

DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DE MATORRAL EN SUELOS ÁCIDOS Y BÁSICOS DE LA SIERRA DE GRAZALEMA, SUR DE ESPAÑA

por

JUAN BAUTISTA GALLEGO FERNÁNDEZ

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.

Apartado 1095. E-41080 Sevilla

<galfer@us.es>

Resumen

GALLEGO FERNÁNDEZ, J.B. (2003). Distribución de especies de matorral en suelos ácidos y básicos de la Sierra de Grazalema, sur de España. *Anales Jard. Bot. Madrid* 60(1): 51-61.

Se ha estudiado la presencia de especies leñosas de matorral mediterráneo en suelos de pH ácido y básico en la Sierra de Grazalema. Se han muestreado 137 transectos de vegetación de diferentes comunidades de matorral mediterráneo, donde se han identificado 74 especies. Las más frecuentes fueron *Phlomis purpurea*, *Cistus albidus*, *Quercus rotundifolia* y *Ulex baeticus*, que aparecieron en más del 70 % de los inventarios, y *Pistacia lentiscus*, *Rubia peregrina* y *Daphne gnidium*, presentes en el 50 % de los inventarios. De las 74 especies inventariadas, 67 aparecieron en suelos básicos y 55 en suelos ácidos; 19 especies (25,7%) solo aparecieron en suelos básicos; 7 especies (9,5 %) solo aparecieron en suelos ácidos; 21 especies fueron significativamente más frecuentes en suelos básicos y 10 en suelos ácidos. El número de especies por transecto fue significativamente mayor en suelos básicos ($13,2 \pm 3,8$) que en suelos ácidos ($10,3 \pm 3,7$). Las diferencias en el número de especies se interpretan como resultado de una mayor presencia de especies de distribución restringida en matorrales de suelos básicos y un proceso de desaparición de especies en matorrales ácidos debido a su aislamiento geográfico y la perturbación humana.

Palabras clave: matorral mediterráneo, montañas béticas, pH del suelo.

Abstract

GALLEGO FERNÁNDEZ, J.B. (2003). Shrubland species distribution in acid and basic soils at Grazalema Mountains, South Spain. *Anales Jard. Bot. Madrid* 60(1): 51-61 (in Spanish).

The presence of Mediterranean shrubland woody species on acid or basic soils was studied at Grazalema Mountains. Transects were made at 137 sampling sites in the study area and 74 species were recognized. *Phlomis purpurea*, *Cistus albidus*, *Quercus rotundifolia* and *Ulex baeticus* were the most frequent species, being present at 70 % of the transects. *Pistacia lentiscus*, *Rubia peregrina* and *Daphne gnidium* were found in 50 % of the transects. From the total species recorded, 67 species were located on basic soils and 55 on acid soils; 19 species (25.7 %) were located only on basic soils and 7 species (9.5 %) only on acid soils; 21 species were significantly more frequent on basic soils, and 10 species on acid soils. The number of species per transect were significantly higher on basic soils (13.2 ± 3.8) than on acid soils (10.3 ± 3.7). Differences in species number are related to a higher number of species displaying a narrow distribution in the basic shrublands as well as due to species loss in the acid shrublands, as a consequence of geographic isolation and human disturbance.

Key words: Betic ranges, Mediterranean shrubland, soil pH.

INTRODUCCIÓN

Las restricciones de medio físico son uno de los factores principales para la diferenciación de las comunidades de plantas, ya que limitan o restringen la presencia de determinadas especies, y contribuyen a la creación de los patrones de diversidad actualmente existentes (CLEMETS, 1916; RICKLEFS, 1977, 1987; TILMAN, 1982), junto con factores ecológicos, evolutivos, geográficos e históricos (SCHLUTER & RICKLEFS, 1993).

En la Sierra de Grazalema el patrón general de la distribución de especies y de la vegetación está determinado por dos factores físicos, el pH del suelo y la altitud, y por la perturbación antrópica, que se manifiesta principalmente en la creación de cultivos por incendios, roza y limpia de matorrales y bosques (GALLEGO FERNÁNDEZ & GARCÍA NOVO, 1997, 2002). Este patrón ha sido también descrito para matorrales del S de España, si bien existen importantes diferencias en los resultados y conclusiones, debido tanto a la escala espacial de los trabajos (ARROYO & MARAÑÓN, 1990) como a las características geológicas y edáficas del área estudiada (OJEDA & al., 1995).

La acidez o basicidad del sustrato también condiciona la presencia de especies de distribución geográfica restringida, cuya importancia en la composición de las comunidades de matorral mediterráneo ha sido ampliamente descrita por ARROYO & MARAÑÓN (1990) y OJEDA & al. (1995).

