0,0-0,2%) y los más ricos (0,6%, 1,0-1,2%), existiendo cierto solapamiento en los niveles intermedios (test de Tukey; $\alpha=0,05$). En ningún caso hubo interacción entre ambos efectos.

Los porcentajes de germinación sobre sustrato de Rey presentan una tendencia similar en lo que a la respuesta frente al nitrógeno se refiere. La mayor tasa de germinación se da en el nivel menos enriquecido, que constituye un grupo homogéneo frente a los dos siguientes niveles de concentración (test de Tukey; $\alpha=0,05$). Aunque el factor otoño no repercute de forma estadísticamente significativa ($p=0,076$), el número de semillas germinadas bajo las condiciones de un otoño tardío fue bastante más elevado (27 frente a 15). Es muy probable que el gran fracaso germinativo observado en los niveles con más nitrógeno (0 germinaciones en otoño temprano y 1 germinación en otoño tardío) impida la detección de diferencias significativas. Por último, y como se muestra en la figura 12.5, cabe destacar una interacción significativa entre ambos factores), debido a la diferente respuesta de los niveles de 0,4 y 0,75% N, frente a la disminución de la temperatura. La reducida tasa de germinación total dificulta de nuevo la interpretación de estos resultados.

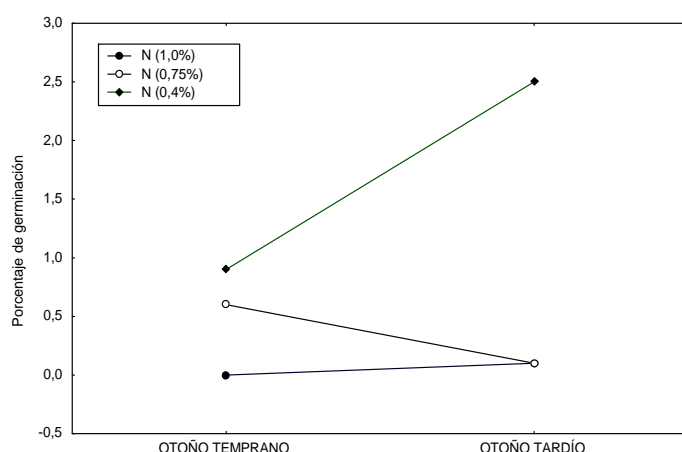


Figura 12.5. Interacción de los efectos tipo de otoño y nivel de nitrógeno en los promedios de germinación sobre el sustrato de Rey.

12.3.2. Porcentaje final de establecimiento

El porcentaje de establecimiento de un nivel determinado se ha expresado como la razón entre el número de plántulas establecidas y el número de semillas germinadas, es decir, se ha entendido la tasa de establecimiento como un fenómeno independiente del éxito germinativo.

En las tablas 12.5 y 12.6 y en las figuras 12.6, 12.7 y 12.8, se representa el porcentaje de establecimiento para cada uno de los tratamientos considerados.

N (%)	Otoño temprano		Otoño tardío	
	Sustrato universal	Arena	Sustrato universal	Arena
0,0	45,0	0,0	58,3	0,0
0,2	12,5	16,7	9,2	24,6
0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
0,6	8,3	0,0	0,0	0,0
0,8	0,0	0,0	0,0	5,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,2	0,0	-	0,0	0,0

Tabla 12.5. Porcentaje medio de establecimiento en arena y sustrato universal. Con un guión se señalan aquellos niveles en los que no hubo germinación alguna, y por lo tanto no es posible hablar de establecimiento tal y como se entiende en este análisis.

N (%)	Otoño temprano	Otoño tardío
0,4	0,0	8,3
0,75	10,0	0,0
1	-	0,0

Tabla 12.6. Porcentaje medio de establecimiento sobre sustrato de Chafarinas. Con un guión se señalan aquellos niveles en los que no hubo germinación alguna, y por lo tanto no es posible hablar de establecimiento tal y como se entiende en este análisis.

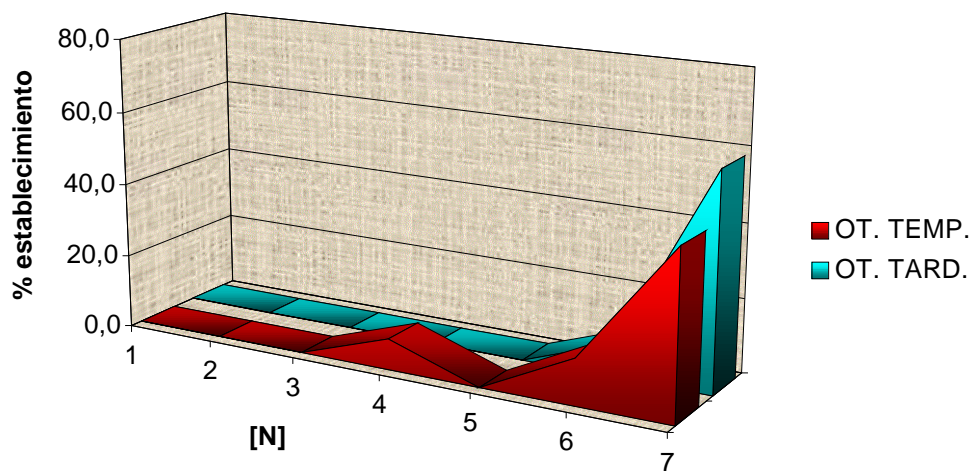


Figura 12.6. Porcentaje de establecimiento sobre sustrato universal bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

