ASPECTOS DE LA BIOLOGIA DE POBLACIONES DE INULA VISCOSA EN UN CAMPO ABANDONADO.

Por L.LOPEZ SORIA 1

INTRODUCCION

En varias comarcas de la depresión prelitoral - catalana se ha venido observando desde principios de la década de los años setenta, una progresiva transformación de la ocupación del suelo. El abandono de tierras de labor ha sido el elemento de mayor significación y - en la actualidad los campos abandonados ocupan una parte no despreciable del territorio de dichas comarcas, especialmente en el Vallés Occidental.

Desde el punto de vista sociológico cabe asignar en principio a las comunidades desarrolladas en los cam pos a la asociación Brachypodietum phoenicoidis (Br.-Bl., 1924). De las especies colonizadoras de los campos Inu. la viscosa(L.) Aiton ha sido la que mayor importancia ha alcanzado tanto en términos de biomasa como de producción. El área de distribución de Inula es mediterránea, y Bolos (1962) sitúa su hábitat de origen cerca de las o rillas de los ríos, junto a algunas comunidades meridio nales de los Nerio-Tamaricetea . La ocupación de zonas próximas a las habitaciones humanas constituyó, hace bastante tiempo, una primera expansión de su nicho fun damental, expansión que en la actualidad podría haber recobrado un nuevo impulso, esta vez hacia hábitats menor intensidad de perturbación, no sólo en campos aban donados de la región catalana, sino también hacia el in terior de la península ibérica.

Inula viscosa es una especie de porte arbustivo, perenne, malacófila y caducifolia, que fácilmente sobre pasa los 100 cm de altura. Un individuo de esta especie está formado por un colectivo de ramas independientes -

^{1.} Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra (Barcelona).

desde la base, de la que cada año se desarrollan ramas nuevas que pueden persistir funcionalmente activas durante más de un ciclo vegetativo. La fisionomía y tama ño medio de *Inula* contrasta con los que pueden presentar las demás especies que habitan en los campos, entre las que cabe destacar por su abundancia a *Plantago lanceola ta*, *Scabiosa maritima* y *Cynodon dactylon*.

Tras el primer año de abandono de los campos (co lonizados sin demora por especies como Erucastrum nas turtiifolium y Diplotaxis erucoides entre otras) las especies anteriormente mencionadas junto con Inula sustituyen a las dos últimas citadas y rápidamente forman poblaciones relativamente estables, pero las características presentadas por Inula hacen que esta especie adquiera una capacidad de control sobre la comunidad muy superior a la de cualquier otra especie.

La ecología de poblaciones de especies coloniza doras es un tema relativamente poco estudiado en el mun do vegetal (Regehr y Bazzaz, 1979; Raynald y Bazzaz, 1975) y la intención del presente estudio cabe situarla dentro de esta tendencia, particularmente en la descripción de la estructura y desarrollo de las poblaciones de Irm la en la etapa de sucesión que claramente caracteriza .

METODOS

El presente trabajo se realizó en el campo experimental de la U.A.B., en Bellaterra (Barcelona). Dicho campo se abandonó como tierra de cultivo en verano de 1970, y estuvo sometido a un pastoreo relativamente in tenso durante los primeros cuatro años de colonización. En el inicio de 1975 se valló el campo y hasta el momento de iniciarse este estudio, en 1976, el campo estuvo libre de la presión de pastoreo durante casi dos años.

La comunidad desarrollada en el campo está formada por dos estratos de vegetación: uno herbáceo, muy rico en especies, y otro arbustivo, formado exclusivamente por *Inula*. La distribución en el espacio de esta especie es de carácter contagioso y las áreas de muestreo

se escogieron en zonas de densidad relativamente constante. En 1976, 1977 y 1978 se realizaron sobre un colectivo de cuadrados (de 8 a 9) de 3 m de 1ado tomados al azar, las siguientes medidas que constituyeron los datos de base para una evaluación de la estructura del estrato arbustivo .

- 1.- Contaje del número de individuos de Inula presentes en cada parcela .
- 2.- Para cada uno de los individuos hallados en las distintas parcelas se anotó el número de ramas vi vas, así como sus edades. En la muestra de 1976 además de las ramas vivas se censaron las ramas muertas de cada individuo.