Los objetivos del presente trabajo son: 1) aportar datos sobre la presencia de las especies leñosas de matorral mediterráneo en función del pH del suelo; y 2) interpretar las diferencias en la composición de especies de los matorrales desarrollados sobre ambos tipos de sustratos.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Natural de la Sierra de Grazalema, localizado entre los paralelos 36°51'N y 36°36'N y los meridianos 5°32'W y 5°12'W, forma parte de la Sierra Norte de la provincia

de Cádiz. El área de estudio se sitúa al N del Parque Natural, con altitudes comprendidas entre los 650-1300 m; limita al N con la Sierra del Pinar, al W con la Sierra del Labradillo y Sierra Margarita, al E con Monte Prieto y al S con las estribaciones septentrionales de la Sierra, previas al valle del río Guadalete. El clima es de tipo mediterráneo, en la zona muestreada las precipitaciones medias anuales oscilan entre los 1000-1800 mm, y un ombroclima húmedo (APARICIO, 1985). Existe una amplia diversidad de suelos, determinados fundamentalmente por la naturaleza del sustrato geológico, factores topográficos, climáticos y tipo de vegetación (CORRAL & al., 1980; CSIC-IARA, 1989). Dominan calizas y dolomías de edad jurásica (IGME, 1990a, 1990b), sobre las que se desarrollan suelos de pH básico; existen intercaladas áreas de calizas descarboxatadas de edad liásica y arcillas y yesos de edad triásica sobre los que se desarrollan suelos de pH ácido.

La flora de la Serranía de Grazalema ha sido bien estudiada. Se compone de unos 1353 táxones, lo que la hace una de las más ricas de Andalucía occidental (APARICIO & SILVESTRE, 1987). La zona de estudio se enmarca dentro de la Región Mediterránea, Provincia Bética, Sector Rondeño (RIVAS MARTÍNEZ, 1988). Se pueden distinguir dos pisos bioclimáticos (RIVAS MARTÍNEZ, 1983): a) termomediterráneo, que comprende desde las zonas más bajas hasta aproximadamente los 900 m, con táxones característicos como *Smilax aspera*, *Chamaerops humilis*, *Rhamnus lycioides* subsp. *oleoides*, *Pistacia lentiscus* y *Ceratonía siliqua*; b) mesomediterráneo, que ocupa los terrenos comprendidos entre los 900-1400 m, con especies como *Abies pinsapo*, *Helichrysum italicum*, *Santolina chamaecyparissus* y *Lavandula lanata*.

Las principales comunidades leñosas que aparecen en el área de estudio son formaciones de pinsapar, quejigar, encinar y acebuchar, cuyo sotobosque varía en función del tipo de intervención humana que han tenido; matorrales altos dominados por *Pistacia lentiscus*, *Juniperus phoenicea*, *J. oxycedrus* o *Arbutus unedo*, y matorrales bajos, dominados bien por *Ulex baeticus*, bien por *Cistus al-*

bidus. Todas las formaciones vegetales del Parque Natural, y por tanto del área de estudio, han sido sometidas a intervención humana, que en mayor o menor grado ha modificado la composición y abundancia de las especies de plantas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se localizaron 137 puntos de muestreo en el área de estudio. El método utilizado para la elección de cada punto consistió en la realización de un muestreo estratificado al azar que recogiese la mayor variedad de comunidades vegetales desarrolladas sobre distintas clases de sustratos (calizas, dolomías y calizas liásicas descarboxatadas). Para el muestreo de la vegetación de matorral sólo se han tenido en cuenta las especies leñosas perennes. En cada punto de muestreo se estableció un transecto lineal de 25 m de longitud, a lo largo del cual se registró la identidad de las especies interceptadas. En cada transecto se recogió con un testigo cilíndrico una muestra de los primeros 20 cm de suelo para la determinación del pH en laboratorio. El pH se midió en agua destilada (DUCHAUFOR, 1987). Para ello, se homogeneizó la muestra, se pesaron 25 g de suelo y se llevaron a pasta saturada en proporción 1:1, que fue removida durante 2 minutos, y después de una hora en reposo se volvió a agitar durante otros 2 minutos antes de medir con un pH-metro CRISON modelo 507, calibrado previamente a la lectura.

A partir del inventario de los 137 transectos se ha determinado la composición taxonómica, estableciendo qué familias, géneros y especies están presentes y la contribución de cada taxon en el conjunto de la vegetación muestreada. Para establecer si existían diferencias en la frecuencia de aparición de las especies en matorrales desarrollados sobre sustrato básico y ácido se ha utilizado la prueba de la Probabilidad Exacta de Fisher (ZAR, 1996).

Se compararon los matorrales de zonas ácidas y básicas para determinar si existían diferencias en el número de especies (ANOVA de un factor) y en el número de especies exclusi-

vas de cada tipo de sustrato (prueba Chi-cuadrado).

Para probar si existían diferencias significativas en la presencia sobre uno y otro sustrato de especies con distinta frecuencia de aparición en el total de transectos, se construyó una tabla de contingencia de 2·3 [dos categorías de suelo, ácido y básico, y tres categorías de frecuencia, muy frecuentes (>50 %), frecuencias intermedias (10-50 %) y poco frecuentes (<10 %)] y se aplicó la prueba de la G. Se realizaron dos análisis, uno considerando el total de las especies inventariadas y otro considerando solo las especies significativamente más frecuentes en uno u otro tipo de sustrato.

Se establecieron dos grupos de especies en función de la distribución geográfica: especies de distribución amplia (AD) y especies de distribución restringida (DR) (OJEDA & al., 1995). Se consideraron especies DR aquellas cuya distribución fuera ibero-mauritánica, bético-mauritánica, ibérica, bética o rondeña. Los datos se obtuvieron a partir de VALDÉS & al. (1987). Se compararon los matorrales de zonas ácidas y básicas para determinar si existían diferencias en el número de especies de distribución restringida (ANOVA de un factor).

La nomenclatura utilizada ha sido la de la *Flora Vascular de Andalucía Occidental* (VALDÉS & al., 1987).