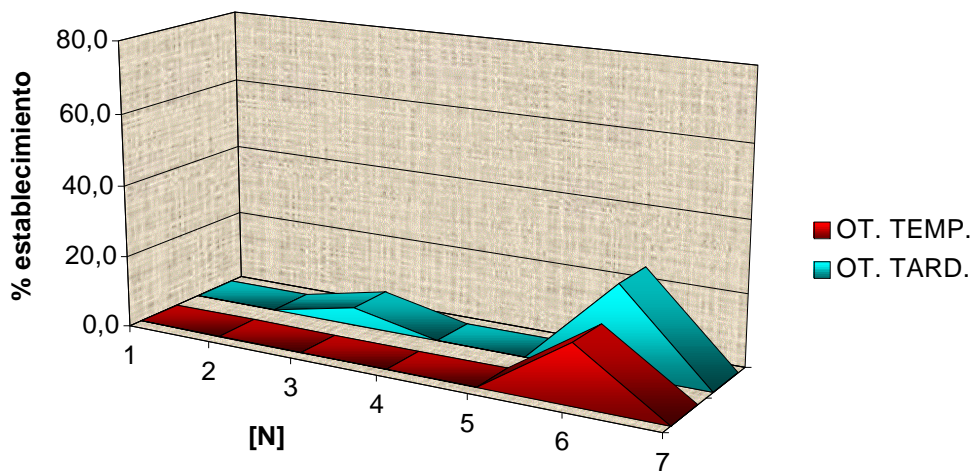


Figura 12.7. Porcentaje de establecimiento en arena bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

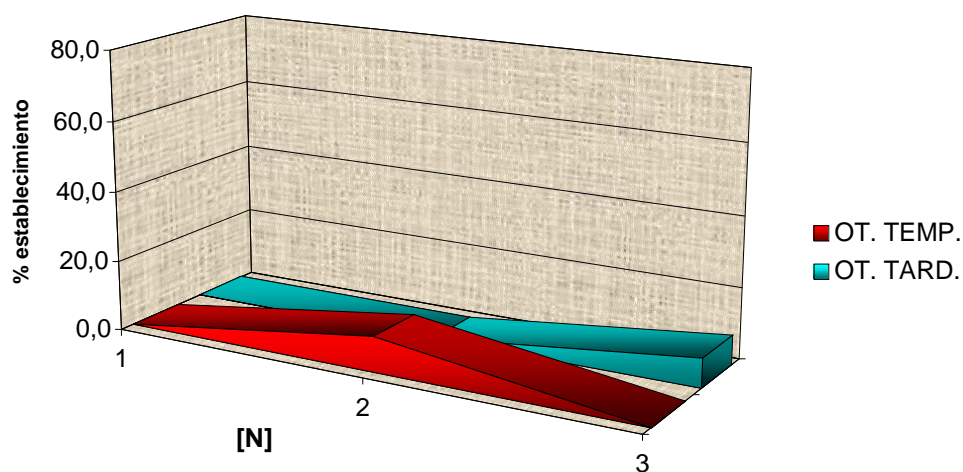


Figura 12.8. Porcentaje de establecimiento sobre sustrato de Rey bajo dos regímenes climáticos. La concentración de N decrece de izquierda a derecha.

El establecimiento de las plántulas sólo ha resultado significativamente afectado por la concentración de nitrógeno, excepto en el sustrato de Rey, donde ni el tipo de otoño ni los nutrientes han provocado diferencias significativas en los porcentajes de establecimiento (ver tabla 12.7).

Efecto	Sustrato universal	Arena	Sustrato de Rey
	F	F	F
nitrógeno	19,80*	6,32*	0,65
otoño	0,005	1,37	0,02
nitrógeno x otoño	0,73	0,71	1,90

Tabla 12.7. ANOVA del efecto del nitrógeno y el tipo de otoño en el porcentaje de establecimiento sobre un sustrato universal, sobre arena y sobre sustrato de Rey. Con un asterisco se señalan los $p < 0,05$.

Los perfiles de establecimiento en arena y sustrato universal adoptan una tendencia similar a los de germinación en cuanto a su relación con el nitrógeno, si bien se anulan las diferencias entre los dos tipos de otoño. El test de Tukey vuelve a indicar la presencia de los mismos grupos homogéneos para el caso del sustrato universal, mientras que en la arena se identifican ahora dos grupos netamente diferentes: por un lado, el que corresponde al nivel de 0,02%, con los mayores porcentajes de establecimiento, y por otro lado, el resto de los niveles.

Como ya se ha comentado, en el caso del sustrato recogido en Rey, el éxito en el establecimiento de las plántulas no parece depender ni de las concentraciones de nitrógeno ni del tipo de otoño, aunque habida cuenta del escaso porcentaje de establecimiento global, resulta bastante arriesgado aventurar una posible interpretación de estos resultados.

12.3.3. Desarrollo y crecimiento

El número de plántulas que finalmente se establecieron fue tan escaso que ha resultado imposible una exploración estadística del desarrollo y crecimiento de éstas. No obstante, y aunque de una forma meramente visual, los resultados expuestos en las figuras 12.9 y 12.10 permiten entrever ciertas tendencias. Para simplificar, sólo se presentan los datos correspondientes a la biomasa y el número de hojas; la superficie foliar y la longitud total se encuentran positivamente correlacionadas con la biomasa, por lo que sus patrones de respuesta pueden considerarse semejantes (ver tabla 4 del Anexo). En las gráficas se han representado los promedios de biomasa y número de hojas en cada tratamiento analizado. Los valores=0 no corresponden a un crecimiento nulo, sino que indican aquellos tratamientos en los que no llegó a desarrollarse ninguna plántula.

En general, tanto la biomasa como el desarrollo fenológico (nº de hojas) fue mayor en condiciones de otoño temprano, resultado claramente atribuible a la diferencia de temperatura. El aumento de la temperatura dentro de unos rangos

“normales” provoca un incremento de la tasa anabólica general, lo que se traduce en una mayor capacidad sintética.

