

ÍNDICE

Págs.

CAPÍTULO I. EVALUACIÓN DE LA CAPACIDAD DE CARGA DE LA MARISMA DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA.....	9
DEDICATORIA.....	10
1. INTRODUCCIÓN Y ÁREA DE ESTUDIO.....	13
1.1. Introducción.....	13
1.2. Área de estudio.....	13
1.3. Clima.....	14
1.4. Diseño del estudio.....	15
2. METODOLOGÍA APLICADA.....	17
2.1. Áreas de muestreo.....	17
2.2. Inventario y descripción de la vegetación.....	21
2.3. Disponibilidad de biomasa.....	21
2.3.1. Disponibilidad de biomasa herbácea.....	21
2.3.2. Disponibilidad de biomasa leñosa.....	22
2.4. Contenido proteínico de la vegetación.....	23
2.5. Contenido energético de la vegetación.....	23
2.6. Densidades de grandes herbívoros.....	23
2.7. Utilización de las comunidades vegetales.....	25
3. COMUNIDADES VEGETALES.....	27
4. ANÁLISIS CUANTITATIVO DE LA VEGETACIÓN EN AUSENCIA DE PASTOREO.....	31
4.1. Estructura y estado de la vegetación leñosa.....	31
4.2. Disponibilidad de biomasa leñosa (almajales).....	36
4.3. Estructura y estado del pasto.....	36
4.4. Disponibilidad de biomasa seca del pasto.....	53

5. CONTENIDO NUTRICIONAL DE LA VEGETACIÓN.....	57
5.1. Contenido proteínico y energético de leñosas	57
5.2. Contenido proteínico y energético del pasto	57
5.3. Disponibilidad de nutrientes en ausencia de pastoreo.....	57
6. LA MARISMA BAJO UNA SITUACIÓN DE PASTOREO CONTINUO	63
6.1. Efectos del pastoreo sobre la estructura de las comunidades.....	63
6.2. Reducción de la disponibilidad de biomasa vegetal por efecto del pastoreo	69
6.3. Reducción de la cobertura vegetal por efecto del pisoteo	72
6.4. La biomasa herbácea aérea y el crecimiento de los pastos: una aproximación mediante curvas de crecimiento.....	73
7. LA COMUNIDAD DE GRANDES HERBÍVOROS DE LA MARISMA	79
7.1. Introducción.....	79
7.2. Densidades de grandes herbívoros de la marisma	82
7.2.1. Ganado caballar.....	83
7.2.2. Ganado vacuno.....	84
7.2.3. Ganado ovino	84
7.2.4. Ungulados silvestres: ciervos, gamos y jabalíes.....	85
7.3. Densidad de excrementos y uso de las comunidades vegetales por los herbívoros.....	85
8. ANÁLISIS DEL CONSUMO POR LOS GRANDES HERBÍVOROS.....	89
8.1. Requerimientos energéticos y proteicos de la comunidad de grandes herbívoros.....	89
8.2. Requerimientos de biomasa de la comunidad de grandes herbívoros	90
8.3. Valoración de la situación actual.....	92
8.3.1. Valoración de la disponibilidad de la biomasa leñosa	92
8.3.2. Valoración de la disponibilidad de biomasa herbácea.....	95
9. LAS COMUNIDADES VEGETALES DE LA MARISMA Y EL ESTADO DE CONDICIÓN DE LA VEGETACIÓN: PERSPECTIVA GLOBAL Y MODELOS DE DEGRADACIÓN	99
9.1. Los datos de base de los modelos de degradación.....	100
9.2. Los modelos.....	100
9.2.1. La ordenación.....	101
9.2.2. Las especies.....	101
9.2.3. Los modelos secundarios.....	104
9.3. La utilización de modelos/gradientes de degradación para ensayo e interpretación del estado de conservación o condición de la marisma	105
9.3.1. El Ensayo de Condición o de Estudio de Conservación y Manejo de una muestra o inventario.....	106

9.4.	La respuesta de las especies al gradiente de degradación: especies claves o indicadoras	115
9.5.	Ensayos de la condición de la marisma: una perspectiva global	117
10.	EVALUACIÓN DE LA CARGA GANADERA DE LA MARISMA	121
10.1.	Situación actual	121
10.1.1.	El impacto de los herbívoros en la marisma	121
10.1.2.	Las variaciones interanuales	122
10.2.	Premisas previas al ajuste de la carga actual	123
10.3.	Modelo y ajuste de la cargas ganadera	124
10.4.	Propuesta de valoración de la carga actual	126
10.4.1.	Alternativa monocriterio: ajuste proporcional	128
10.4.2.	Aplicación de la técnicas de análisis multicriterio y de programación lineal como herramienta de decisión y evaluación ante situaciones de conflicto. El caso de la carga de ganado doméstico en las Marismas del Parque Nacional de Doñana: planteamiento del problema y resultados preliminares	129
	APÉNDICE	133
	CAPÍTULO H. LOS PASTIZALES DE LA VERA DE DOÑANA Y LOS GRANDES HERBÍVOROS. EVALUACIÓN DE LA CAPACIDAD DE CARGA	139
1.	INTRODUCCIÓN	141
2.	LA VERA DE DOÑANA. Definición	143
3.	LA VEGETACIÓN HERBÁCEA	145
3.1.	Comunidades vegetales de plantas herbáceas	145
3.1.1.	El pastizal seco	145
3.1.2.	El pastizal húmedo	146
3.1.3.	Los paciles próximos a La Vera	146
3.1.4.	Las vetas próximas a La Vera	147
3.1.5.	La marisma de La Vera	147
3.1.6.	El monte blanco de transición a La Vera	148
3.2.	Disponibilidad de biomasa de vegetación herbácea	149
3.3.	Estado del estrato herbáceo	152
3.3.1.	Contenido hídrico	152
3.3.2.	Cobertura del suelo por la vegetación herbácea	153
3.3.3.	Altura máxima alcanzada de las gramíneas vivas	155
3.3.4.	Contribución de las herbáceas no gramíneas ala biomasa total	157
3.3.5.	Proporción de gramíneas secas	159
3.4.	Contenido proteínico	159
3.5.	Contenido energético	163

3.6.	Producción anual de vegetación herbácea	164
3.7.	Reducción de la disponibilidad de biomasa por efecto del pastoreo	165
3.8.	Disponibilidad de proteína y energía en la vegetación herbácea de La Vera de Doñana	167
4.	DENSIDAD DE LOS GRANDES HERBÍVOROS EN LA VERA DE DONANA.....	171
4.1.	Densidad de grandes herbívoros en La Vera	171
4.2.	Uso de las comunidades vegetales de La Vera por los grandes herbívoros	172
4.2.1.	Gamos.....	172
4.2.2.	Ciervos.....	174
4.2.3.	Ganado bovino.....	175
4.2.4.	Ganado equino	175
4.3.	Valoración general.....	175
5.	VALORACIÓN GENERAL DE LA SITUACIÓN DE LA ZONA.....	177
5.1.	Repercusión a nivel de comunidades vegetales	177
5.1.1.	Pastizal seco.....	177
5.1.2.	Pastizal húmedo	178
5.1.3.	Paciles	179
5.1.4.	Vetas próximas a La Vera	180
5.1.5.	Marisma de castañuelas	180
5.1.6.	Monte blanco de transición.....	181
5.2.	Papel desempeñado por las distintas especies de ungulados	182
5.2.1.	Gamos	182
5.2.2.	Ciervos.....	182
5.2.3.	Ganado bovino.....	183
5.2.4.	Caballos.....	183
6.	PROPUESTAS DE ACTUACIÓN	185
7.	CONSIDERACIONES FINALES	191
8.	CONCLUSIONES.....	193
	BIBLIOGRAFÍA	195
	ANEXO.....	201
	ÍNDICE DE TABLAS.....	207
	ÍNDICE DE FIGURAS	211
	ILUSTRACIONES	215

CAPÍTULO II

LOS PASTIZALES DE LA VERA DE DOÑANA Y LOS GRANDES HERBÍVOROS. EVALUACIÓN DE LA CAPACIDAD DE CARGA

Alfonso Lazo Contreras¹, Paulino Fandos París^{2,3}
y Ramón C. Soriguer Escofet³.
Ernesto García Márquez³ (Ayudante Técnico de Investigación

Clave. C/ Progreso, 5. Sevilla-41013.

- Adecuación Ambiental. C/ Almadén, 15. Madrid.
Estación Biológica de Doñana. CSIC.

1. INTRODUCCIÓN

Durante los años 1989 y 1990 se realizó un estudio sobre la influencia de los ungulados en La Vera de Doñana. en una serie de pastizales situados en la zona de transición entre la marisma y el monte. La zona de estudio se encuentra en la Reserva Biológica de Doñana. dentro del Parque Nacional, y ocupa una superficie de 590 Ha. En ella están representadas todo el conjunto de pastizales ecotonales del Parque Nacional. Además, constituye una importante área de permanencia y de paso de los ungulados. Esta abundancia de herbívoros y el hecho de considerar a esta zona como límite entre el Monte y la Marisma. que incluye ecosistemas típicos de las dos formaciones y otros con características intermedias y propias. nos ha llevado a incluir este estudio como una parte del presente libro. Este trabajo complementa y nos ayuda a una comprensión del estado de los pastizales y la influencia de los ungulados en el Parque Nacional de Doñana.

Gran parte de la metodología se ha suprimido con el fin de hacer este volumen más conciso. ya que la misma coincide con la descrita en la primera parte de esta monografía.