La edad de las ramas se determinó mediante el - examen de la morfología de los tallos (que presentan cre cimiento de tipo simpodial), y la edad de los individuos según la edad de la rama más vieja. La frecuencia de ca sos dudosos, por ausencia o deterioro de los tallitos - que integran las ramas, fue relativamente baja y no afec tó en modo significativo a la estructura de edades de la población de individuos que más tarde se elaboró. Para los individuos censados en 1978 no fue posible reconocer sus edades dado que por rotura de los tallos, la datación no ofrecía garantías de fiabilidad.

Además de la estructura de edades de los individuos se consideró la composición media de los mismos para las distintas clases de edad . Para ello se tomó un individuo medio ideal representante de cada clase de edad, cuya composición se obtuvo según el cociente siguiente :

n°de ramas de edad i, censadas en los individuos de edad j

n°de individuos de edad j

De este modo se obtenía el promedio de ramas de cada clase de edad por individuo de edad j, lo que per mitió establecer comparaciones, en términos de estructura y grado de desarrollo, entre los individuos de distintas edades.

Los censos obtenidos en 1976,1977 y 1978 se rea lizaron sobre 63, 62 y 42 individuos respectivamente, - siendo el total de ramas vivas contadas de 908,885 y 558 para cada año . El censo de ramas muertas efectuado en el primer año dió un total de 646 ramas .

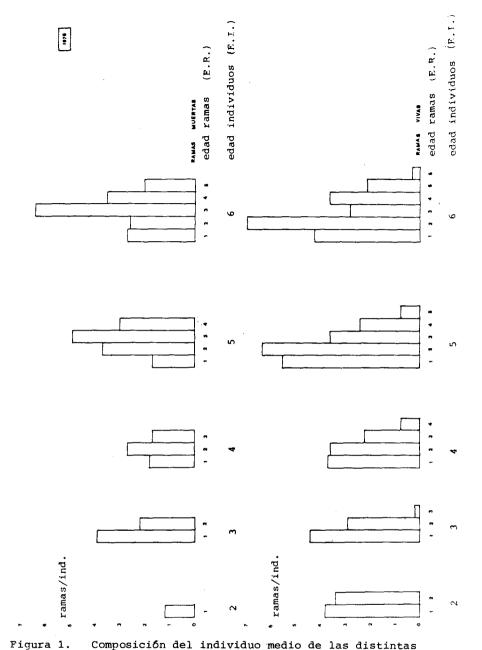
RESULTADOS Y DISCUSION

COMPOSICION DEL INDIVIDUO MEDIO POR CLASE DE EDAD

En la figura l puede observarse que los individuos medios, en 1976, de las clases de 5 y 6 años presentan aproximadamente doble número de ramas que los individuos de las restantes clases .

Esta relación se aprecia tanto en las ramas vi vas como en las muertas. La composición de los individuos medios en 1977 (figura 2) fue bastante diferente a la del año precedente y cabe resaltar la dominancia canzada por las ramas de un año en todas las clases de edad . El individuo de 6 años, en 1977, presentó un to tal de ramas que contrasta con las contabilizadas en las demás clases, es decir, que la diferencia en número de ramas entre el grupo de individuos de 2, 3 y 4 años y el grupo de 5 y 6 años, en 1976, se mantuvo en 1977. En es te año, el grupo más viejo estaría representado básicamente por los individuos de 6 años, dado que sólo se cen saron tres de 7 años y se incluyeron en la clase de 6 años. La distinción de ambos grupos de individuos se aprecia claramente en la tabla 1 .

Con los valores citados podría decirse que la -plasticidad de los individuos de *Inula* de la población del campo experimental, quedaría concretada en dos tipos de composición relativamente bien diferenciados, tal como se indica en la tabla 2 .



edades en 1976. En la parte superior se indica la composición en ramas muertas y en la inferior la de ramas vivas.

Average individual composition in 1976 (mean number of stems of age i per individual of age j, on the y-axis). E.R. denotes stem age and E.I. individual age. Upper part: dead stems composition; lower part: living stems composition.