La concentración de nutrientes también parece afectar al crecimiento y desarrollo de las plántulas (ver la primera gráfica de la figura 12.9). El sentido de la relación es similar al observado en los casos de la germinación y el establecimiento, encontrándose las plántulas más desarrolladas sobre aquellos sustratos con menor contenido de nutrientes.

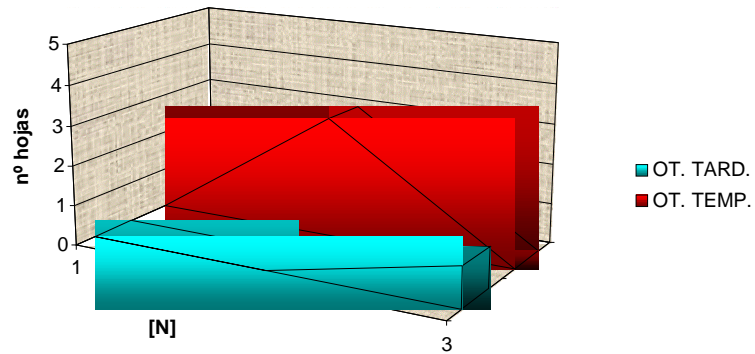
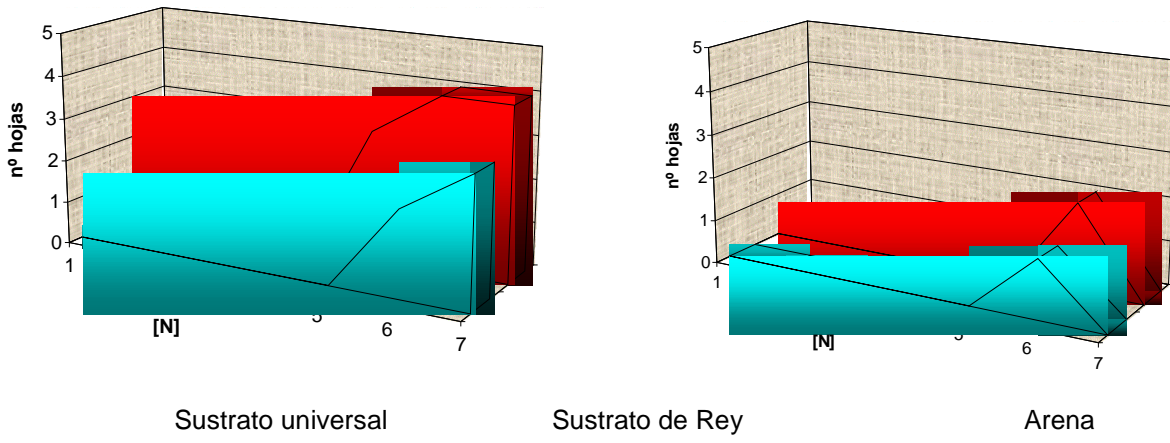


Figura 12.9. Número de hojas por plántula

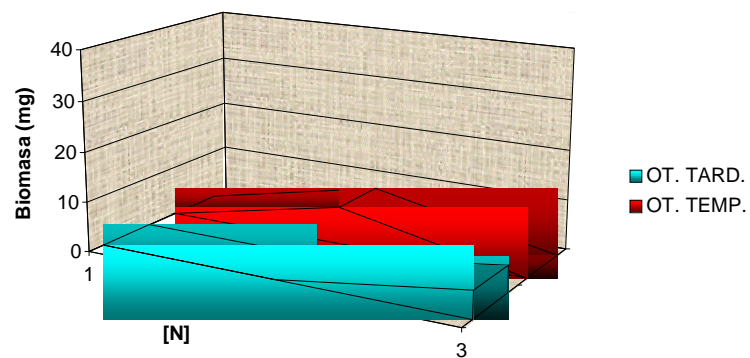
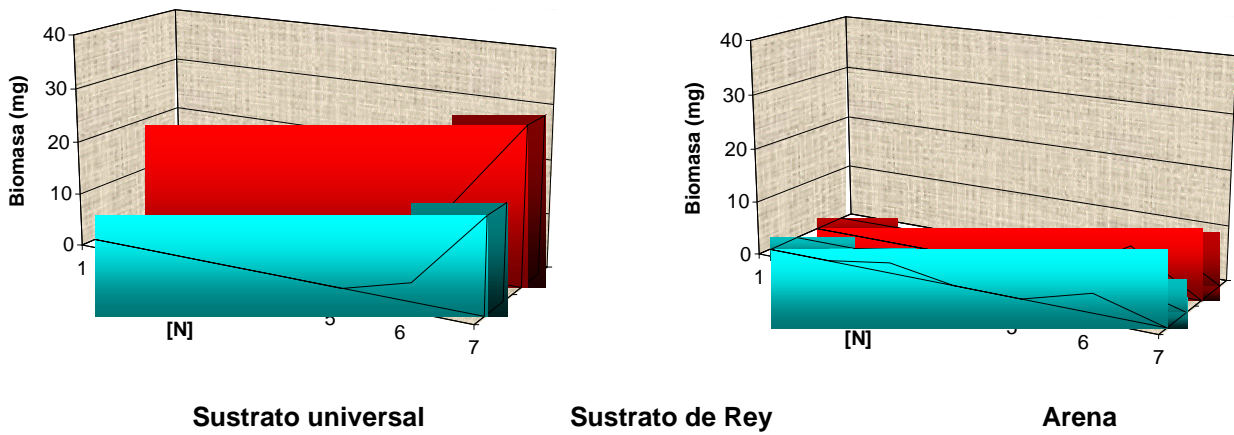


Figura 12.10. Número de hojas por plántula

12.4. Discusión

Las semillas de *Lavatera* sólo germinaron tras un tratamiento en ácido sulfúrico o mediante escarificación manual, manipulaciones que provocan la degradación de la cubierta seminal y posibilitan la hidratación del embrión, suceso imprescindible para activar el proceso de germinación. Esta latencia estructural impide que las semillas germinen inmediatamente tras las primeras lluvias, lo que supondría un elevado riesgo de tratarse de un chubasco estival. Es probable que la hidratación del embrión sólo se consiga tras el contacto prolongado con un sustrato saturado de humedad (más de 30 días, a tenor de las primeras pruebas experimentales). En este sentido, también podría ser importante el papel de los iones en disolución y de las oscilaciones térmicas diarias. Una prueba indirecta que parece apoyar esta hipótesis es el hecho de que sólo durante la última semana del experimento se observó la germinación de semillas de otras especies contenidas en las muestras de suelo de Rey.