2. LA VERA DE DOÑANA

La franja de terreno comprendida entre las arenas estabilizadas y la marisma es una formación bien diferenciada de éstas que recibe localmente el nombre de La Vera. Es una franja de terreno, larga y estrecha y sin relieve de consideración que se extiende a todo lo largo de las dos formaciones señaladas (véase figura 2.1 del capítulo I). Su anchura no es constante, ya que varía, según los puntos, entre pocos metros y varios cientos: en algún punto incluso la arena llega a contactar con la marisma con lo que La Vera propiamente dicha desaparece. Se trata por tanto de una zona ecotonal de transición entre dos formaciones muy diferentes. Consecuentemente, muestra a lo largo de su eje transversal un gradiente marcado en sus características edafológicas (textura, estructura y salinidad del suelo) y en la profundidad del manto freático (MERINO et al., 1981a, 1981b; CLEMENTE et al., 1996). Este gradiente se ve reflejado en superficie por una zonación de La Vera en distintas comunidades de plantas vegetales, las cuales, pese a ser muy diferentes, tienen una importante característica en común: la ausencia de vegetación leñosa. Esta es la razón por la que podemos considerar a estas comunidades como pastizales en el sentido estricto del término.

El Parque está compartimentado por alambradas de espino que afecta también a La Vera y la divide en diversas fincas, cada una de las cuales está sometida a una carga ganadera diferente. Para llevar a cabo el trabajo sobre la evaluación de la capacidad de carga de esta zona de Doñana para los grandes herbívoros, fue necesario elegir como área de estudio una porción de La Vera que se encontrara sometida a unas condiciones de pastoreo homogéneas en toda su extensión. Se eligió la Reserva Biológica de Doñana por varias razones. En primer lugar por su extensión, 6 km de Vera orientadas de norte a sur no interceptada por ninguna alambrada, suficientemente representativa de los pastizales ecotonales del Parque Nacional de Doñana así como de la porción de la Marisma más adyacente a éstos. En segundo lugar porque se trata de un área que durante una década fue objeto de estudios previos sobre las interacciones entre herbívoros y vegetación, lo que nos permite tener una referencia de los resultados obtenidos en el presente trabajo. Por último, la infraestructura de la Estación Biológica de Doñana en La Reserva, así como el conocimiento acumulado sobre la ecología de grandes herbívoros y lagomorfos

como resultado de numerosos estudios previos llevados a cabo en la misma zona aconsejaron la elección de la Reserva para la realización del trabajo de campo. Dentro de la Reserva Biológica la zona de estudio quedó comprendida entre el límite de las formaciones de matorral con los pastizales ecotonales por el oeste y los límites alambrados de la finca por el norte, este y sur. La superficie total de la zona de estudio es de 590 hectáreas.

3. LA VEGETACIÓN HERBÁCEA

3.1. COMUNIDADES VEGETALES DE PLANTAS HERBÁCEAS

Se distinguen cinco comunidades, a las que hemos denominado pastizal seco, pastizal húmedo, pacil, veta y marisma próxima a La Vera, más una sexta comunidad, el monte blanco de transición (también muestreada por su proximidad a la zona de estudio y por su presumible importancia en el mantenimiento de los grandes fitófagos de La Vera de Doñana). Estas comunidades presentan importantes diferencias entre ellas en cuanto a su composición específica. El origen de esta variabilidad radica, en gran parte, en el gradiente que existe desde el matorral a la marisma en humedad edáfica, salinidad y textura del suelo (ALLIER y BRESSET, 1978; MERINO et al., 1981a, 1981b; CLEMENTE et al., 1996).

3.1.1. *El pastizal seco*

Es una formación vegetal asentada sobre suelo arenoso y localizada entre el matorral y el pastizal húmedo. El transecto de estudio utilizado en esta comunidad transcurre a lo largo de los pastizales descritos por ALLIER y BRESSET (1978) como la asociación *Urginea maritima-Anthemis cotula* y la asociación *Asphodelus ramosus-Armeria gaditana*. Se caracteriza por la ausencia de vegetación leñosa, el predominio de las herbáceas anuales y la presencia de pies aislados de *Urginea maritima*, *Asphodelus ramosus* y *Armeria gaditana*, cuyo gran tamaño contrasta con el del resto de las especies representadas. La extensión de esta comunidad en la zona de estudio es de 88 ha, lo que supone un 15% de la superficie total.

La riqueza específica del pastizal seco se puede considerar importante. Las gramíneas anuales (*Anthoxanthum ovatum*, *Vulpia membranacea*, *Chaetopogon fasciculatus*, *Polypogon maritimus*), y en menor grado las perennes (*Cynodon dactylon* y *Panicum repens*) son las especies con mayores porcentajes de contribución a la biomasa del pasto. Las gramíneas perennes incrementan de forma notable su contribución a la biomasa total durante el verano y el otoño. La representación de otras monocotiledóneas (juncáceas y ciperáceas constituyentes del césped) y de la pteri-

dofita *Isoetes histrix* se limita a los meses invernales y a la primavera temprana. Las leguminosas (especialmente *Ornithopus satirus*), al igual que las compuestas (*Ant-hemis cotula*, *Tolpis barbata*, *Hipochaeris glabra*), tan sólo alcanzan elevados porcentajes de representación en primavera. Otras familias de dicotiledóneas también incrementan su contribución relativa a la biomasa total durante los meses invernales y la primavera.

El pastizal seco suele escapar al régimen invernal de inundación de la marisma y de parte de La Vera. Tan sólo en los inviernos y primaveras en los que abundan las precipitaciones se ven anegadas algunas porciones de esta comunidad, sobre todo las pequeñas depresiones que se localizan en la misma y que se caracterizan por una composición específica peculiar.

3.1.2. *El pastizal húmedo*

Es una comunidad de plantas herbáceas asentada sobre suelo arcillo-arenoso. Se localiza entre densos rodales de *Juncus maritimus* y en La Vera está situada entre los pastizales arenosos secos y la marisma. Su extensión total en la RBD es de unas 126 ha (un 21% de la superficie total del área de estudio). El grado de cobertura del suelo por los juncos supone un 66%, por lo que la superficie ocupada por la comunidad de plantas herbáceas ocupa aproximadamente unas 55 hectáreas de La Vera. El nivel del suelo en esta comunidad vegetal se encuentra tan sólo ligeramente elevado sobre el nivel de la marisma, por lo que puede verse sometido a inundaciones de intensidad y duración variables en función del régimen de precipitaciones. En los años muy húmedos puede verse encharcado durante la totalidad del invierno y el inicio de la primavera.

La riqueza específica en el pastizal húmedo es relativamente baja comparada con la del pastizal seco. Las gramíneas perennes, representadas fundamentalmente por la grama común *Cynodon dactylon* son las plantas herbáceas a las que corresponde un mayor porcentaje de contribución a la biomasa total. Durante los meses de verano y otoño la apariencia de esta comunidad es la de un pastizal ralo prácticamente dominado por esta especie, con la esporádica presencia de otras gramíneas y algunas ciperáceas y dicotiledóneas. A las perennes le siguen en importancia relativa las gramíneas anuales (*Hordeum marinum* principalmente), cuya mayor representación corresponde a los meses primaverales. Otras monocotiledóneas (*Carex divisa*) y las leguminosas (*Trifolium spp.*) sólo contribuyen de forma importante a la biomasa total durante los inviernos en los que el pastizal no llega a verse inundado y durante la primavera. Otras dicotiledóneas, representadas sobre todo por especies de los géneros *Ranunculus* y *Centaureum*, tienen un pequeño porcentaje de contribución a la biomasa a lo largo de todo el año.

3.1.3. *Los paciles de La Vera*

Los paciles son zonas de suelo arcillo-arenoso ligeramente elevadas sobre el nivel de la marisma de castañuela, por la que están bordeados. En la Reserva Biológica se localizan igualmente entre la marisma y los juncales de *Juncos maritimus*, en la mitad norte del área de estudio. El área cubierta por esta formación en la RBD

se ha estimado en 45 ha, lo que supone un 8% de la superficie total de la zona de estudio. La composición del suelo y su elevación dan lugar a que en los paciles se desarrolle una comunidad de plantas herbáceas bien diferenciada de la marisma de castañuela. En ellos, la cobertura del suelo por parte de especies leñosas de mediano o gran porte es nula. Suelen verse sometidos a inundaciones invernales, de magnitud y duración variables, excepto en los años secos.

La riqueza específica de los paciles fue la más baja de todas las evaluadas. Las gramíneas perennes (*Aeluropus littoralis* y *Cynodon dactylon*) son las especies que más contribuyeron a la biomasa total, especialmente durante los meses del verano y el otoño. En primavera las gramíneas anuales, representadas por *Hordeum marinum* y *Polypogon maritimus*, tienen elevados porcentajes de contribución a la biomasa. Las especies de leguminosas, pertenecientes en su totalidad al género *Trifolium*, tan sólo alcanzan una representación importante durante la primavera, en los paciles más próximos a los juncuales, y parece ser que tan sólo si la duración de la inundación invernal no ha sido muy acusada. Las compuestas no se encuentran apenas representadas en esta formación vegetal, mientras que otras especies de dicotiledóneas contribuyen notablemente a la biomasa durante todo el año (especialmente *Plantago coronopus* durante la primavera y *Frankenia laevis* durante el verano).

3.1.4. Las vetas próximas a La Vera

Las vetas son pequeñas porciones de terreno de suelo arenoso localizadas en la marisma próxima a La Vera, con un nivel topográfico elevado sobre el de ésta última por lo que en los años secos no se ven sometidas a inundación. En la zona de estudio se encuentran presentes exclusivamente en su mitad sur, siendo su extensión total muy reducida e inferior al 1%. No obstante, fuera de la Reserva las vetas se encuentran mejor representadas; hay algunas de gran tamaño que son lugares de alimentación y reposo muy importantes para los grandes herbívoros que utilizan habitualmente la marisma.