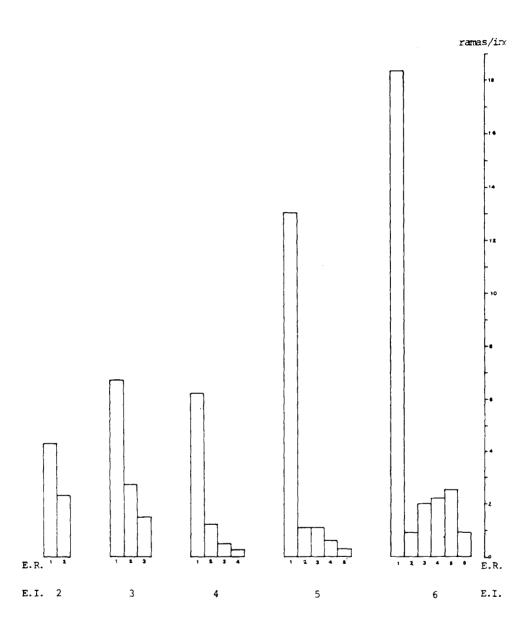


Figura 2. Composición del individuo medio de las distintas edades en 1977. E.R. indica la edad de las ramas y E.I. la de los individuos, ambas en años.

Average individual composition in 1977. The axis units are the same of figure 1.

En la figura 3 se ha representado el porcentaje de individuos censados en las distintas clases de edad según las muestras de 1976 y 1977. Las discrepancias en las abundancias representadas en ambos gráficos indican que la colonización del campo no se dió de un modo uni forme en toda su superficie, sino más bien en agregados. De este hecho son testigos los individuos de 7 años que corresponden a los ya establecidos en el campo cuando es te aún se cultivaba (tras la siega de verano es frecuen te ver en los campos poblaciones más o menos densas de Inula).

La información que en general puede proporcionar una estructura de edades debe ser analizada con cautela dado que unos mismos datos pueden apoyar tesis opuestas. es decir, una curva de supervívencia de la población o bien una curva de crecimiento en el tiempo (Harper, 1977). En nuestro caso parece relativamente claro que los datos obtenidos denotan más bien una aproximación hacia la se gunda tesis dado que, por una parte, los periodos de ma vor probabilidad de muerte para el individuo tienen gar en la fase juvenil (época de germinación y primer pe riodo de seguía estival) y, de otra parte, no se han ob servado indicios de individuos que hubieran muerto antes de 1977; es decir, que la mortalidad es casi nula cuan do se ha superado la etapa juvenil (en 1978 se observaron los primeros individuos muertos de la población y re presentaron un 2.3% de la población censada). Por lo tanto puede aceptarse en principio que los datos obteni dos dan cuenta del crecimiento de la población durante la colonización del campo.

La estructura de edades sugiere en consecuencia que la población aumentó muy rápidamente hasta 1974 aproximadamente y que desde aquel año en adelante presentó una tendencia lenta hacia la estabilización. En otro sentido ello significa que a partir de 1974 las con diciones iniciales de colonización se vieron modificadas substancialmente. Como prueba se recordará lo dicho an teriormente sobre los grupos I y II de individuos. El grupo II corresponde a los desarrollados en los primeros años (bajo condiciones supuestamente óptimas), y el grupo I a los desarrollados en los últimos años y en condi

Tabla 1. Promedio del número de ramas por individuo medio en el grupo de edades I (clases de 2, 3 y 4 años) y el grupo II (clases de 5 y 6 años).

| | GRUP | 0 I | GRUPO | GRUPO II | | |
|------------------|-------------|------|-------|-------------|--|--|
| | <u>1976</u> | 1977 | 1976 | <u>1977</u> | | |
| ramas/ind. | 9,0 | 11,7 | 19,0 | 25,8 | | |
| s_{x} | 4,4 | 6,7 | 8,9 | 10,7 | | |
| $s_{\mathbf{x}}$ | 0,8 | 1,1 | 1,7 | 2,8 | | |

Tabla 2. Composición del individuo medio del grupo de edades I y II. (nºmedio ramas/individuo).

| | <u>edad de</u> | | las ramas | | (años) |) |
|----------|----------------|-----|-----------|-----|--------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| GRUPO I | 3,9 | 3,4 | 1,3 | 0,4 | - | - |
| GRUPO II | 5,0 | 6,5 | 3,3 | 2,8 | 1,2 | 0,1 |

ciones no tan favorables. Otra prueba demostrativa sería la distribución de las ramas muertas de cada edad <u>se</u> gún la edad de los individuos (figura 4). En ella lo más destacable sería el hecho de que las ramas de tres años están concentradas en los individuos de 5 y 6 años, lo que indica que dichas ramas debieron morir, en su mayoría en 1973 y 1974.