La llegada temprana o tardía de las lluvias ha sido un factor decisivo en la tasa de germinación de las semillas de *Lavatera*, resultando más elevada bajo condiciones que simulan un otoño tardío, es decir, con bajas temperaturas. Como ya se comentó en la introducción de este capítulo, existen numerosos trabajos que han puesto de manifiesto la importancia del momento de llegada de las primeras lluvias otoñales. Obviamente, no todas las especies responden por igual; mientras unas prefieren altas temperaturas para germinar, otras se ven favorecidas por precipitaciones tardías, y muchas otras parecen ser indiferentes al régimen térmico. Éstas diferencias imprimen una acusada variabilidad a las comunidades vegetales, especialmente las terofíticas (Espigares, 1994). En el caso particular de climas semiáridos, la estrategia que presenta *Lavatera* podría significar una medida de precaución contra lluvias “no deseadas”, que serían aquellas acaecidas demasiado pronto. A una tormenta veraniega que desatase una explosión germinativa, le sucedería sin duda una prolongada sequía que difícilmente podrían salvar las plántulas. Hensen (1999) ha encontrado una respuesta similar en especies anuales del desierto de Tabernas (Almería), aunque no siempre la inhibición es causada por la temperatura.

Los porcentajes de establecimiento han resultado similares en ambos tipos de otoño, lo que significa que la temperatura no influye en la viabilidad de las plántulas una vez han emergido. Sí lo hace sobre el desarrollo y crecimiento de éstas, siendo más elevados bajo las condiciones de un otoño temprano.

No se debe olvidar que los patrones comentados corresponden a un promedio poblacional. Aunque el grueso de las semillas de *Lavatera* responda favorablemente a un otoño tardío, la fracción que germinó con altas temperaturas puede representar una inversión genética destinada a explotar las condiciones climáticas de años atípicos, como los que se engloban en el perfil C (ver figura 12.1). En este tipo de años, aquellas semillas que germinen tempranamente contarían con una importante ventaja, puesto que encontrarían a su disposición un sustrato libre de competencia, uno de los factores más importantes en ecosistemas mediterráneos, donde el estío deja tras de sí un suelo prácticamente desnudo de vegetación.

La influencia de la concentración de nutrientes ha sido, cuanto menos, sorprendente. En contra de lo que en un principio cabría esperar, tanto la germinación como el establecimiento, desarrollo y crecimiento de *Lavatera* han resultado desfavorecidos bajo elevadas concentraciones de nitrógeno. Aunque no es posible precisar los niveles “de campo” óptimos para *Lavatera mauritanica* (las extrapolaciones al medio natural de los resultados obtenidos en laboratorio siempre han de realizarse con prudencia), sí es indiscutible que esta especie ha germinado y crecido de forma perfectamente normal en condiciones de muy bajo contenido en nitrógeno. Las conclusiones más importantes derivadas de esto son, en primer lugar, que *Lavatera mauritanica* no puede considerarse una nitrófila en sentido estricto, sino más bien una especie tolerante y, en segundo lugar, que la influencia del guano en su distribución y abundancia en la Isla de Rey debe entenderse en el marco relativo de la competencia con otras especies, y no en el contexto de un óptimo fisiológico.

13. CONCLUSIONES GENERALES

13. CONCLUSIONES GENERALES

A continuación se exponen, de forma resumida, las conclusiones más relevantes que han ido desgranándose a lo largo de los capítulos precedentes.

- ✓ La precipitación constituye la variable climática que modula las explosiones demográficas de *Lavatera mauritanica*, más en concreto las lluvias de octubre y marzo.
- ✓ La abundancia y distribución de *Lavatera mauritanica* en Rey responden principalmente a la distribución de leñosas en la isla, localizándose las formaciones más densas en aquellas zonas con escasa cobertura de nanofanerófitos. La degradación del manto leñoso puede ser debida a varias razones: perturbaciones antrópicas, situación de las colonias de láridos, inhospitalidad del sustrato, etc.
- ✓ Las semillas de *Lavatera* son fundamentalmente transitorias, aunque una reducida fracción podría comportarse como persistente de corta duración.
- ✓ Los predadores más importantes de semillas de *Lavatera* son las ratas y las larvas de ciertos insectos. La acción conjunta de ambos grupos determina unas tasas de depredación muy elevadas.
- ✓ Los experimentos de laboratorio permiten definir a *Lavatera* como una especie de germinación temprana y tolerante al nitrógeno, pero no estrictamente nitrófila.

14. PROPUESTAS PARA LA GESTIÓN

14. PROPUESTAS PARA LA GESTIÓN

En los capítulos precedentes se han perfilado las coordenadas biológicas y ambientales en las que ha de basarse cualquier tipo de acción encaminada a la gestión de la población de *Lavatera mauritanica* en la isla de Rey.

Los resultados obtenidos en el capítulo 5 permiten predecir, a partir de la precipitación acumulada en octubre, los años en los que la probabilidad de que se produzca una explosión demográfica de *Lavatera* es mayor. El análisis de los registros climáticos podría proporcionar, por tanto, un primer factor en la toma de decisiones.