La riqueza específica de la vegetación herbácea de las Vetas presentes en nuestra zona de estudio puede considerarse baja. Las dicotiledóneas no herbáceas (*Frankenia laevis* y varias especies de quenopodiáceas) contribuyen de una forma muy importante a la biomasa total de la vegetación de las vetas. Entre las plantas herbáceas, las gramíneas perennes (*Aeluropus littoralis* y *Cynodon dactylon*) muestran una contribución elevada y constante, mientras que las gramíneas anuales (*Hordeum marinum* y *Polypogon maritimus*) contribuyen en un grado menor a la biomasa total del pasto. La presencia de otros grupos vegetales es muy escasa, y leguminosas y compuestas apenas se encuentran representadas.

3.1.5. La marisma próxima a La Vera

Esta comunidad ocupa aproximadamente unas 326 ha de la RBD, lo que supone un 55% de la superficie de la zona de estudio. Posee un suelo arcilloso de elevada salinidad, cuyo régimen de inundación está influido directamente por la intensidad y distribución de las precipitaciones. Usualmente se ve sometida a

inundación durante los meses invernales y primaverales, salvo en los años muy secos en los que la duración del período de encharcamiento se ve reducida notablemente. La zona de la marisma más próxima a La Vera es utilizada intensamente por los grandes herbívoros, especialmente tras la desaparición del agua libre.

Al igual que el resto de comunidades descritas, se caracteriza por la ausencia de vegetación leñosa, pero además por un predominio de las ciperáceas (*Scirpus maritimus* y *Eleocharis palustris*) fuera del período de inundación. La representación de las gramíneas es muy escasa y las dicotiledóneas, cuando la marisma está seca, tan sólo se encuentran representadas por *Cressa cretica*, una convolvulácea muy consumida por los grandes herbívoros y cuya contribución a la biomasa total, aunque siempre es escasa, es más importante durante los últimos meses del verano y el otoño.

3.1.6. *El monte blanco de transición a La Vera*

El límite occidental de la zona de estudio está marcado por esta formación vegetal, un matorral xerofítico establecido sobre suelo arenoso y con unas características (profundidad del manto freático y porcentaje de cobertura del suelo por la vegetación leñosa) que lo diferencian claramente de otras formaciones de matorral presentes en Doñana. Aunque no puede considerarse estrictamente como una comunidad perteneciente a La Vera (y de hecho la hemos excluido a la hora de evaluar la capacidad de carga de esta zona para los grandes herbívoros), entre el matorral se desarrolla una comunidad de plantas herbáceas que juega un papel muy importante en la alimentación de los fitófagos, tanto por su proximidad a los pastizales considerados en la zona de estudio como por sus niveles de disponibilidad de biomasa seca. El porcentaje total de suelo cubierto por la vegetación herbácea en el monte blanco de transición es de un 53%.

La comunidad de plantas herbáceas del monte blanco de transición a La Vera fue muestreada con periodicidad mensual a lo largo del año 1989. Por la importancia que pueda poseer esta comunidad como lugar alternativo de alimentación para los ungulados de La Vera, exponemos los resultados de dichos muestreos simultáneamente a los correspondientes al resto de las comunidades. Esta importancia radica en su estrato herbáceo, que no se ve sometido a las inundaciones propias de los pastizales de La Vera y que por tanto se encuentra disponible para los herbívoros durante el invierno y la primavera.

La riqueza específica del pasto asociado al monte blanco es relativamente elevada. El grupo de especies que más contribuye a la biomasa durante todo el período anual es el de las gramíneas anuales (*Anthoxanthum ovatum*, *Chaetopogon fasciculatus*, *Vulpia membranacea*). Las gramíneas perennes (*Cynodon dactylon* y *Panicum repens*) incrementan su representación durante los meses de verano y otoño. Las leguminosas tan sólo contribuyen de una manera apreciable a la biomasa total durante la primavera. Las compuestas (*Anthemis cotula*, *Tolpis barbota*) tienen una representación muy importante a lo largo de todo el año, pero mayor durante la primavera. Otras dicotiledóneas sólo contribuyeron significativamente a la biomasa durante el invierno y los primeros meses primaverales.

3.2. DISPONIBILIDAD DE BIOMASA DE VEGETACIÓN HERBÁCEA

La figura 3.1 contiene las gráficas que reflejan la evolución en la disponibilidad de biomasa seca durante los años 1989 y 1990 en cada una de las comunidades de plantas herbáceas de nuestra zona de estudio. Con fines comparativos mostramos igualmente los datos correspondientes a 1989 para el monte blanco de transición.

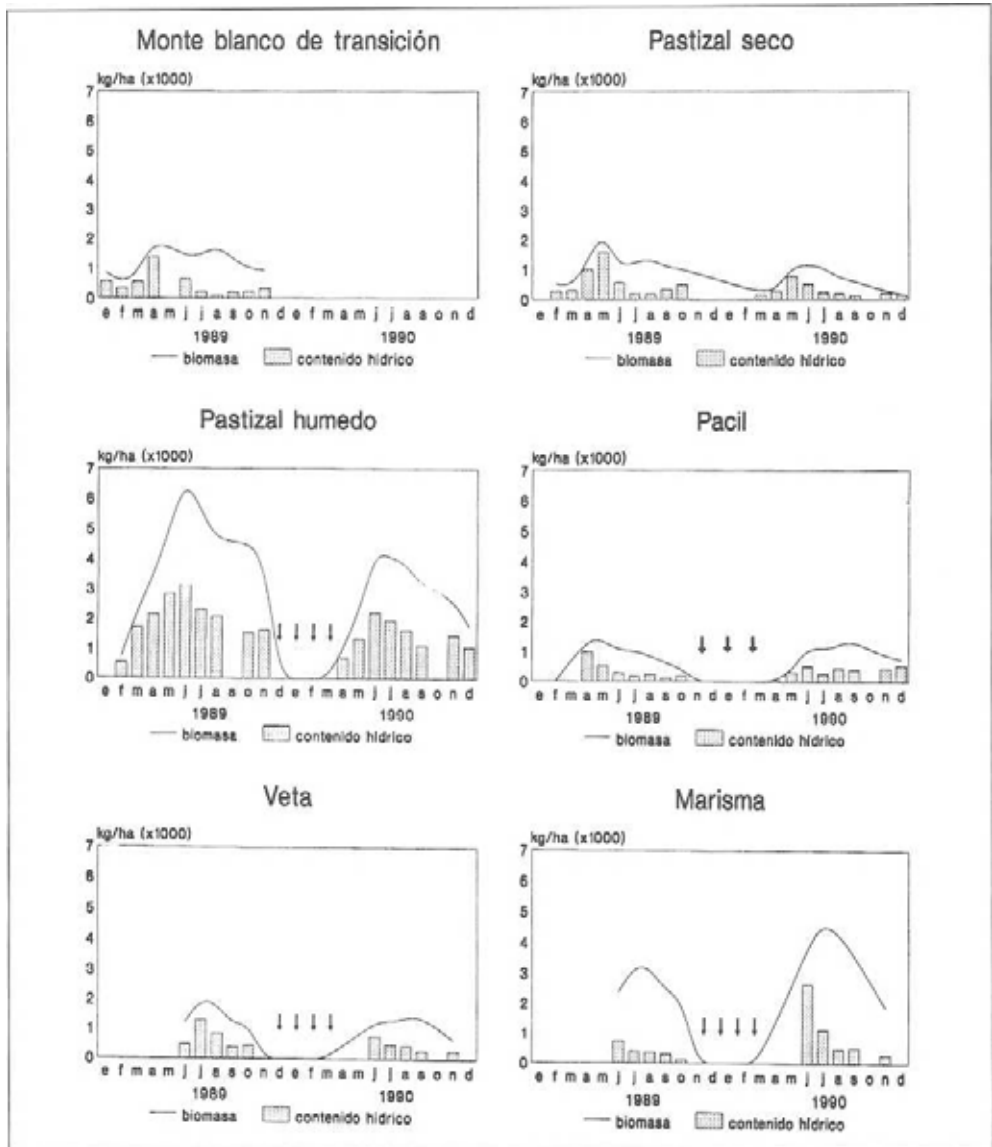


Figura 3.1.

Evolución mensual de la disponibilidad de biomasa de vegetación herbácea y del contenido hídrico del pasto en distintas comunidades vegetales.

Comparando los gráficos se observa la existencia de importantes diferencias entre comunidades en los valores máximos de disponibilidad de biomasa seca por unidad de superficie. El pastizal húmedo y la marisma de castañuela son las dos comunidades con un valor máximo de disponibilidad de biomasa de herbáceas; en ambos casos se alcanzan valores superiores a los 4000 kg/ha durante los picos de máxima disponibilidad. El monte blanco de transición y el pastizal seco alcanzan valores máximos de unos 2000 kg/ha, mientras que las vetas y los paciles muestran valores de máxima disponibilidad de biomasa seca algo inferiores (comprendidos entre 1500 y 2000 kg/ha). También difiere entre comunidades la localización temporal de estos picos de máxima disponibilidad. Los valores máximos se alcanzan durante la primavera en el caso del monte blanco de transición y en el pastizal seco, a principios del verano en los paciles y el pastizal húmedo, y algo más tarde en el caso de la marisma y las vetas. Este hecho no debe sorprendernos si tenemos en cuenta que en las dos primeras comunidades predominan las herbáceas anuales frente a las gramíneas perennes que dominan en las dos segundas. La marisma de castañuela y las vetas parecen encontrarse al margen de esta tendencia debido a la peculiar composición específica de su vegetación.