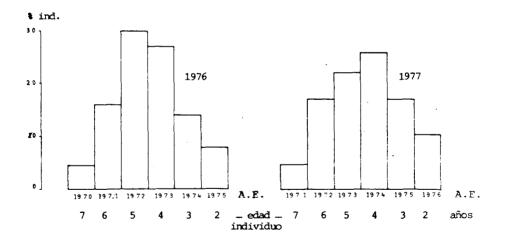


Figura 3. Estructura de edades de la población de individuos en 1976 y 1977. A.E. representa el año en que se establecieron los individuos.

Age structure of individuals population in 1976 & 1977. The year when the individuals were stablished is indicated by A.E.

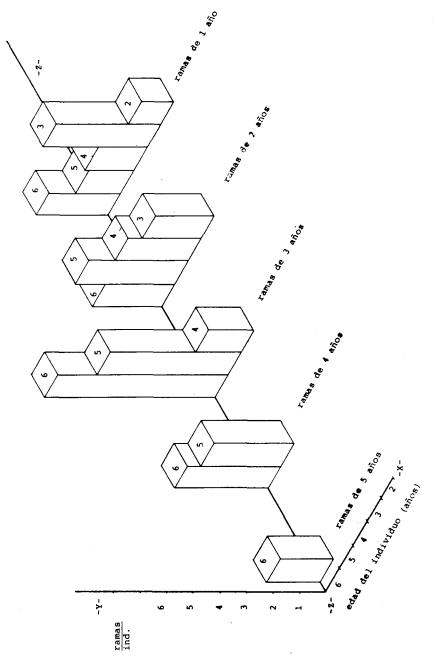


Figura 4. Número de ramas muertas por individuo medio según la muestra de 1976.

Dead stems number per average individual after the sample of 1976. The x-axis represents the individual age; the y-axis stems per individual, and the z-axis stem age.

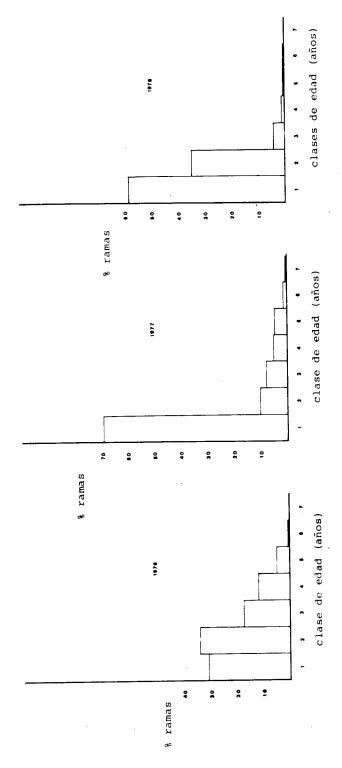
ESTRUCTURA DE EDADES DE LA POBLACION DE RAMAS

El estrato arbustivo que forma *Inula viscosa* en las comunidades de campo abandonado, puede considerarse desde dos niveles de estructuración, un nivel correspondería a la población de individuos y otro a la población de ramas que los forman. La estructura de edades de la población de ramas en cada uno de los años estudiados - (figura 5) presentó básicamente la misma característica: cuanto mayor es la edad de la clase, menor es la abundancia con la que está representada.

Las tres distribuciones obtenidas muestran en de finitiva un proceso acelerado de simplificación de la estructura de edades . En la primavera de 1979 se obser vó que las únicas yemas activas, en una gran mayoría de individuos, eran las ramas de un año (la cohorte de ramas formadas en 1979) . Es decir, que la estructura de edades había quedado reducida a la clase de un año .

A partir de los tres censos de ramas obtenidos se estimó la supervivencia de las distintas cohortes de ramas, considerando las abundancias registradas en 1976 como valor 100 (figura 6). Las rectas de las cohortes de 1976, 1977 y 1978 dan cuenta de la forma de sus cur vas de supervivencia, dado que en 1979 apenas se encontraron ramas supervivientes. El tipo de curva de super vivencia para las tres cohortes mencionadas se aproxima ría al tipo diagonal, en tanto que las rectas de las de más cohortes representarían tan sólo a segmentos de las verdaderas curvas de supervivencia.