RESULTADOS

El rango de pH de los suelos de las zonas muestreadas fue de 5-8,08. A partir de estos resultados se distinguieron dos grupos de transectos: 74 de pH básico, con un valor medio y desviación estándar de $7,46 \pm 0,25$, y 63 de pH ácido, con un valor medio de $6,08 \pm 0,43$.

En los 137 puntos de muestreo se han inventariado 74 especies leñosas pertenecientes a 56 géneros y 31 familias (tabla 1). La mayor parte de las especies se correspondieron con angiospermas, que con 71 especies (66 dicotiledóneas y 5 monocotiledóneas) constituyeron un 95,9 % del total, perteneciendo el 4,1 % restante a tres especies de gimnosper-

TABLA I

ESPECIES INVENTARIADAS AGRUPADAS POR FAMILIAS

[También se presenta para cada especie la frecuencia de aparición en los transectos, distinguiendo frecuencia total y frecuencia sobre sustratos ácidos y básicos, el pH medio y rango de pH de los suelos donde aparece. Se indica el tipo de distribución de cada especie (DA: distribución amplia; DR: distribución restringida)]

Especie	Total n = 137	Sustrato básico n = 74	Sustrato ácido n = 63	PH medio (± s.d.)	Rango de pH	Distribución
PINACEAE						
<i>Abies pinsapo</i> Boiss.	22	15	7	7,16 ± 0,71	5,38-8,08	DR
CUPRESSACEAE						
<i>Juniperus oxycedrus</i> L. subsp. <i>oxycedrus</i>	28	22	6	7,30 ± 0,55	6,04-8,00	DA
<i>J. phoenicia</i> L. subsp. <i>phoenicea</i>	22	18	4	7,28 ± 0,52	6,06-8,00	DA
RANUNCULACEAE						
<i>Clematis cirrhosa</i> L.	3	2	1	7,05 ± 0,49	6,49-7,42	DA
<i>Cl. flammula</i> L.	1	1	0	7,23		DA
<i>Cl. vitalba</i> L.	1	1	0	7,00		DA
FAGACEAE						
<i>Quercus coccifera</i> L.	35	13	22	6,59 ± 0,80	5,40-8,08	DA
<i>Q. faginea</i> Lam.	31	10	21	6,53 ± 0,64	5,38-7,72	DA
<i>Q. rotundifolia</i> Lam.	104	52	52	6,80 ± 0,78	5,29-8,08	DA
<i>Q. suber</i> L.	2	0	2	5,31 ± 0,10	5,24-5,38	DA
CARYOPHYLLACEAE						
<i>Arenaria arundana</i> Gallego	5	5	0	7,58 ± 0,32	7,12-7,86	DR
CISTACEAE						
<i>Cistus albidus</i> L.	110	54	56	6,75 ± 0,80	5,00-8,08	DA
<i>C. crispus</i> L.	7	0	7	5,90 ± 0,53	5,24-6,61	DA
<i>C. ladanifer</i> L.	1	0	1	5,84		DA
<i>C. salvifolius</i> L.	36	11	25	6,42 ± 0,83	5,38-8,08	DA
<i>Fumana scoparia</i> Pomel	9	7	2	7,45 ± 0,58	6,42-8,00	DA
<i>Halimium atriplicifolium</i> (Lam.) Spach	15	14	1	7,53 ± 0,49	5,86-7,86	DR
<i>Helianthemum origanifolium</i> (Lam.) Pers.	7	6	1	7,38 ± 0,39	6,57-7,86	DR
BRASSICACEAE						
<i>Biscutella frutescens</i> Coss.	4	4	0	7,74 ± 0,27	7,38-8,00	DR
ERICACEAE						
<i>Arbutus unedo</i> L.	23	14	9	7,05 ± 0,78	5,44-8,08	DA
<i>Erica arborea</i> L.	29	2	27	6,13 ± 0,50	5,38-7,12	DA
ROSACEAE						
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	20	13	7	6,86 ± 0,67	5,24-7,71	DA
<i>Rosa micrantha</i> Borrer ex Sm.	25	11	14	6,70 ± 0,69	5,40-7,49	DA
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	28	13	15	6,81 ± 0,74	5,38-8,08	DA
CAESALPINIACEAE						
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	16	15	1	7,42 ± 0,34	6,52-8,08	DA
FABACEAE						
<i>Adenocarpus telonensis</i> (Loisel.) DC.	5	0	5	5,95 ± 0,41	5,44-6,50	DA

TABLA 1 (continuación)