Los valores máximos de disponibilidad de biomasa de las distintas comunidades de plantas herbáceas de La Vera de Doñana se encuentran dentro del rango de variación descrito para pastizales típicamente mediterráneos (GUTMAN y SELIGMAN_ 1979; SORIGUER, 1981; PUERTO et al., 1990; OSMAN et al. 1991). Sin embargo, el valor correspondiente al pastizal húmedo es de los más altos. Las diferencias tan marcadas entre comunidades en los valores de máxima disponibilidad de biomasa parecen ser debidas en gran parte a las características del substrato. La profundidad del manto freático juega un papel importante a la hora de marcar diferencias en la disponibilidad de biomasa (es mayor en suelos húmedos), pero por otro lado la textura del suelo, que determina su capacidad de retención de agua y nutrientes, también influye; la biomasa de herbáceas es mayor en un suelo con importante contenido en arcilla y materia orgánica como el del pastizal húmedo.

Hemos detectado una acusada diferencia entre ambos años estudiados en los valores de máxima disponibilidad de biomasa para una misma comunidad. Tanto en el pastizal seco como en el pastizal húmedo y en las vetas, el máximo valor mensual de disponibilidad de pasto fue considerablemente menor en 1990. Tan sólo la marisma mostró en 1990 un valor máximo de disponibilidad de biomasa seca superior al observado en 1989, mientras que los paciles alcanzaron valores máximos de biomasa similares en ambos años. Si bien no disponemos de datos de evolución mensual para el monte blanco de transición en 1990, esta comunidad fue muestreada en el momento de máximo nivel de abundancia del pasto. En este caso encontramos igualmente diferencias marcadas entre 1989 y 1990, correspondiendo un valor muy inferior a este último año.

La variabilidad interanual se refleja no sólo en los valores máximos, sino también en el patrón mensual de evolución de la disponibilidad de biomasa. Tanto en las vetas como en los paciles, los picos de máxima disponibilidad se desplazan en 1990, y con respecto al año anterior, hacia los meses últimos del verano, detectándose un incremento continuado en la disponibilidad de materia vegetal desde el inicio del estadio de crecimiento vegetativo hasta el mes de septiembre. El pastizal seco, el pastizal húmedo y la marisma muestran patrones similares para ambos años,

aunque como ya se ha señalado, con marcadas diferencias interanuales en los valores máximos de biomasa.

La disimilaridad interanual observada tanto en los valores máximos como en los patrones mensuales parece tener su origen en diferencias en la magnitud de las precipitaciones otoñales e invernales. El efecto de la distribución y abundancia de las lluvias sobre la composición florística y la biomasa de la vegetación herbácea es bien conocido (COE et al., 1976; ROBERTSON, 1988; GEORGE et al., 1989; PECO, 1989). El periodo otoñal e invernal comprendido entre 1989 y 1990 fue mucho más húmedo que el correspondiente a 1988-89. De hecho, a finales del otoño de 1989 unas precipitaciones intensas ocasionaron la inundación de prácticamente todas las comunidades vegetales de La Vera. En algunos casos el periodo de encharcamiento se prolongó hasta entrada la primavera. Especialmente afectados por las inundaciones se vieron el pastizal húmedo, los paciles y las vetas, que de forma inusual permanecieron sumergidos durante un amplio periodo de tiempo (en la figura 3.1 se representa el periodo de encharcamiento de cada comunidad mediante flechas). Por tanto, más que la disponibilidad de agua en el suelo para las plantas como efecto de la precipitación, parece haber sido la intensidad y duración de las inundaciones las responsables de la importante variabilidad interanual detectada en los patrones de evolución de biomasa seca y en los valores de máxima disponibilidad.

Las inundaciones han sido causa directa de que algunas comunidades mostraran durante meses un valor cero de disponibilidad de biomasa para los grandes herbívoros. Durante los periodos de encharcamiento la biomasa vegetal sumergida es inaccesible para la mayoría de los grandes herbívoros de Doñana, y posiblemente pierda rápidamente su calidad nutricional como consecuencia de su muerte y descomposición. En estas condiciones los ungulados se ven forzados a utilizar los recursos tróficos que ofrecen otras comunidades vegetales distintas a las de La Vera, fundamentalmente las formaciones del matorral. Durante los meses de noviembre y diciembre de 1990 la escasez de precipitaciones provocó que comunidades como la marisma y los paciles permanecieran inusualmente emergidas y que las vetas y el pastizal húmedo no sufrieran los encharcamientos que caracterizaron el mismo periodo del año precedente. Como consecuencia, la disponibilidad total de biomasa para los grandes herbívoros en La Vera fue muy superior en el otoño de 1990 a la del otoño de 1989.

Podemos concluir que en La Vera de Doñana la variabilidad espacial y temporal en la disponibilidad de biomasa es muy acusada. Entre los meses de noviembre y enero, y especialmente en años húmedos, la disponibilidad del pasto para los grandes herbívoros alcanza su valor mínimo, ya sea por la escasa altura de los pastos recién producidos o por que una parte importante de los pastizales se encuentren anegados (usualmente la marisma, los paciles y las vetas y ocasionalmente el pastizal húmedo). Entre febrero y julio la oferta de biomasa se incrementa y se hace máxima, encontrándose el forraje ampliamente distribuido por La Vera. A partir de agosto la oferta de pasto es ya considerablemente menor en la mayoría de las comunidades muestreadas en este estudio. Como veremos más adelante, esta variabilidad temporal y espacial en la disponibilidad del pasto, unida a una variabilidad paralela en su calidad trófica, es directamente responsable de variaciones estacionales en el patrón de uso de las comunidades vegetales de La Vera por parte de los grandes herbívoros de Doñana.

3.3. ESTADO DEL ESTRATO HERBÁCEO

Hemos utilizado cinco índices distintos para describir el estado o condición de los pastizales. Estos índices reflejan aspectos tales como el contenido hídrico de la vegetación herbácea, el porcentaje de suelo cubierto por el pasto, la altura de la vegetación, el porcentaje en peso de las herbáceas no gramíneas y a la proporción de gramíneas muertas en relación a la biomasa total de las gramíneas. Todos ellos suponen de alguna manera una estima del grado de palatabilidad y apetencia de la vegetación herbácea para los grandes herbívoros, pero además se puede deducir del análisis de su evolución mensual la magnitud del impacto de estos últimos sobre los pastizales. Las gráficas comprendidas entre las figuras 3.2 y 3.5 muestran la evolución mensual de dichos índices en cada año y en cada comunidad. Tres de los índices, la altura máxima alcanzada por una gramínea viva, la proporción de herbáceas no gramíneas y la proporción de gramíneas secas, no se han representado en el caso de la marisma por la escasa o nula representación de plantas de este grupo taxonómico en dicha comunidad. En otras ocasiones, no fue posible estimar el valor de los índices por la inundación de los pastizales; este hecho lo hemos reflejado en las figuras correspondientes mediante flechas verticales que delimitan el período de encharcamiento.

3.3.1. *Contenido hídrico*

El contenido hídrico del pasto puede ser considerado como un índice indirecto del grado de palatabilidad de la vegetación herbácea para los grandes herbívoros. Una elevada proporción de agua en los tejidos de las plantas tan sólo se mantiene durante el período de crecimiento vegetativo, encontrándose asociada por tanto a unos elevados índices de digestibilidad y contenido proteínico. Tras la floración de la vegetación anual, la proporción de compuestos estructurales en los tejidos se incrementa con respecto a la de contenido celular; los tejidos foliares terminan por morir, pierden gran parte de su contenido en agua y su grado de palatabilidad para los fitófagos se deteriora considerablemente.

En la figura 3.6 está representada la evolución mensual del contenido hídrico de la vegetación herbácea de forma conjunta para todas las comunidades, expresados como porcentaje del peso de la biomasa fresca que corresponde al agua.

En cada comunidad, la tendencia seguida por la evolución mensual del contenido hídrico en cada año de muestreo es muy similar, exceptuando el caso de las vetas, en las que detectamos pequeñas diferencias interanuales. Por su parte, la vegetación de la marisma mostró en el mes de junio de 1989 un contenido hídrico muy inferior al del mismo mes de 1990. Esto parece ser consecuencia de la prolongación durante este último año del período de inundación primaveral, lo que permitió la existencia de pasto verde hasta más entrado el verano. El pastizal húmedo mostró durante los meses del verano un contenido de agua en las muestras de vegetación muy superior al de las otras comunidades, causado posiblemente por un mayor grado de humedad en el suelo y por el predominio de las gramíneas perennes, especies capaces de prolongar durante el estío su período de crecimiento vegetativo.

Los patrones de evolución mensual del contenido hídrico están reflejando claramente la duración del período de crecimiento vegetativo del pasto y el efecto de

la sequía estival. Las precipitaciones más acusadas del año 1990 provocaron un desplazamiento hacia el verano del punto de inflexión de las curvas de evolución del contenido hídrico (localizado en mayo para la mayoría de las comunidades en 1989, y en junio en 1990). En ambos años se observó un ligero incremento del contenido hídrico del pasto en septiembre (especialmente en el pastizal seco y los paciles), lo que puede explicarse como consecuencia de un aumento en la contribución relativa de las gramíneas perennes a la biomasa total. En el pastizal húmedo y en la marisma este efecto no se apreció debido, en el primer caso, al predominio casi absoluto de las gramíneas perennes, y en el segundo, a la total ausencia de especies de este grupo. A partir de noviembre observamos una recuperación en el nivel del contenido hídrico de la vegetación herbácea como consecuencia del inicio de un nuevo período de crecimiento vegetativo tras las primeras precipitaciones (cuando éstas no provocan el anegamiento de los pastizales tal y como ocurrió en 1989).