También se ha demostrado que *Lavatera* es una especie cuyo banco de semillas presenta características esencialmente transitorias, sujeto a unas altas tasas de depredación y con mecanismos dispersivos secundarios muy limitados. Según esto, cualquier medida que mermara el potencial reproductor de *Lavatera* encontraría un rápido reflejo tanto en la distribución como en la abundancia de esta malvácea.

La acción más aconsejable y efectiva, en el caso de que se considere necesario gestionar la población de esta especie, consiste en segar las plantas previamente a la fructificación en aquellos rodales que se solapan con los núcleos de *Larus audouinii*. Dada la escasa superficie de estas zonas, el esfuerzo requerido no sería excesivo y se evitaría una afección directa a otras especies, como sucedería de emplearse métodos menos selectivos (aplicación de herbicidas de escasa persistencia, etc.).

Aunque se ha constatado que la cobertura de especies leñosas redundaba en una disminución de la abundancia de *Lavatera*, se desaconseja la repoblación como medida de control, ya que se desconoce la repercusión que tendría sobre la nidificación de *Larus audouinii*. Además, resultaría una labor mucho más costosa, no tanto en términos económicos sino de esfuerzo, puesto que sería necesario un mantenimiento adecuado al menos durante los primeros años.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMSKY, Z. (1983): "Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert". *Oecologia*, 57: 328-332.
- ALONSO, F.M., CÁCERES, L., CLEMENTE, L., GARCÍA, L.V., MARAÑÓN, T., OJEDA, F. y RODRÍGUEZ, J. (1998): "Estudio del medio físico y vegetación de las Islas Chafarinas". Informe inédito.
- ANDERSEN, A.N. (1987): "Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia". *Oikos*, 48: 171-174.
- ANDERSEN, A.N. y ASHTON, D.H. (1985): "Rates of seed removal by ants at heath and woodland sites in southeastern Australia". *Aust. J. Ecol.*, 10: 381-390.
- ASENSI, A. & SALVOTIERRA, A. E. (1980). "La vegetación de las Islas Chafarinas". *Jábega*, 32: 55-59. Málaga.
- BAKER, H.G. (1989): "Some aspects of the natural history of seed banks". En: LECK, M.A., PARKER, V.T. y SIMPSON, R.L. (eds.) *Ecology of seed soil banks*, pp 9-21. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- BAKKER, J.P., BAKKER, E.S., ROSÉN, E., VERWEIJ, G.L. y BEKKER, R.M. (1996): "Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland". *Journal of Vegetation Science*, 7: 165-176.
- BARTOLOME, J.W. (1979): "Germination and seedling establishment in California annual grassland". *Journal of Ecology*, 67: 273-281.
- BASKIN, J.M. y BASKIN, C.C. (1989): "Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology". En: LECK, M.A., PARKER, V.T. y SIMPSON, R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*, pp: 53-66. San Diego, California.
- BEATLY, J. C. (1969): "Biomass of desert winter annual plant populations in Southern Nevada". *Oikos*, 20: 261-273.
- BEKKER, R.M., BAKKER, J.P., GRANDIN, U., KALAMEES, R., MILBERG, P., POSCHOLD, P., THOMPSON, K. y WILLEMS, J.H. (1998): "Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity". *Functional Ecology*, 12: 834-842.

- BELBIN, L. (1991): "PATN. Pattern analysis package". Division of Wildlife and Ecology. CSIRO. Australia.
- BERNARD, F. (1968): "Les fourmis (Hym. Formicidae) d' Europe occidentale et septentrional". Faune de l' Europe et du bassin méditerranéenne, vol. 3. Masson, Paris.
- BERNARD, F. (1983): "Les formis et leur milieu en France méditerranéenne". Encyclopédie Entomologique, vol. XLV. Lechevalier, Paris.
- BERNSTEIN, R.A. (1975): "Foraging strategies of ants in response to variable food density". *Ecology*, 56: 213-219.
- BERNSTEIN, R.A. (1979): "Schedules of foraging activity in species of ants". *J. Anim. Ecol.*, 48: 921-930.
- BIGWOOD, D.W. y INOUE, D.W. (1988): "Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling". *Ecology*, 69: 497-507.
- BLANCO, E. (1988). "Plantas de las Islas Chafarinas y descripción de su paisaje vegetal". *Actes del Simposi Int. Botánica Pius Font i Quer*. Vol. II Fanerogamia, 333-343.
- BLANCO, J.C. (1998): "Mamíferos de España. II". Ed. Planeta, S.A. Barcelona.
- BROWN, D. Y ROTHERY, P. (1993): "Models in Biology: Mathematics, Statistics and Computing". Johon Wiley & Sons Ltd. Chichester.
- BROWN, J.H. y DAVIDSON, D.W. (1977): "Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems". *Science*, 196: 880-882.
- BROWN, J.H. y HESKE, E.J. (1990): "Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild". *Science*, 250: 1705-1707.
- BROWN, J.H., DAVIDSON, D.W., MUNGER, J.C. y INOUE, R.S. (1986): "Experimental community ecology: the desert granivore system". En: DIAMOND, J. y CASE, T.J. (eds.) *Community ecology*, pp. 41-61. Harper and Row, New York.
- BROWN, J.H., GROVER, J.J., DAVIDSON, D.W. y LIEBERMAN, G.A. (1975): "A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats". *Ecology*, 56: 987-992.
- BROWN, J.S. (1988): "Patch use as an indicator of patch preference, predation risk, and competition". *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 37-47.