Especie	Total n = 137	Sustrato básico n = 74	Sustrato ácido n = 63	PH medio (± s.d.)	Rango de pH	Distribución
FABACEAE						
<i>Anagyris foetida</i> L.	3	3	0	7,37 ± 0,22	7,14-7,57	DA
<i>Anhyllis cytisoides</i> L.	2	0	2	6,23 ± 0,23	6,06-6,39	DA
<i>Colutea atlantica</i> Browicz	2	2	0	7,31 ± 0,16	7,20-7,42	DR
<i>Cytisus baeticus</i> (Webb) Steudel	3	1	2	6,57 ± 0,78	5,90-7,42	DR
<i>Dorycnium hirsutum</i> (L.) Ser.	1	1	0	7,05		DA
<i>Ononis speciosa</i> Lag.	4	4	0	7,41 ± 0,04	7,36-7,44	DR
<i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	18	14	4	7,10 ± 0,61	5,41-7,62	DA
<i>Ulex baeticus</i> Boiss.	101	63	38	6,94 ± 0,76	5,00-8,08	DR
THYMELAEACEAE						
<i>Daphne gnidium</i> L.	72	39	33	6,86 ± 0,80	5,00-8,08	DA
MYRTACEAE						
<i>Myrtus communis</i> L.	2	2	0	7,37 ± 0,12	7,28-7,45	DA
SANTALACEAE						
<i>Osyris alba</i> L.	1	1	0	7,40		DA
RHAMNACEAE						
<i>Rhamnus lycioides</i> L. subsp. <i>oleoides</i> (L.) Jahand. & Maire	42	38	4	7,38 ± 0,35	6,49-8,08	DA
ANACARDIACEAE						
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	79	52	27	7,02 ± 0,70	5,40-8,08	DA
<i>P. terebinthus</i> L.	9	4	5	6,72 ± 0,68	5,58-7,50	DA
RUTACEAE						
<i>Ruta montana</i> (L.) L.	3	3	0	7,57 ± 0,09	7,49-7,66	DA
ARALIACEAE						
<i>Hedera helix</i> L.	11	9	2	7,41 ± 0,53	6,42-8,08	DA
APIACEAE						
<i>Bupleurum gibraltarium</i> Lam.	8	7	1	7,42 ± 0,44	6,48-7,86	DR
<i>B. spinosum</i> Gouan	5	4	1	7,18 ± 0,45	6,40-7,50	DR
APOCYNACEAE						
<i>Vinca difformis</i> Pourret	16	12	4	7,21 ± 0,49	6,20-8,08	DA
<i>Nerium oleander</i> L.	1	1	0	7,50		DA
BORRAGINACEAE						
<i>Lithodora fruticosa</i> (L.) Griseb.	10	10	0	7,65 ± 0,19	7,38-7,86	DA
LAMIACEAE						
<i>Lavandula lanata</i> Boiss.	29	25	4	7,47 ± 0,49	6,20-8,08	DR
<i>L. stoechas</i> L.	2	0	2	6,27 ± 0,33	6,03-6,50	DA
<i>Phlomis purpurea</i> L.	115	56	59	6,71 ± 0,76	5,00-8,08	DA
<i>Ph. composita</i> Pau	8	3	5	6,79 ± 0,86	5,86-8,00	DR
<i>Micromeria graeca</i> (L.) Rchb.	13	12	1	7,30 ± 0,27	6,49-7,57	DA
<i>Teucrium fruticans</i> L.	26	6	20	6,42 ± 0,78	5,38-8,08	DA

TABLA 1 (continuación)

Especie	Total n = 137	Sustrato básico n = 74	Sustrato ácido n = 63	PH medio (± s.d.)	Rango de pH	Distribución
LAMIACEAE						
<i>Teucrium capitatum</i> L.	11	10	1	7,27 ± 0,44	6,09-7,79	DA
<i>T. lusitanicum</i> Schreb.	33	30	3	7,45 ± 0,38	6,40-8,00	DR
<i>Thymus mastichina</i> L.	49	29	20	6,90 ± 0,72	5,24-8,00	DA
OLEACEAE						
<i>Jasminum fruticans</i> L.	1	0	1	6,20		DA
<i>Olea europaea</i> L.	15	14	1	7,44 ± 0,25	6,77-7,79	DA
<i>Phillyrea angustifolia</i> L.	41	17	24	6,70 ± 0,86	5,40-8,08	DA
<i>Ph. latifolia</i> L.	49	32	17	7,06 ± 0,61	5,44-8,08	DA
GLOBULARIACEAE						
<i>Globularia alypum</i> L.	3	3	0	7,68 ± 0,17	7,49-7,83	DA
RUBIACEAE						
<i>Rubia peregrina</i> L.	78	37	41	6,74 ± 0,76	5,00-8,08	DA
CAPRYFOLIACEAE						
<i>Lonicera etrusca</i> G. Santi	7	7	0	7,50 ± 0,45	7,00-8,08	DA
<i>L. implexa</i> Aiton	35	18	17	6,76 ± 0,77	5,38-7,72	DA
<i>Viburnum tinus</i> L.	5	2	3	6,79 ± 0,49	6,24-7,45	DA
ASTERACEAE						
<i>Helichrysum italicum</i> subsp. <i>serotinum</i> (Boiss.) P. Fourn.	7	4	3	6,94 ± 0,43	6,42-7,38	DA
<i>Dittrichia viscosa</i> (L.) Greuter	1	1	0	7,4		DA
<i>Santolina chamaecyparissus</i> subsp. <i>chamaecyparissus</i> Guinea	2	2	0	7,62 ± 0,34	7,38-7,86	DA
<i>Stachelina dubia</i> L.	17	17	0	7,47 ± 0,19	7,17-7,83	DA
ARECACEAE						
<i>Chamaerops humilis</i> L.	19	16	3	7,18 ± 0,44	6,04-7,61	DA
LILIACEAE						
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	13	11	2	7,16 ± 0,52	5,60-7,57	DA
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	4	1	3	6,65 ± 0,35	6,24-7,05	DA
SMILACEAE						
<i>Smilax aspera</i> L. var. <i>aspera</i>	31	27	4	7,35 ± 0,38	6,49-8,08	DA
DIOSCOREACEAE						
<i>Tamus communis</i> L.	1	1	0	7,34		DA

mas. Las familias más representadas fueron Fabaceae y Lamiaceae con nueve especies cada una, seguidas de Cistaceae con siete especies, y con cuatro especies Fagaceae, Oleaceae y Asteraceae.