El gráfico mencionado señala que la duración máxima de la vida de las ramas de las distintas cohortes ha disminuido progresivamente desde las más viejas a las más jóvenes. Ello podría interpretarse en los siguientes términos. Si suponemos que la tasa de mortalidad de las ramas es parecida en todas las cohortes y relativamente poco variable año tras año, tal como sugiere la figura, el número inicial de ramas producidas por individuo medio en las cohortes de 1971 a 1975 podría estimar se en algo más de 10, cifra que parece algo excesiva pues no coincide con lo observable en campos de menor edad de abandono. Ello implicaría que las curvas de su pervivencia de las distintas cohortes han experimentado un progresivo aumento de sus pendientes, es decir, un



Estructura de edades de la población de ramas en 1976, 1977 y 1978. Figura 5.

1976, 1977 y 1978.

Age structure of stems population in 1976, 1977 y
1978. The abundance per cent is given on the y-axis and the age class (in years) on the x-axis.

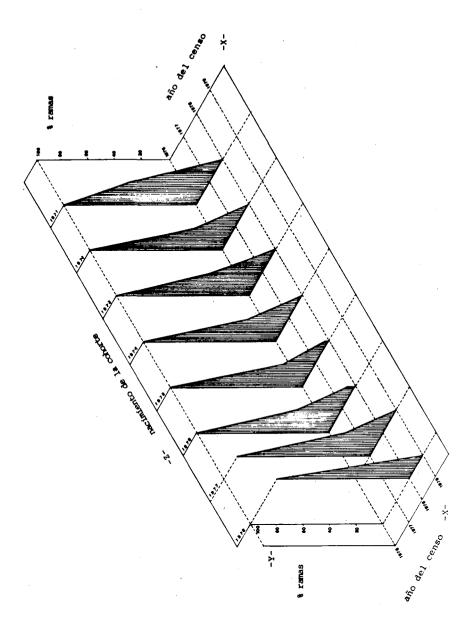


Figura 6. Supervivencia de las cohortes de ramas respecto al valor 100 en 1976.

Survivorship rate of stem cohorts taking the abundances of 1976 as 100. The year when the census were taken is given on the x-axis, the per cent of of stems on the y-axis, and the cohort birth in the upper part (Z).

aumento de la tasa de mortalidad específica de cada cohorte .

La organización de la estructura del estrato ar bustivo presenta en resumen una modificación que se hace bien patente en la estructura de la población de ramas y, que a su vez, supone el preludio de un cambio aún más drástico en la población de individuos . Dicho cambio se supone tendrá lugar en un futuro inmediato y en conse cuencia es de esperar que finalice la etapa de sucesión dominada por Inula viscosa .

POSIBLES CAUSAS DEL DECLIVE DE LAS POBLACIONES DE Inula viscosa

El proceso de declive de la población de *Inula* supone desde un punto de vista fisionómico, un cambio del tipo biológico de dicha especie, dado que al no sobrevivir las ramas mayores de l año, desaparecen las ye mas de renuevo situadas a cierta altura (unos 50 cm) y únicamente permanecen funcionales las yemas de las ramas del año, situadas a escasos centímetros del suelo . Por lo tanto, el cambio de tipo biológico es de caméfito (o nanofanerófito) a hemicriptófito . Este fenómeno, relativamente poco frecuente, también se ha citado en especies del semidesierto del sudoeste de Norteamérica (Walter, 1971) y para especies mediterráneas (como *Scabiosa maritima*, *Leontodon hirtus* y *Alyssum maritimum*) que pue den variar su forma biológica según las condiciones climáticas del hábitat (Braun-Blanquet, 1979) .

El cambio del tipo biológico de la especie estudiada o, en otros términos, la simplificación de la estructura de los individuos, podría interpretarse en función de dos causas de carácter fisiológico. Una sería la incapacidad que muchos arbustos presentan para mantener en funcionamiento de un modo contínuo el sistema de haces conductores, lo cual limitaría la biomasa (y su persistencia) que el individuo es capaz de acumular en cada una de las ramas que lo integran (Zimmerman y Brown 1971).