- CARROLL, C.R. y RISCH, S.J. (1984): "The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis germinata*". *Oecología*, 61: 388-392.
- CAVERS, P.B. (1983): "Seed demography". *Canadian Journal of Botany*, 61: 3578-3590.
- CAVERS, P.B. (1995): "Seed bank: memory in soil". *Canadian Journal of Soil Science*, 75: 11-13.
- CHAMBERS, J.C. y MACMAHON, J.A. (1994): "A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 263-292.
- CRAWLEY, M.J. (1985): "Reduction of oak fecundity by low density herbivore populations". *Nature, Lond*, 314: 163-164.
- DAVIDSON, D.W. (1978): "Experimental test of the optimal diet in two social insects". *Behav. Ecol. Sociobio.*, 4: 35-41.
- DAVIDSON, D.W., SAMSON, D.A. y INOUE, R.S. (1985): "Granivory in the Chihuahuan Desert: interactions within and between trophic levels". *Ecology*, 66: 486-502.
- DELAGE, B. (1962): "Recherches sur l'alimentation des fourmis granivores *Messor capitatus* Latr.". *Insect. Soc.*, 9: 137-143.
- DOUCET, P. Y SLOEP, P.B. (1992): "Mathematical modelling in the Life Sciences". Ellis Horwood. Londres.
- DRAKE, W.W. (1981): "Ant-seed interaction in dry sclerophyll forest on North Stradbroke Island, Queensland". *Aust. J. Bot.*, 29: 293-309.
- DUNNING, J.B. Jr. y BROWN, J.H. (1985): "Summer rainfall and winter sparrow densities: A test of the food limitation hypothesis". *Auk*, 99: 123-129.
- ESPIGARES, T. (1994): "Fluctuaciones en la dinámica de pastizales anuales mediterráneos: el papel de los factores meteorológicos en el momento de la regeneración". Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- ESPIGARES, T. y PECO, B. (1993): "Mediterranean pasture dynamics: the role of germination". *Journal of Vegetation Science*, 4: 189-194.
- ESPIGARES, T. y PECO, B. (1995): "Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought". *Journal of Ecology*, 83: 135-142.

- EVENARI, M., SHANNAN, L. y TADMOR, N. (1982): "The Negev – the challenge of a desert". Cambirdge.
- EWER, R.F. (1974): "The biology and behaviour of a free-living population of blak rats". *Behaviour Monography*, 4(3): 127-174.
- FENNER, M. (1985): "Seed ecology". Chapman & Hall. London.
- FENNER, M. (ed.) (1992): "Seeds. The ecology of regeneration in plant communities". CAB International. Wallingford.
- FERNANDES, R. B. (1993). "*Lavatera* L.". En: CASTROVIEJO *et al.* (Eds.), "*Flora Ibérica*", Vol. III. CSIC. Madrid.
- FIGUEROA, M.E. y DAVY, A. J. (1991): "Response of mediterranean grassland species to changing rainfall". *Journal of Ecology*, 79: 925-941.
- GENA (1994): "Seguimiento de los Ecosistemas Terrestres del Reefugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas". Informe inédito.
- GENA (1996): "Seguimiento de los Ecosistemas Terrestres del Refugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas". Informe inédito.
- GENA (1997): "Vigilancia y Seguimiento general del del Refugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas". Informe inédito.
- GENA (1999): "Control y seguimiento de los ecosistemas en el R.N.C. de las Islas Chafarinas. Libro 2. Seguimientos específicos de fauna". Informe inédito.
- GROSS, K.L. (1990): "A comparision of methods for estimating seed numbers in the soil". *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.
- GUTTERMAN, Y. (1990): "Seed dispersal by rain (ombro-hydrochory) in some of the flowering desert plants in the deserts of Israel and the Sinai Peninsula". *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg*, 23: 841-852.
- HARPER, J.L. (1977): "Population biology of plants". Academic Press. London.
- HENSEN, I. (1999): "Life strategies of semi-desert plants: mechanims of dispersal and reproduction in the thermomediterranean shrubland community *Anabaso-Euzomodendretum bourgaeani*". *Anales Jard. Bot. Madrid*, 57(1): 63-79.
- HOLM, S. (1979): "A simple sequentially rejective multiple test procedure". *Scand. J. Stat.* 6: 65-70.

- HOUSTON, A., SCHMID-HEMPEL, P. y KACELNIK, A. (1988): "Foraging strategy, worker mortality, and the growth of the colony in social insects". *Am. Nat.*, 131: 107-114.
- HULME, P.E. (1993): "Post-dispersal seed predation by small mammals". *Symposium of the Zoological Society of London*, 65: 268-267.
- HULME, P.E. (1994): "Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation". *Journal of Ecology*, 82: 645-652.
- HUTCHINGS, M.J. y BOOTH, K.D. (1996): "Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes". *Journal of Applied Ecology*, 33: 1182-1190.
- INOUYE, R.S., BYERS, G.S. y BROWN, J.H. (1980): "Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals". *Ecology*, 61: 1344-1351.
- JOHNSON, R.G. y ANDERSON, R.C. (1986): "The seed bank of a tall-grass prairie in Illinois". *The American Midland Naturalist*, 111: 123-130.
- JORDANO, D., FERNÁNDEZ, J. y RODRÍGUEZ, J. (1990): "The effect of seed predation by *Tomares ballus* (Lepidoptera: Lycanidae) on *Astragalus lusitanicus* (Fabaceae): determinants of differences among patches". *Oikos*, 57: 250-256.
- JUNTTILA, O. (1988): "To be or not to be dormant: some comments on the new doemancy nomenclature". *Hortscience*, 23: 805-806.
- KELRICH, S.C., MACMAHON, J.A., PARMENTER, R.R. y SISSON, D.V. (1986): "Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia*, 68: 327-337.
- KEMP, P.R. (1989): "Seed bank and vegetation processes in deserts". En: LECK, M.A., PARKER, V.T. y SIMPSON, R.L. (eds) *Ecology of soil seed banks*, pp: 257-281. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- KOTLER, B.P. (1984): "Harvesting rates and predatory risk in desert rodents: a comparison of two communities on different continents". *J. Mammal.*, 65: 91-96.