Las especies más frecuentes fueron *Phlomis purpurea*, *Cistus albidus*, *Quercus rotundifolia* y *Ulex baeticus*, que aparecieron en

más del 70 % de los inventarios, seguidas por *Pistacia lentiscus*, *Rubia peregrina* y *Daphne gnidium*, que estuvieron presentes en torno al 50 % de los inventarios. En el otro extremo 42 especies, un 56,8 % del total, solo aparecieron en menos del 10% de los inventarios, de las cuales nueve especies (12,2 %) solo se han registrado una vez.

De las 74 especies inventariadas, 67 aparecieron en suelos básicos y 55 en suelos ácidos (tabla 1); se encontraron diferencias significativas en el número de especies por transecto de cada tipo de suelo, $13,2 \pm 3,8$ en suelos básicos frente a $10,3 \pm 3,7$ en suelos ácidos (ANOVA, $F_{1,131} = 20,337$; $p < 0,001$). 19 especies (25,7 %) solo aparecieron en suelos básicos, entre las que destacan *Staehelina dubia* y *Lithodora fruticosa*. Siete especies (9,5 %) solo aparecieron en suelos ácidos, entre las que destacan *Cistus crispus* y *Adenocarpus telonensis*. El número de especies exclusivas de suelos básicos fue significativamente mayor que el de suelos ácidos ($\chi^2_1 = 6,72$; $p < 0,001$).

Atendiendo a las diferencias en la frecuencia de aparición según el carácter ácido o básico del sustrato (tabla 2), 23 especies fueron más frecuentes en zonas ácidas, 50 en zonas básicas y una especie, *Quercus rotundifolia*, presentó la misma frecuencia de aparición en los dos tipos de sustrato. Esas diferencias en frecuencia de aparición entre sustratos fueron significativas para 10 especies más frecuentes en zonas ácidas (18,2 %) y 21 especies en zonas básicas (31,3 %).

Los valores de significación más altos se obtuvieron principalmente para especies de frecuencia de aparición intermedia, destacando *Erica arborea* y *Teucrium fruticans* en zonas ácidas y *Rhamnus lycioides*, *Teucrium lusitanicum*, *Lavandula lanata* y *Smilax aspera* en zonas básicas.

Entre las siete especies más frecuentes existieron diferencias significativas en cuatro especies: *Ulex baeticus*, que en suelos básicos apareció en 63 inventarios (85,1%), mientras que en suelos ácidos apareció en 38 inventarios (60,3 %); *Phlomis purpurea*, que apareció en 59 inventarios ácidos (93,7 %) y 56 básicos (75,7 %); *Cistus albidus*, que apareció en 56 inventarios ácidos (88,9 %) y 54 básicos (73 %), y *Pistacia lentiscus*, más frecuente en suelos básicos, 52 inventarios (70,3 %), que en suelos ácidos, 27 inventarios (42,9 %).

Respecto a las especies exclusivas, solo dos de las siete especies de zonas ácidas (3,6 % del total de especies de zonas ácidas frente al 9,5 %), *Cistus crispus* y *Adenocar-*

pus telonensis, presentaron diferencias significativas, y en zonas básicas, solo tres de las 19 especies (4,5 % del total de especies de zonas básicas, frente al 25,7 %), *Staehelina dubia*, *Lithodora fruticosa* y *Lonicera etrusca*, presentaron diferencias significativas.

No se encontró diferencia significativa entre la frecuencia de aparición de las especies (> 50 %, 10-50 %, < 10 %) y el tipo de sustrato, tanto al considerar el total de las especies ($G_2 = 0,05$; $p > 0,001$), como al considerar sólo las especies que presentaban diferencias significativas ($G_2 = 0,74$; $p > 0,001$).

De las 74 especies inventariadas, 14 fueron de distribución restringida. La frecuencia media de aparición en los transectos fue de $1,03 \pm 1,05$ en suelos ácidos y de $2,51 \pm 1,53$ en suelos básicos, con una diferencia significativa (ANOVA, $F_{1,131} = 42,306$; $p < 0,001$). Todas las especies de distribución restringida tuvieron una mayor frecuencia de aparición en matorrales básicos, excepto *Cytisus baeticus* y *Phomis composita*. Las diferencias fueron significativas en los casos de *Ulex baeticus*, *Teucrium lusitanicum*, *Lavandula lanata* y *Halimium atriplicifolium*. Cuatro de las 19 especies exclusivas básicas eran de distribución restringida, no encontrándose ninguna especie con esta distribución entre las exclusivas ácidas; sin embargo, las diferencias no fueron significativas (prueba exacta de Fisher: p dos colas = 0,546).