La otra causa podría estar relacionada con un - problema de transpiración. En un ambiente sometido a

una perturbación de baja intensidad, los individuos de Inula pueden acumular un número de ramas relativamente importante, que a su vez supone un aumento del índice de superficie foliar, y en consecuencia cabría suponer que las pérdidas de agua por transpiración podrían ser de ma yor magnitud que el volumen de agua que las raíces son capaces de absorber. Ello supondría necesariamente un -reajuste de la relación biomasa supraterrestre / biomasa subterránea, es decir, comportaría una reducción del número de ramas por individuo a partir de un momento dado de su vida .

Además de las causas apuntadas cabe añadir que la escasa abundancia de individuos jóvenes para reemplazar a los más viejos constituiría un tercer factor determinante del declive de la población de *Inula* en los campos abandonados.

El período en que *Inula viscosa* se muestra como especie claramente dominante en las primeras etapas sucesión de los campos abandonados puede aceptarse es de alrededor de una decena de años. El éxito alcanzado por esta especie puede interpretarse en el marco de las estrategias primarias para especies vegetales nocidas por Grime(1977): ruderal, competitiva y toleran cia al "stress". La estrategia de *Inula* podría ser, en principio, ruderal-competitiva, pues presenta caracterís ticas de una v otra estrategia primaria. Las propias de una ruderal serían básicamente las siguientes: un ele vado esfuerzo reproductivo (un individuo medio produce en promedio unas 47000 flores), producción de flores en el primer año de su vida, y dispersión anemócora de las mismas. Dichas características serían las responsables de la gran capacidad para colonizar nuevas áreas. A ello hay que añadir que los vástagos producen esencias (ci neol) que las hacen no apetecibles al ganado que pastorea los campos abandonados, lo cual implica una mayor probabilidad de supervivencia de las plantas recientemen te establecidas en un campo y una ventaja evidente en la explotación de recursos frente a otras especies.

En cuanto a las características de la estrategia competitiva cabría destacar al importante desarrollo que puede alcanzar el sistema fotosintético y el radicular, el tipo biológico y el período vegetativo marcadamente estacional y prolongado . Es decir, se trata de características que tienden a maximizar el crecimiento de la planta y, por tanto, a facilitar la adquisición de una habilidad competitiva mayor que la de otras especies de los campos .

SUMMARY

- 1. $Inula\ viscosa\ (L.)$ Aiton is a shrub that have reached a great dominance on extensive areas of abandoned arable land in many parts of Catalunya and others mediterranean regions of Spain .
- 2. The structure and development of a population of this species on a field abandoned in $1970\ \text{were}$ studied over a 3-year period .
- 3. The age structure of individuals can be used to derive an approximation of the population growth in ti me and suggest:
 - a. The population increased in density during the first 3-4 years of colonization and since the fourth year showed a trend to stabilization .
 - b. After 9 years of colonization the population attained a senile state.
- 4. The survivorship curves of stems cohorts born in 1976, 1977 and 1978 and the depletion curves of others cohorts born in previous years, showed that the mortality rate of each cohort increased from the older to the younger cohorts, so the life span of cohorts were shorter every year (1 year for the cohort born in 1978).

The corollary of this point is that the individuals of Inula will change its life form from chamaephy te (or nanophanaerophyte) to hemicryptophyte in an inminent future .

BIBLIOGRAFIA

- BOLOS, O.de 1962 . El paisaje vegetal barcelonés. Fac. Filosofía y Letras Univ. Barcelona .
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979 . Fitosociología . Blume . Madrid .
- GRIME, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Natur. 111:1169-1194.
- HARPER, J.L. 1977 . Population biology of plants . Academic Press New York, London .
- RAYNALD, D.J. y BAZZAZ, F.A. 1975 . Interference of wintwer annuals with Ambrosia artemisiifolia in early successional fields .Eco_logy 56:35-49 .
- REGEHR, D.L. y BAZZÁZ, F.A. 1979. The population dynamics of Eri geron canadensis, a successional winter annual . J. Ecol. 67: -923-933.
- WALTER, H. 1971 . Ecology of tropical and subtropical vegetation. Olyver & Boyd . Edimburgh .
- ZIMMERMAN, M.H. y BROWN, C.L. 1971 . Trees structure and function. Springer-Verlag . Berlin .