Del análisis de los datos correspondientes a la evolución del contenido hídrico se puede inferir que los pastizales caracterizados por el predominio de las gramíneas anuales (el pastizal seco y los paciles) muestran durante la primavera unos índices de palatabilidad superiores a los de pastizales de gramíneas perennes (como es el caso del pastizal húmedo). Durante el verano la tendencia se invierte y este último pastizal mantiene unos niveles de contenido hídrico más altos, lo que da lugar a que su palatabilidad para los grandes herbívoros, al menos en lo que se refiere a este aspecto, sea superior a la de cualquier otra comunidad de La Vera.

3.3.2. Cobertura del suelo por la vegetación herbácea

Los resultados de la medición de la cobertura del suelo por el pasto pueden considerarse como una estima indirecta de la densidad de la vegetación herbácea. Es por tanto una variable que está relacionada en gran medida (junto con la altura del césped) con la capacidad que pueda tener un herbívoro de gran tamaño para alcanzar una tasa mínima de ingestión de biomasa (VAN DYNE et al, 1980). La figura 3.2 muestra, para ambos años de estudio, la evolución mensual del índice de cobertura basal de vegetación herbácea en cada una de las comunidades estudiadas.

En el caso del pastizal húmedo, donde la mayor parte del suelo está cubierta por la gramínea perenne de crecimiento rastrero *Cynodon dactylon*, el índice de cobertura alcanza un valor elevado y prácticamente constante durante todo el año mientras el pastizal no se encuentre anegado. En otras comunidades la cobertura del suelo por el pasto es sensiblemente menor, abundando los pequeños claros en el césped y el suelo cubierto por la materia muerta acumulada. Los índices de cobertura más bajos corresponden en todos los casos a los meses otoñales y del invierno si exceptuarnos el caso del pastizal húmedo. Esta comunidad nuevamente marca diferencias con un elevado grado de cobertura del suelo en otoño, debido a la mayor capacidad de resistencia al estrés hídrico típico de las gramíneas perennes.

La variación interanual de este índice es pequeña en todas las comunidades estudiadas. En cuanto a su evolución mensual el pastizal seco es la comunidad

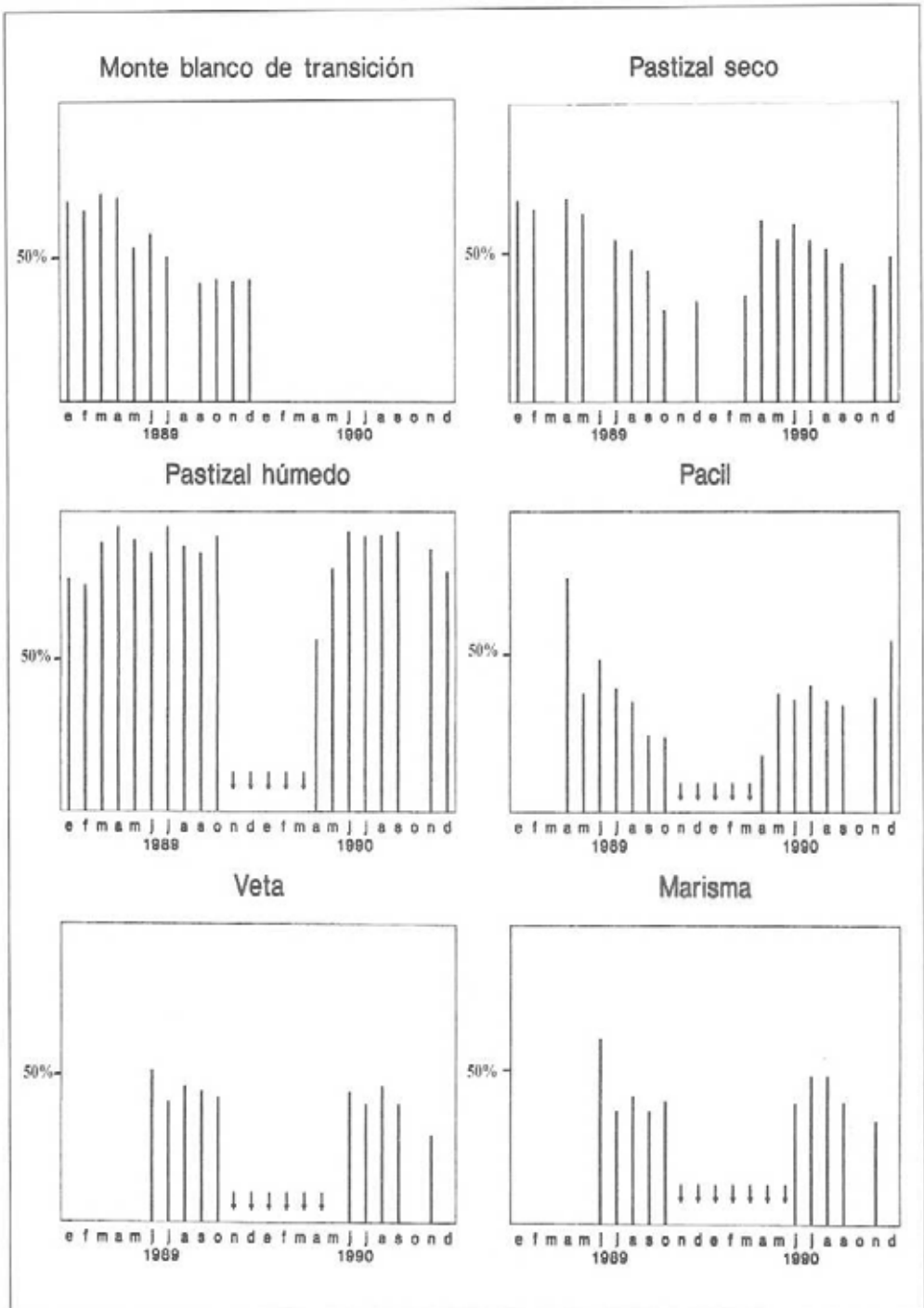


Figura 3.2
Evolución mensual del índice de cobertura del suelo por la vegetación herbácea.

que muestra un descenso más acusado a medida que avanza el ciclo anual, posiblemente como efecto del consumo y pisoteo del pasto por los grandes herbívoros. El mismo efecto lo observamos en 1989 en los paciles y en el monte blanco de transición, aunque de forma menos acusada. En el pastizal húmedo la variación mensual es pequeña y es debida, más que al efecto del pastoreo, a las repercusiones de las inundaciones en años muy húmedos (con la consiguiente muerte por encharcamiento de parte de la vegetación) y al período de letargo invernal característico de algunas gramíneas perennes (asociado a una reducción en la disponibilidad de biomasa en el contenido hídrico y en el grado de cobertura del suelo por el pasto).

Si no consideramos la influencia de la altura del pasto (que como sabemos es importante) el pastizal húmedo es, por su elevado índice de cobertura, la comunidad vegetal que garantiza una mayor tasa de consumo de biomasa a un herbívoro de gran tamaño. También se trata de la comunidad que acusa en menor medida el efecto del pastoreo sobre la cobertura del pasto. El resto de las comunidades, pero especialmente el pastizal seco y el pacil, ven reducida notablemente la densidad de su vegetación herbácea como consecuencia de la presión ganadera. A medida que avanza el ciclo anual dichos efectos se hacen más evidentes, lo que provoca una disminución en el grado de apetencia de los herbívoros por estos pastizales que ya no pueden garantizar unas tasas de consumo tan elevadas como en la primavera.

3.3.3. *Altura máxima alcanzada por una gramínea viva*

El grupo taxonómico mejor representado en la dieta de los grandes herbívoros de Doñana es el de las gramíneas. Estas plantas son consumidas fundamentalmente cuando están vivas, por lo que una medida de la altura máxima que alcanzan es una estima aproximada de la altura máxima de la porción del césped realmente utilizada por los grandes herbívoros. Por otro lado es posible determinar una altura mínima que marca el límite por debajo del cual los herbívoros de gran tamaño, pero especialmente los rumiantes, difícilmente pueden aprovechar el estrato herbáceo. Esta altura mínima, diferente para cada especie de herbívoro, viene determinada en gran parte por el tamaño corporal y las dimensiones de su boca y, por tanto, por su capacidad de manipulación del alimento (ILLIUS y GORDON, 1988). La altura máxima alcanzada por una gramínea viva puede considerarse entonces como una medida indirecta de la disponibilidad del pasto para distintas especies de herbívoros, muy relacionada al igual que el índice de cobertura, con la tasa de ingestión de alimento (FORBES, 1988).