DISCUSIÓN

Se han detectado diferencias en la presencia de especies leñosas entre los matorrales desarrollados sobre suelos ácidos y básicos del área estudiada de la Sierra de Grazalema. Los resultados son congruentes con lo dicho por GALLEGO FERNÁNDEZ & GARCÍA NOVO (1997, 2002), que establecieron que el tipo de sustrato, su pH ácido o básico, es el principal factor diferenciador de la composición y abundancia de especies en los matorrales de Grazalema. Este tipo de segregación de especies en función de la acidez del sustrato también se ha detectado en otros matorrales mediterráneos como los de Sierra Morena y centro

TABLA 2

PRUEBA EXACTA DE FISHER PARA ESTABLECER SI EXISTEN DIFERENCIAS EN LA FRECUENCIA DE APARICIÓN DE LAS ESPECIES EN MATORRALES DE SUELOS ÁCIDOS Y BÁSICOS
[Los resultados aparecen separados según el tipo de sustrato donde la especie es más frecuente y ordenados según el grado de significación ($\alpha < 0,05$)]

Sustrato ácido	Significación bilateral	Sustrato básico	Significación bilateral
<i>Erica arborea</i>	0,000	<i>Juniperus phoenicia</i>	0,005
<i>Teucrium fruticans</i>	0,001	<i>Chamaerops humilis</i>	0,006
<i>Cistus salvifolius</i>	0,002	<i>Teucrium capitatum</i>	0,011
<i>C. crispus</i>	0,004	<i>Lonicera etrusca</i>	0,015
<i>Phlomis purpurea</i>	0,005	<i>Asparagus acutifolius</i>	0,022
<i>Quercus faginea</i>	0,008	<i>Retama sphaerocarpa</i>	0,041
<i>Adenocarpus telonensis</i>	0,019	<i>Phillyrea latifolia</i>	0,049
<i>Cistus albidus</i>	0,030	<i>Hedera helix</i>	0,050
<i>Quercus coccifera</i>	0,030		
<i>Phillyrea angustifolia</i>	0,043	<i>Arenaria arundana</i>	0,062
		<i>Bupleurum gibraltarium</i>	0,069
<i>Rubia peregrina</i>	0,086	<i>Vinca difformis</i>	0,108
<i>Lavandula stoechas</i>	0,209	<i>Quercus rotundifolia</i>	0,111
<i>Quercus suber</i>	0,210	<i>Biscutella frutescens</i>	0,124
<i>Anthyllis cytisoides</i>	0,210	<i>Helianthemum origanifolium</i>	0,124
<i>Rosa micrantha</i>	0,278	<i>Ononis speciosa</i>	0,124
<i>Ruscus aculeatus</i>	0,334	<i>Abies pinsapo</i>	0,167
<i>Rubus ulmifolius</i>	0,401	<i>Fumana scoparia</i>	0,178
<i>Cistus ladanifer</i>	0,460	<i>Anagyris foetida</i>	0,249
<i>Jasminum fruticans</i>	0,460	<i>Globularia alypum</i>	0,249
<i>Phlomis composita</i>	0,470	<i>Ruta montana</i>	0,249
<i>Cytisus baeticus</i>	0,594	<i>Crataegus monogyna</i>	0,338
<i>Viburnum tinus</i>	0,661	<i>Bupleurum spinosum</i>	0,374
<i>Pistacia terebinthus</i>	0,732	<i>Thymus mastichina</i>	0,378
		<i>Colutea atlantica</i>	0,500
		<i>Myrtus communis</i>	0,500
		<i>Santolina chamaecyparissus</i>	0,500
		<i>Arbutus unedo</i>	0,501
		<i>Lonicera implexa</i>	0,844
		<i>Clematis cirrhosa</i>	1,000
		<i>Cl. flammula</i>	1,000
		<i>Cl. vitalba</i>	1,000
		<i>Daphne gnidium</i>	1,000
		<i>Dittrichia viscosa</i>	1,000
		<i>Dorycnium hirsutum</i>	1,000
		<i>Helichrysum italicum</i>	1,000
		<i>Nerium oleander</i>	1,000
		<i>Osyris alba</i>	1,000
		<i>Tamus communis</i>	1,000
Sustrato básico	Significación bilateral		
<i>Lavandula lanata</i>	0,000		
<i>Rhamnus lycioides</i>	0,000		
<i>Smilax aspera</i>	0,000		
<i>Staehelina dubia</i>	0,000		
<i>Teucrium lusitanicum</i>	0,000		
<i>Ceratonia siliqua</i>	0,001		
<i>Halimium atriplicifolium</i>	0,002		
<i>Lithodora fruticosa</i>	0,002		
<i>Olea europaea</i>	0,002		
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,002		
<i>Ulex baeticus</i>	0,002		
<i>Micromeria graeca</i>	0,003		
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,005		

de España (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ & *al.*, 1977; BASANTA ALVES & *al.*, 1984; FERNÁNDEZ ALÉS & *al.*, 1984), Sierra del Aljibe (OJEDA & *al.*, 1995) y en trabajos que analizan

buena parte de los matorrales del S de España (ARROYO & MARAÑÓN, 1990).

Atendiendo a la composición de especies de los matorrales en el área muestreada de la