- KREBS, J.R. (1978): "Optimal foraging: decision rules for predators". En: KREBS, J.R. y DAVIES, N.B. (eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 1st ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp: 23-63.
- KRÓPAC, Z. (1966): "Estimation of weed seeds in arable soil". *Pedobiología*, 6: 105-128.
- LANG, G.A., EARLY, J.D., MARTIN, G.C. y DARNELL, R.L. (1987): "Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research". *Hortscience*, 22: 371-377.
- LAURENCE, W.F. y JENSEN, E. (1985): "Rainfall and winter sparrow densities: a view from the northern Great Basin". *Auk*, 102: 152-158.
- LECK, M.A., PARKER, V.T. y SIMPSON, R.L. (eds): "Ecology of soil seed banks". San Diego. Academic Press, Inc.
- LEVASSOR, C., ORTEGA, M. y PECO, B. (1990): "Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance". *Journal of Vegetation Science*, 1: 339-344.
- MACEVICZ, S. y OSTER, G. (1976): "Social insects modeling". *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1: 265-282.
- MACKAY, W.P. y MACKAY, E.E. (1984): "Why do harvester ants store seeds in their nests?". *Sociobiology*, 9: 31-47.
- MACKAY, W.P. y MACKAY, E.E. (1989): "Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae)". *Southwestern Nat.*, 34: 213-218.
- MARAÑÓN, T. (1985): "Reserva de semillas en el suelo de una dehesa en Sierra Morena: Relación con la vegetación". *Anales de edafología y agrobiología*, 44: 1805-1816.
- MARAÑÓN, T. (1986): "Plant species richness and canopy effects in the savanna-like Dehesa of SW Spain". *Ecología Mediterránea*, 12: 131-141.
- MARAÑÓN, T. (1988): "Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt-marsh". *Journal of Vegetation Science*, 9: 371-378.
- MARAÑÓN, T. (1995): "Ecología de los bancos de semillas en el suelo: Una revisión de estudios españoles". *Pastos*, 25: 3-25.

- MARAÑÓN, T., GARCÍA, L.V., OJEDA, F. & CLEMENTE, L. (1999). "Ecología de la vegetación de las Islas Chafarinas: relación con suelos, gaviotas y conejos". *Actas de la XXXIX Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de Pastos*. Almería.
- MATEOS, M.A. y OJEDA, F. (1999). "Nuevas citas para las Islas Chafarinas (España)". *Anales Jard. Bot. de Madrid*, 57(1): 188-190.
- MCDONALD, A.W., BAKKER, J.P. y VEGELIN, K. (1996): "Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows". *Journal of Vegetation Science*, 7: 157-164.
- MENGES, E.S., WALLER, D.M. y GAWLER, S.C. (1986): "Seed set and seed predation in *Pedicularis furbishiae*, a rare endemic of the St. John river, Maine". *Am. J. Bot.*, 73: 1168-1177.
- MOORE, J.M. y WEIN, R.W. (1977): "Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance". *Canadian Journal of Botany*, 55: 2408-2412.
- MORTON, S.R. (1985): "Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America". *Ecology*, 66: 1859-1866.
- MURPHY, A.H. (1970): "Predicted forage yield based on fall precipitation in California annual grasslands". *Journal of Range Management*, 23: 363-365.
- NELSON, J.F. y CHEW, R.M. (1977): "Factors affecting the seed reserves in the soil of a Mojave Desert ecosystems, Rock Valley, Nye County, Nevada". *Am. Midl. Nat.*, 97: 300-320.
- ORTEGA, M. (1994): "Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: variabilidad espacio-temporal y respuestas al abandono del pastoreo". Tesis Doctoral. Inédita. Universidad Autónoma de Madrid.
- ORTEGA, M., LEVASSOR, C. y PECO, B. (1997): "Sasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients". *Journal of Biogeography*, 24: 177-195.
- OSTER, G. y WILSON, E.O. (1978): "Caste and ecology in social insects". Princeton University Press, Princeton.

- PECO, B., HERVÁS, I. y SUÁREZ, F. (1999): "Factores físicos y biológicos determinantes de la germinación y crecimiento de la especie *Malva nicaeensis* en el Refugio Nacional de Caza de las Islas Chafarinas: implicaciones para la gestión. Informe I". OAPN-UAM. Informe inédito.
- PECO, B., ORTEGA, M. y LEVASSOR, C. (1991): "Seed bank species of a mechanically disturbed Mediterranean pasture". En: RAVERA: Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery. Ellis-Horwood Limited.
- PECO, B., ORTEGA, M. y LEVASSOR, C. (1998): "Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model". *Journal of Vegetation Science*, 9: 815-828.
- PICKETT, S.T.A. y MCDONELL, M.J. (1989): "Seed bank dynamics in temperate deciduous forest". En: LECK, M.A., PARKER, V.T. y SIMPSON, R.L. (eds) Ecology of soil seed banks, pp: 123-147. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- PONS, J., PONS, G.X. y PALMER, M. (2000); "Origen de la fauna de invertebrados terrestres de las Islas Chafarinas". Informe Inédito.
- PRICE, M.V. y WASER, N.M. (1985): "Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches". *Ecology*, 66: 211-219.
- PULLIAM, H.R. y BRAND, M.R. (1975): "The production and utilization of seeds in plains grasslands of southeastern Arizona". *Ecology*, 56: 1158-1166.
- PULLIAM, H.R. y DUNNING, J.B. (1987): "The influence of food supply on local density and diversity of sparrows". *Ecology*, 68: 1009-1014.
- PULLIAM, H.R. y PARKER, T.H. (1979): "Population regulation of sparrows". *Fortschr. Zool.*, 25: 137-147.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. y CHARNOV, E.L. (1977): "Optimal foraging: a selective review of theory and tests". *Quart. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- RAUSHER, M.D. y FEENY, P. (1988): "Herbivory, plant density, and plant reproductive succes: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*". *Ecology*, 61: 905-917.
- REINÉ, R. y CHOCARRO, C. (1993): "Relación entre el banco de semillas del suelo y la vegetación aérea en una comunidad preatense del Pirineo Central". *Pastos*, 23: 89-100.