Los valores más elevados de este índice corresponden al monte blanco de transición y al pastizal seco (figura 3.3), dos comunidades caracterizadas por el predominio de las gramíneas anuales de rápido desarrollo vertical. En ambos casos hemos detectado un gran incremento en el valor medio desde el inicio del período de crecimiento vegetativo hasta el mes de mayo. Una acusada disminución en la altura desde este momento y hasta los meses invernales está asociada a la muerte y/o al consumo de una gran parte de la biomasa de las gramíneas anuales. La misma tendencia la hemos detectado en el pastizal húmedo, pero en esta comunidad la dismi-

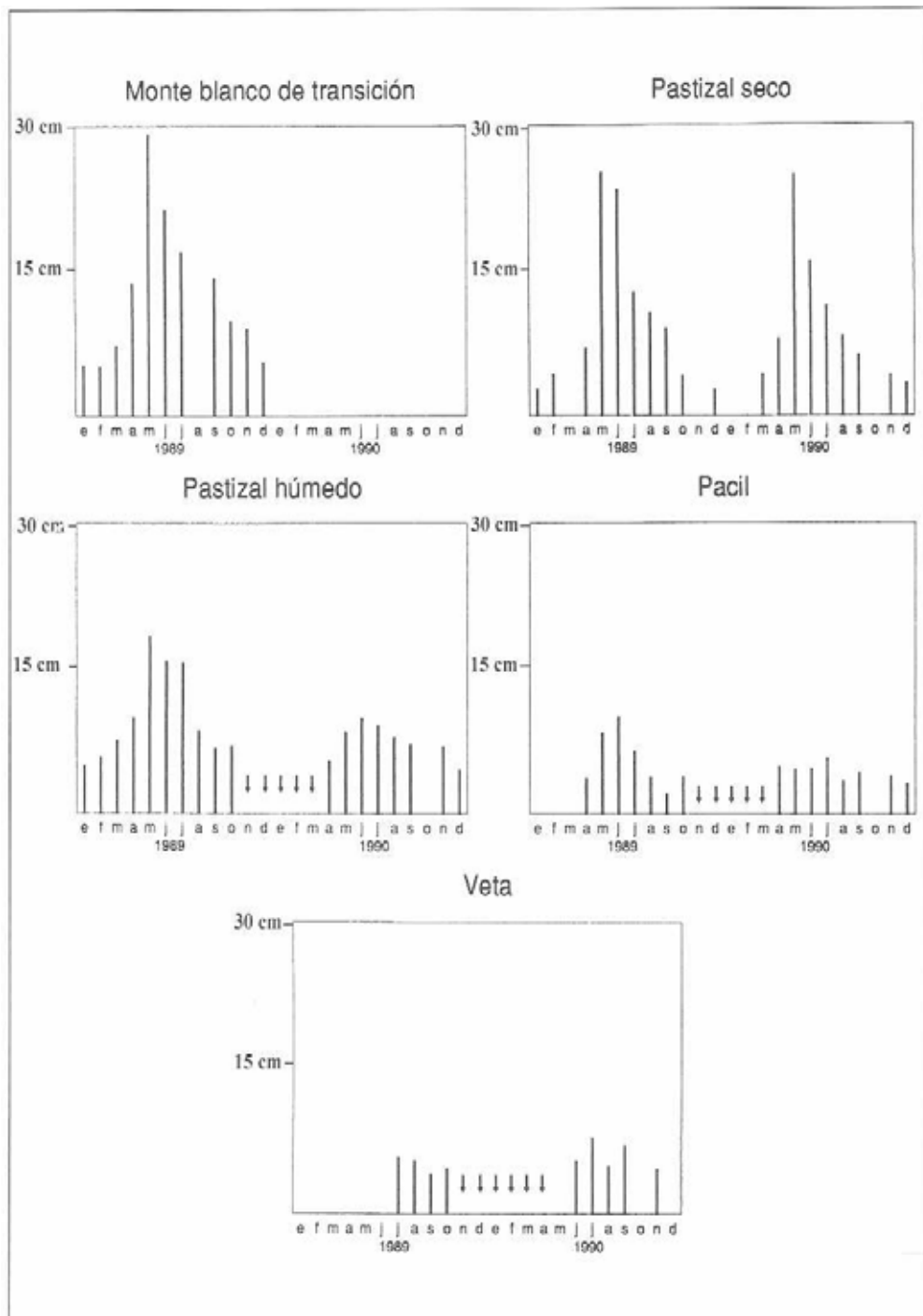


Figura 3.3
Evolución mensual de la altura máxima alcanzada por las gramíneas vivas.

nución en la altura máxima de las gramíneas vivas está más determinada por la presión de pastoreo que por otros factores. Aunque la tendencia es la misma, el valor máximo de altura en el pastizal húmedo es, sin embargo, muy inferior al de las dos comunidades anteriores y se alcanza durante los meses de inicio de] verano (junio y julio). Las diferencias interanuales son escasas en el caso del pastizal seco y sin embargo muy acusadas en cuanto al valor máximo alcanzado por este índice en los casos del pastizal húmedo, los paciles y las vetas. Estas tres últimas comunidades fueron las más afectadas por las inundaciones que tuvieron lugar durante el otoño de 1989 y el invierno de 1990.

El pastizal húmedo es la comunidad que muestra unos valores más constantes de este índice y el pacil y la veta las que experimentan una mayor reducción en el mismo a o largo del ciclo anual. Todas las comunidades estudiadas, salvo la marisma y quizás el pastizal húmedo, alcanzan durante el otoño y el invierno una altura del césped que puede comprometer seriamente las tasas de ingestión de biomasa por los grandes herbívoros. Las especies que deben verse más afectadas son los caballos y las vacas, por su mayor tamaño corporal. Los ciervos y, sobre todo, los gamos deben mostrar una mayor tolerancia con respecto a la altura mínima alcanzada por el pasto durante estos meses.

3.3.4. *Contribución de las herbáceas no gramíneas a la biomasa total*

En la figura 3.4 hemos representado la contribución de las herbáceas no gramíneas a la biomasa total del pasto en todas las comunidades salvo la marisma, en la que la presencia de las gramíneas es muy escasa. Se puede considerar que los valores de este índice están indirectamente relacionados con el grado de apatencia de un pastizal para los grandes herbívoros ya que la mayoría de las herbáceas no gramíneas suele ser evitada en sus dietas. Así, si exceptuamos a las leguminosas y a algunas ciperáceas, los grandes herbívoros se ven favorecidos en general por una escasa contribución de las herbáceas no gramíneas a la biomasa total del pasto.

La veta es la comunidad que tiene un valor de este índice más alto a lo largo de todo el ciclo anual, y el pastizal húmedo, por el contrario, la que muestra unos valores más bajos. En general los valores son bajos para todas las comunidades y fluctúan de una forma marcadamente estacional. Los máximos se alcanzan durante los meses invernales y en la primavera, con una disminución a partir del verano debido sobre todo a la mayor capacidad de persistencia de las gramíneas durante los meses de sequía. En las dicotiledóneas la proporción de componentes estructurales es muy inferior, por lo que la vegetación muerta permanece menos tiempo en pie antes de acumularse en el suelo y descomponerse.

Las variaciones interanuales que hemos podido observar son poco importantes, aunque más marcadas en el caso del pastizal húmedo. En esta comunidad apenas se desarrollaron durante 1990 las dicotiledóneas y las monocotiledóneas, no gramíneas. La causa de esta variabilidad interanual puede radicar nuevamente en el hecho de que la composición específica se viera afectada por la larga duración del período de encharcamiento.

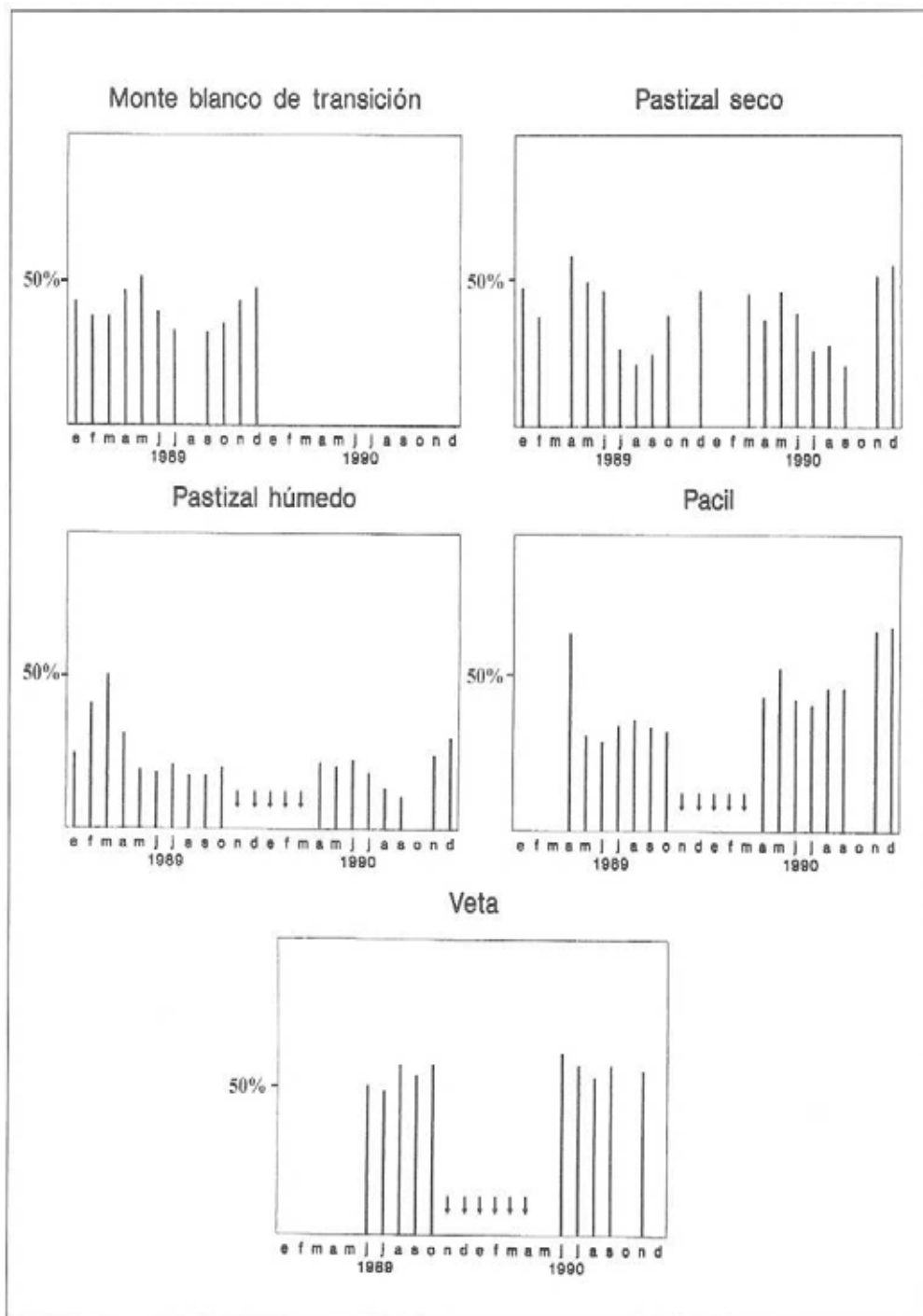


Figura 3.4

Evolución mensual del índice de contribución a la biomasa total de las herbáceas no gramíneas.