Sierra de Grazalema y a su frecuencia de aparición, existieron diferencias según el pH del suelo sobre el que se desarrolla la vegetación. Los suelos básicos presentaron una vegetación de matorral más rica, con un mayor número de especies exclusivas y una mayor presencia de especies de distribución restringida que los suelos ácidos. Entre las especies comunes a los dos tipos de sustratos (65 %), se han detectado diferencias significativas en la frecuencia de aparición, en uno u otro tipo, en 26 especies (35,1 %). Considerando todas las especies registradas, el número de especies con frecuencia de aparición significativamente diferente ascendió a 31 (41,9 %). Este último valor se considera subestimado debido a la baja frecuencia total de aparición de un numeroso grupo de especies (a pesar de que se ha realizado un importante esfuerzo de muestreo) y, por lo tanto, a la ineficacia de la prueba de Fisher para detectar diferencias, no solo en lo que respecta a especies exclusivas, sino también a especies comunes a ambos tipos de sustratos. De hecho, especies como *Quercus suber*, *Lavandula stoechas*, *Anthyllis cytisoides* y *Cistus ladanifer* son especies que aparecen en la literatura con preferencias marcadas por suelos ácidos (APARICIO & SILVESTRE, 1987), y *Arenaria arundana*, *Bupleurum gibraltarium*, *B. spinosum*, *Biscutella frutescens*, *Ononis speciosa*, *Globularia alypum*, *Ruta montana*, *Anagyris foetida*, *Colutea atlantica*, *Santolina chamaecyparissus*, *Osyris alba* y *Dorycnium hirsutum*, con preferencias por suelos básicos (APARICIO & SILVESTRE, 1987).

La estructura de las comunidades en función de las frecuencias de especies en los intervalos considerados es similar en los dos tipos de vegetación, tanto en el total de especies como en lo que se refiere solo a las especies con frecuencias significativamente diferentes. Presentan ambas una estructura de J invertida con un pequeño número de especies muy frecuentes (*Phlomis purpurea*, *Cistus albidus*, *Ulex baeticus*, *Pistacia lentiscus*), que revela un patrón de dominancia debido en este caso a intervención humana (GALLEGO FERNÁNDEZ & GARCÍA NOVO, 1997; LAMRANI ALAOUÍ & GARCÍA NOVO, 1997), un numeroso grupo de especies de frecuencia interme-

dia, y una cola de especies poco abundantes, cuyo número es mayor en zonas básicas que en zonas ácidas. Analizando de forma independiente ambos tipos de vegetación, considerando solo las especies con diferencias de aparición significativas, se obtuvo que existían diferencias significativas entre los tres grupos de frecuencia solo en los matorrales de zonas básicas ($G_2 = 14,77$; $p < 0,001$), debido a la mayor presencia de especies de frecuencias intermedias.

La explicación de por qué los matorrales que se desarrollan sobre suelos ácidos son más pobres en especies no es evidente; los resultados discutidos más arriba permiten plantear ciertas hipótesis complementarias. La primera explicación sería por la presencia de un mayor número de especies exclusivas sobre sustratos básicos, cuatro de ellas de distribución restringida, debido tanto a la mayor diversidad ecológica de las zonas básicas (SCHLUTER & RICKLEFS, 1993) y a su mayor extensión (frente a las zonas ácidas de superficie más reducida y de menor heterogeneidad ambiental) como a la incapacidad aparente de estas especies exclusivas de zonas básicas de ocupar suelos de pH ácido. Por el contrario, en otros trabajos que abordan el estudio de la diversidad del matorral mediterráneo del S de España la vegetación de zonas ácidas tiene un mayor número de especies de distribución restringida. ARROYO & MARAÑÓN (1990) y OJEDA & al. (1995) relacionan el carácter ácido, suelos más pobres en nutrientes y con posible aparición de toxicidad de determinados metales, con un mayor número de especies, debido a procesos ecológicos, exclusión competitiva, e históricos, atribuyendo al aislamiento geográfico el hecho de que haya una mayor presencia de especies de área restringida en estas "islas ácidas" de la cuenca mediterránea, donde el sustrato es de naturaleza principalmente caliza. Es posible que el hecho de la distinta naturaleza de los suelos ácidos, areniscas de la Sierra del Aljibe [menor pH y toxicidad debido a una mayor disponibilidad de aluminio (OJEDA & al., 1995)] frente a las calizas descarbonatadas de la Sierra de Grazalema, sean los causantes de estas diferencias observadas.

La segunda explicación está relacionada con la menor presencia de especies en zonas ácidas debido a factores geográficos e históricos. El porqué lo justificamos desde el punto de vista del aislamiento geográfico de las "islas" de zonas ácidas, en este caso margas y calizas liásicas descarboxatadas, en el "mar" básico de calizas y dolomías, y el efecto de la secular perturbación humana (GALLEGO FERNÁNDEZ & GARCÍA NOVO, 1997, 2002), como también sugieren trabajos realizados en matorral mediterráneo de suelos ácidos del N de Marruecos (MARAÑÓN & *al.*, 1999). Este aislamiento se ve reforzado con el hecho de que la "isla" ácida se encuentra rodeada por zonas calizas de mayor altitud, que producen un efecto de barrera, y seguramente es determinante la elevada distancia a la que se encuentran otras zonas ácidas con vegetación natural. Esta situación, sobre todo el pequeño tamaño de los enclaves ácidos, podría estar produciendo que el riesgo de extinción de una especie en la zona, debido a la perturbación del manejo humano, sea elevado, y ocasione a largo plazo un desequilibrio de la diversidad del sistema y, por lo tanto, un empobrecimiento de su flora (MACARTHUR, 1965; ROSENZWEIG, 1975). El hecho de que la carga ganadera haya disminuido considerablemente (la zona de estudio es Reserva Integral desde 1984) también podría incidir en el futuro de forma determinante en el empobrecimiento de estas áreas, debido a que el ganado puede actuar como un eficaz vehículo de dispersión de un buen número de especies (ASCHMANN, 1973; VAN DER PIJL, 1982). Esta explicación, a la luz de los datos disponibles, tan solo es una hipótesis que deberá ser contrastada con estudios posteriores específicos sobre el tema.