- RICE, W.R. (1989): "Analyzing tables of statistical tests". *Evolution*, 43(1): 223-225.
- RISCH, S.J. y CARROLL, C.R. (1986): "Effects of seed predation by a tropical ant on competition among weeds". *Ecology*, 67: 1319-1327.
- RISSING, S.W. (1986): "Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests". *oecologia*, 68: 231-234.
- ROBERTS, H.A. (1981): "Seed bank in soil". *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.
- RUIZ, X. (1998): "Programa de conservación de la Gaviota de Audouin (*Larus audouinii*)". Informe inédito.
- RUSII, L., COCKS, P.S. y ROBERTS, E.H. (1992): "Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland". *Journal of Applied Ecology*, 29: 763-771.
- SHAPIRO, A.M. (1985): "The impact of pierid feeding on seed production by a native California crucifer". *J. Res. Lepid.*, 24: 191-194.
- SHEATA, M.N. y KASCHEF, A.H. (1971): "Foraging activities of *Messor aegyptiacus*". *Insect. Soc.*, 18: 215-226.
- SHREVE, F. (1929): "Changes un desert vegetation". *Ecology*, 10: 364-373.
- TALBOT, M. W. y BISWELL, H.H. (1942): "The forage crop and its management". En: HTCHINSON, C.B. y KOTOK, E. I. (eds.) The San Joaquin Experimental Range, pp: 13-49. *Calif. Agric. Expt. Sta. Bull.* 663.
- TAYLOR, F. (1977): "Foraging behaviour of ants: experiments with two species of myrmecine ants". *Behav. Ecol. Sociobio.*, 2: 147-167.
- THOMPSON, D.B., BROWN, J.H. y SPENCER, W.D. (1991): "Indirect facilitation of granivorous birds by desert rodents: experimental evidence from foraging patterns". *Ecology*, 72: 852-863.
- THOMPSON, K. (1992): "The functional ecology of seed banks". En: FENNER, M. (ed.) Seeds. The ecology of regeneration in plant communities, pp: 231-258. CAB International. Wallingford.
- THOMPSON, K. (1993): "Seed persistence in soil". En: HENDRY, G.A.F. y GRIME, J.P. (eds.) Methods in comparative plant ecology, pp: 199-202. Chapman and Hall. London.

- THOMPSON, K. y GRIME, J.P. (1979): "Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats". *Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- THOMPSON, K., BOND, S.R. y HODGSON, J.G. (1993): "Seed size and shape predict persistence in soil". *Functional Ecology*, 7: 236-241.
- THOMPSON, K., GREEN, A. y JEWELS, A.M. (1994): "Seeds in soil and worm costs from a neutral grassland". *Functional Ecology*, 8: 29-35.
- TRABA, J. (2000): "Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos". Tesis Doctoral. Inédita. Universidad Autónoma de Madrid.
- TRABA, J., ORTEGA, M., LEVASSOR, C. y PECO, B. (1996): "Cambios en la composición florística del banco de semillas por abandono del uso ganadero". En: *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*, pp: 129-133. La Rioja.
- TRAVERS, S.E., KAUFMAN, D.W. y KAUFMAN, G.A. (1988): "Differential use of experimental habitat patches by foraging *Peromyscus maniculatus* on dark and bright nights". *J. Mammal.*, 69: 869-872.
- TRUMBLE, H.C. y CORNISH, E.A. (1936): "The influence of rainfall on the yield of a natural pasture". *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research of Australia*, 9: 19-28.
- VAN DER MAAREL, E. (1981): "Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: experimental evidence". *Vegetatio*, 47: 259-265.
- VLEESHOWERS, L.M., BOUWMEESTER, H.J. y KARSSSEN, C.M. (1995): "Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology". *Journal of Ecology*, 83: 1031-1037.
- WATKINSON, A.R. (1990): "The population dynamics of *Vulpia fasciculata*: a nine year study". *Journal of Ecology*, 78: 196-209.
- WHISENANT, S.G. (1990): "Postfire population dynamics of *Bromus japonicus*". *The American Midland Naturalist*, 123: 301-308.
- WHITFORD, W.G. (1978): "Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp.". *Ecology*, 59: 135-189.
- WHITFORD, W.G., DEPREE, D.J., HAMILTON, P. y ETTERS HANK, G. (1981): "Foraging ecology of seed-harvesting ants, *Pheidole* spp., in a Chihuahuan Desert ecosystem". *Am. Midl. Nat.*, 105: 159-167.

- WIENS, J.A. (1989): "The ecology of bird communities, vol. 1. Foundations and patterns". Cambridge University Press, Cambridge.
- WIENS, J.A. y DYER, M.I. (1975): "Simulation modelling of Red-Winged Blackbird impact on grain crops". *J. Appl. Ecol.*, 12: 63-82.
- YOUNG, J.A., EVANNS, R.A., RAGUSE, C.A. y LARSON, J.R. (1981): "Germinable seeds and periodicity of germination in annual grasslands". *Hilgardia*, 49: 1-37.
- ZOHARY, M. (1937): "Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas". *Beith. Bot. Centralbl*, 56: 1-155.