3.3.5. Proporción de gramíneas secas

La contribución relativa de las gramíneas muertas o secas a la biomasa total de las gramíneas es un índice que, nuevamente, mide de forma indirecta la calidad trófica de un pastizal para los grandes herbívoros. Como ya hemos señalado repetidas veces, el de las gramíneas es el grupo de plantas herbáceas mejor representado en la dieta de los grandes fitófagos de Doñana. Durante el período de crecimiento vegetativo su calidad nutricional es más que aceptable gracias a su elevado contenido proteico. En las gramíneas secas o que empiezan a secarse, sin embargo, la proporción de proteína frente a la de fibra total no digestible es muy inferior (SKARPE y BERBSTROM. 1986; ANGELL et al. 1990). Por tanto, un pastizal presentaría un mayor grado de palatabilidad y valor nutricional para grandes fitófagos cuanto menor fuera la proporción de gramíneas secas. En esta última situación encontraríamos el contenido en proteína total más homogéneamente repartida entre las plantas del césped, lo que permitiría un menor grado de selectividad en la dieta de los grandes herbívoros para mantener unas tasas mínimas de ingestión de proteína y fibra digestible.

La evolución mensual de este índice presenta patrones muy similares en las comunidades con una importante representación de gramíneas (figura 3.5). Los valores mínimos corresponden a la primavera, aumentando luego rápidamente hasta alcanzar el máximo durante los meses de verano y otoño. En el monte blanco de transición, en el pastizal seco y en la veta los meses estivales y otoñales se caracterizan por un predominio casi absoluto de las gramíneas ya muertas. Por el contrario en los paciles y especialmente en el pastizal húmedo, y debido a la mayor contribución relativa a la biomasa total de las gramíneas perennes, es más alta la proporción de gramíneas que permanecen verdes durante los meses de verano.

3.4. CONTENIDO PROTEÍNICICO

En la figura 3.7 queda recogida la evolución mensual del contenido proteínico de la vegetación herbácea (CP) expresado como el porcentaje del peso de la biomasa seca correspondiente a las proteínas. Observamos una marcada fluctuación estacional así como una importante variabilidad entre comunidades. Sin embargo, las diferencias entre años en el valor de este índice son mínimas.

El pastizal húmedo y los paciles mostraron valores de disponibilidad de proteína por unidad de biomasa muy elevados. En estas dos comunidades el contenido proteínico fue durante todo el año igual o muy superior al 6 %: por debajo de este valor se puede considerar que un pastizal presenta un escaso valor nutricional para grandes herbívoros (VAN DYNE et al. 1980). Los elevados contenidos proteínicos durante el verano guardan relación con la elevada productividad de las gramíneas perennes que dominan ambas comunidades (*Aeluropus litoralis* en los paciles y *Cynodon dactylon* en el pastizal húmedo). La vegetación de la marisma muestra valores comprendidos entre un 5% y un 6% durante todo el periodo de sequía, pero las estimas correspondientes al mes de junio sugieren que el valor medio del contenido proteínico de la vegetación de esta comunidad debe ser muy superior durante el período de inundación. Durante el verano observamos en el resto de comunidades, debido a la

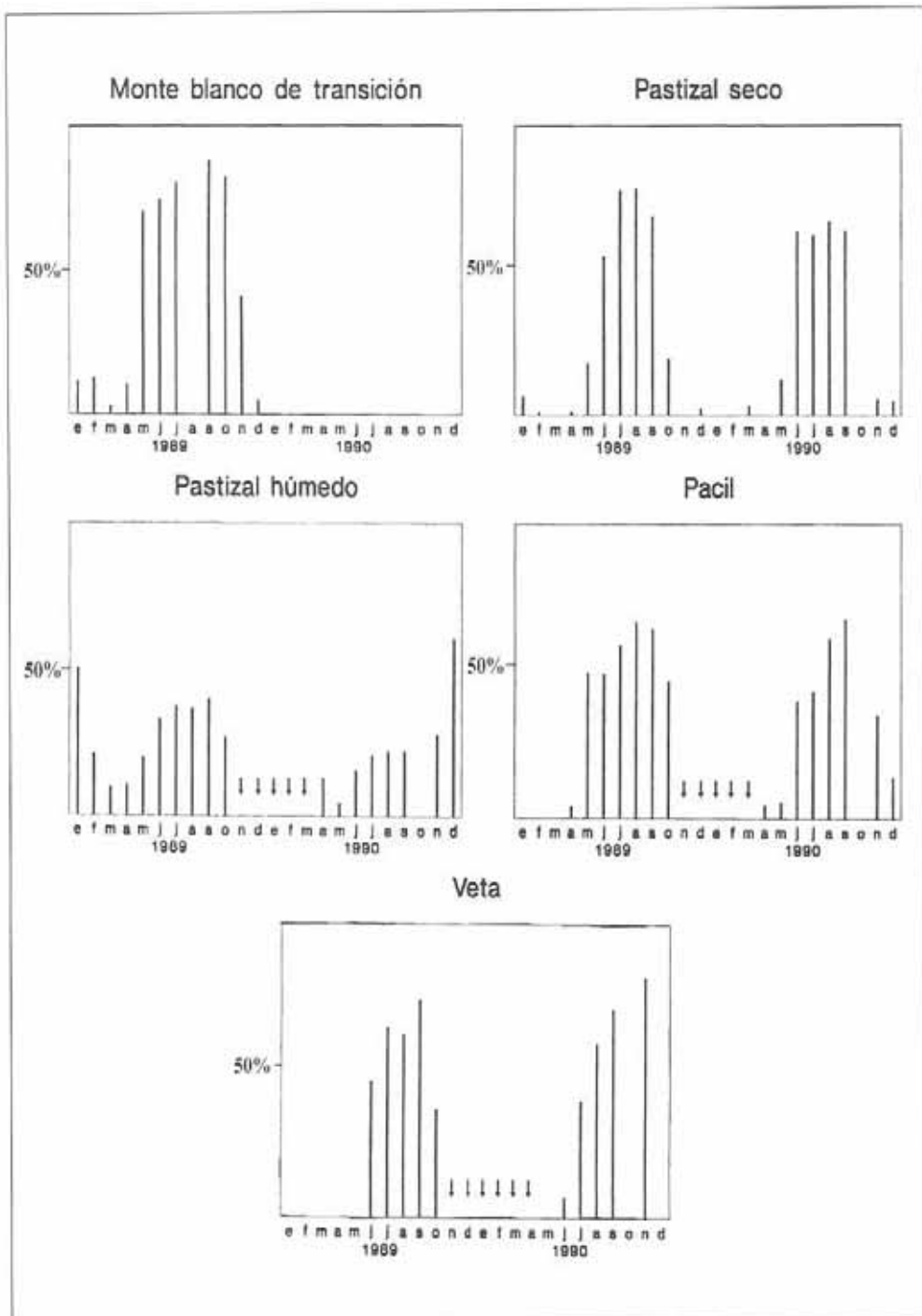
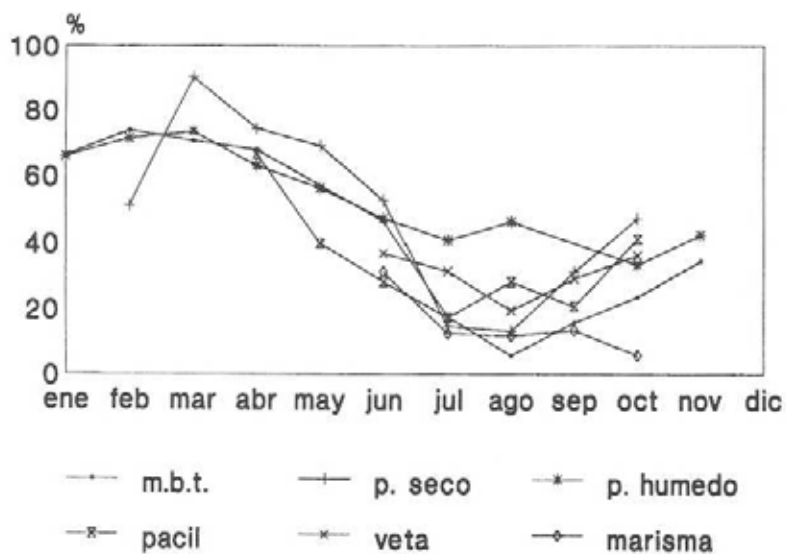


Figura 3.5

Evolución mensual de la contribución relativa a la biomasa de las gramíneas muertas o secas.