Tal explicación se referiría tan solo a las especies exclusivas de comunidades desarrolladas sobre suelos ácidos, e incluso a algunas especies que ocasionalmente se encuentran sobre sustrato básico. En principio, las especies no exclusivas de suelos ácidos no se verían afectadas de una teórica extinción debido a la perturbación, ya que siempre existiría un continuo aporte procedente de las poblaciones circundantes, al producirse lo que se ha denominado como un efecto de masa, "mass

effects" (SHMIDA & WILSON, 1985) o de cercanía, "vicinism" (VAN DER MAAREL, 1995).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Marcos Méndez Iglesias la exhaustiva revisión realizada a una versión previa del artículo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APARICIO, A. (1985). *Estudio florístico de la Serranía de Grazalema*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- APARICIO, A. & S. SILVESTRE (1987). *Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- ARROYO, J. & T. MARAÑÓN (1990). Community ecology and distributional spectra of mediterranean shrublands and heathlands in Southern Spain. *J. Biogeogr.* 17: 163-176.
- ASCHMANN, H. (1973). Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In: F. di Castri & H.A. Mooney (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. Origin and structure. Ecological Studies* 7: 11-19. Springer, Berlin.
- BASANTA ALVES, A., F. GARCÍA NOVO & A. CABANEIRO ALBALADEJO (1984). Estructura del matorral mediterráneo secundario en Sierra Morena y sus relaciones con los gradientes del medio físico. *Anales Edafol. Agrobiol.* 53: 1-18.
- CLEMENTS, F.E. (1916). *Plant succession: an analysis of development of vegetation*. Carnegie Institution Washington Publisher Publication 242.
- CORRAL, L., N. BELLINFANTE & G. PANEQUE (1980). Estudio edafológico de la Sierra del Pinar, Grazalema (Cádiz). I. Factores Ecológicos (Geología, Vegetación y Clima). *Anales Edafol. Agrobiol.* 34: 803-811.
- CSIC-IARA (1989). *Mapa y memoria de los suelos de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.
- DUCHAUFOUR, P. (1987). *Manual de Edafología*. Masson, S.A. Barcelona.
- FERNANDEZ ALÉS, R., T. MARAÑÓN, M.E. FIGUEROA & F. GARCÍA NOVO (1984). Interacciones entre geomorfología e intervención humana sobre la composición del matorral en la cuenca del río Guadalupejo (Extremadura). *Stud. Oecol.* 3: 35-53.
- GALLEGO FERNÁNDEZ, J.B. & F. GARCÍA NOVO (1997). Shrub changes in the Sierra de Grazalema as a consequence of exploitation abandonment. *Lagascalia* 18(2): 599-605.
- GALLEGO FERNÁNDEZ, J.B. & F. GARCÍA NOVO (2002). Patrones de diversidad de matorrales mediterráneos en la Sierra de Grazalema. Cádiz. In: F. García Novo, A. Gómez Sal & F. Díaz Pineda (eds.), *Diversidad biológica y biodiversidad*. Fundación Areces, Madrid (en prensa).
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F., J. MERINO & F. GARCÍA NOVO (1977). Distribución de especies de matorral en relación con el pH del suelo en Sierra Morena. *Anales Edafol. Agrobiol.* 35: 382-391.

- IGME (1990a). *Mapa geológico de España (1:50.000). Olvera-1036*. IGME, Madrid.
- IGME (1990b). *Mapa geológico de España (1:50.000). Ubrique-1050*. IGME, Madrid.
- LAMRANI ALAOU, M. & F. GARCÍA NOVO (1997). Séries de dégradation du matorral des écosystèmes la sapinière de Talassemrane-Tazaot (N. Maroc) et celle de Grazalema (S Espagne): Comparaison. *Lagascalia* 19(2): 619-702.
- MACARTHUR, R.H. (1965). Patterns of species diversity. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 40: 510-533.
- MARAÑÓN, T., R. AJBILOU, F. OJEDA & J. ARROYO (1999). Biodiversity of woody species in oak woodlands of Southern Spain and Northern Morocco. *Forest Ecol. Managem.* 115: 147-156.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO (1995). Biodiversity components and conservation of mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biol. Conservation* 72: 61-72.
- RICKLEFS, R.E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *Amer. Naturalist*. 111: 376-380.
- RICKLEFS, R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional process. *Science* 235: 167-171.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1983). Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa* 5: 33-43.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1988). Bioclimatología, Biogeografía y series de vegetación de Andalucía Occidental. *Lagascalia* 15 (extra): 91-120.
- ROSENZWEIG, M.L. (1975). On continental steady states of species diversity. In: J.M. Diamond & M.L. Cody (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge. págs. 121-140.
- SCHLUTER, D. & R.E. RICKLEFS (1993). Species diversity: an introduction to the problem. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities: Historical and Geographical perspective*, págs. 1-10.
- SHMIDA, A. & M.V. WILSON (1985). Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12: 1-20.
- TILMAN, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E.F. GALIANO (eds.) (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Ketres, Barcelona.
- VAN DER MAAREL, E. (1995). Vicinism and mass effect in a historical perspective. *J. Veg. Sci.* 6: 445-446.
- VAN DER PIJL, I. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- ZAR, J.H. (1996). *Biostatistical analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Editado por Carlos Aedo

Aceptado para publicación: 17-IX-2002