1989



1990

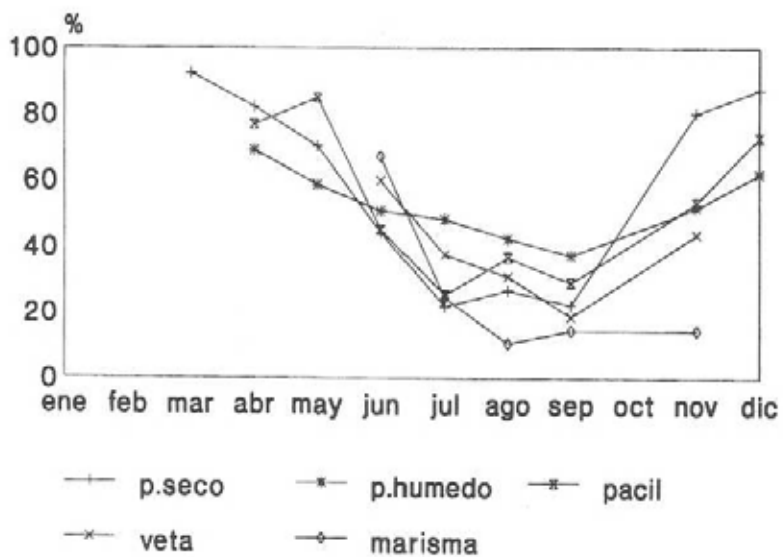


Figura 3.6

Evolución mensual del contenido hídrico de la vegetación herbácea (agua como porcentaje del peso de la biomasa seca).

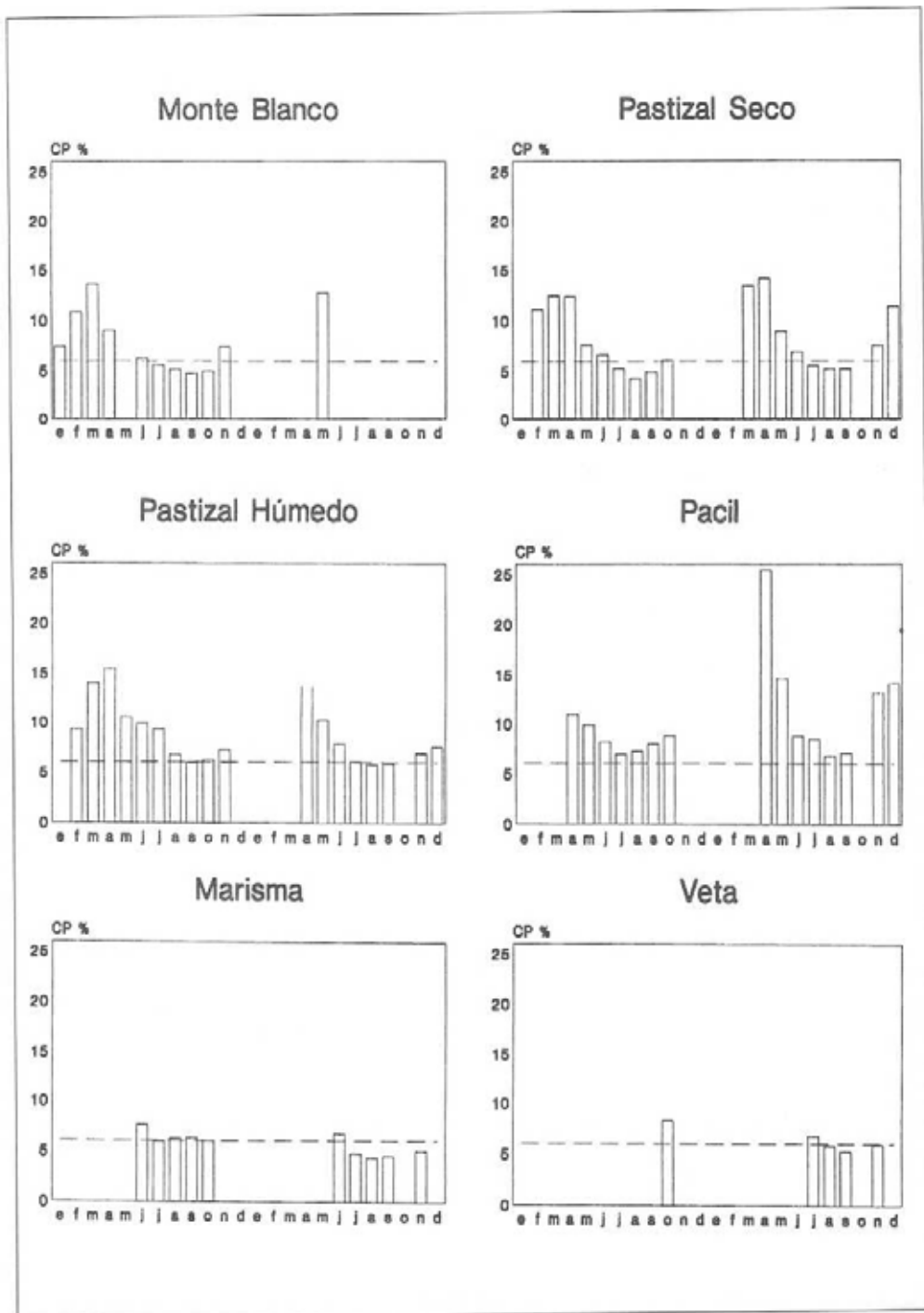


Figura 3.7
Evolución mensual del contenido proteínico de la vegetación herbácea.

mayor contribución relativa de las gramíneas anuales a la biomasa total del césped. una importante disminución en el valor medio del contenido proteínico de la vegetación (por debajo del 6%) tras la espigación y muerte de una gran parte de las plantas.

Las variaciones interanuales en el valor de contenido proteínico son de pequeña magnitud. tanto en lo que se refiere al patrón mensual como a sus valores máximos. si se exceptúa el caso de los paciles. Esta comunidad se vio seriamente afectada por las inundaciones del invierno 1989-1990 que provocaron importantes diferencias en la composición específica del pasto entre las primaveras de ambos años. Estas diferencias en lo que se refiere a las especies dominantes del césped fueron en gran medida las responsables de las desigualdades detectadas entre años en el contenido proteínico de la vegetación herbácea de los meses de abril y mayo.

3.5. CONTENIDO ENERGÉTICO

La tabla 3.1 muestra los valores medios del contenido energético bruto de la vegetación herbácea en los ocho períodos estacionales abarcados por este estudio. obtenidos a partir de la calcinación de muestras correspondientes a todas las comunidades. Los valores en conjunto son muy similares y de hecho, no detectamos ninguna variación espacial o estacional lo suficientemente significativa como para ser considerada en este estudio. Al ser el contenido energético bruto de la vegetación herbácea un parámetro muy poco variable tanto en el espacio como en el tiempo, hemos optado por considerarlo constante a lo largo de las estaciones y entre comunidades diferentes, y así hemos asignado a cada gramo de materia seca un valor energético de 4300 cal (estimado como la media de todos los valores obtenidos). Sin embargo las variaciones interespecíficas y estacionales en el contenido energético de otros estratos de la vegetación pueden llegar a ser muy acusadas. En el caso de las plantas leñosas es debido tanto a variaciones en la composición de tejidos provocadas por procesos como el crecimiento o la reproducción como a fenómenos estacionales de translocación de nutrientes entre distintos órganos de la misma planta.

1989	PS	PH	PA	MA	VE	MB
Feb-abr	4351	4420	4254			4490
Mayo-jul	4352	4414	4378	4321		
Ago-oct	4167	4332	4430	4393		4205
Nov-ene	4374					4336
1990	PS	PH	PA	MA	VE	MB
Feb-abr	—	4419				
Mayo-jul	4319	4371	4334			4428
Ago-oct	4255	4365	4120	4222	4276	
Nov-ene	4441	4442	4458		4459	

TABLA 3.1. Valor medio del contenido energético bruto de la vegetación herbácea (expresado como kcal por kg de materia seca), estimado para cada comunidad vegetal en distintos períodos del año (PS: pastizal seco; PH: pastizal húmedo; PA: pacil; MA: marisma; VE: veta; MB: monte blanco de transición).

3.6. PRODUCCIÓN ANUAL DE VEGETACIÓN **HERBÁCEA**

La figura 3.8 muestra la producción de vegetación herbácea correspondiente al año 1990 (medida como kg de biomasa seca/Ha de pastizal). estimada para cada comunidad en ausencia de pastoreo por grandes herbívoros. Los valores están comprendidos entre los 2300 kg/ha del pastizal seco y los 6000 kg/ha de la marisma próxima a La Vera. Tras esta última comunidad el pastizal húmedo aparece como la más productiva. alcanzando una producción de hasta 5300 kg de biomasa seca por hectárea. Las vetas y el monte blanco de transición muestran valores intermedios de producción de materia vegetal en ausencia de pastoreo por grandes herbívoros (4000 y 3740 kg/ha. respectivamente), mientras que los paciles producen una cantidad de pasto tan sólo ligeramente superior a la del pastizal seco (2800 kg/ha). En el caso de las comunidades en las que el pastizal no ocupa el 100

del suelo, los valores reales de producción de pasto por hectárea de superficie ocupada se ven reducidos considerablemente con respecto a los reflejados en la figura 3.8. Este es el caso del monte blanco de transición y del pastizal húmedo. En ambas comunidades la producción de biomasa seca de plantas herbáceas por unidad de superficie se ve limitada respectivamente a 1970 kg y 2340 kg/ha de representación de la comunidad, debido al importante grado de cobertura del suelo por la vegetación leñosa en el monte blanco (47%) y por los juncales en el pastizal húmedo (66%).

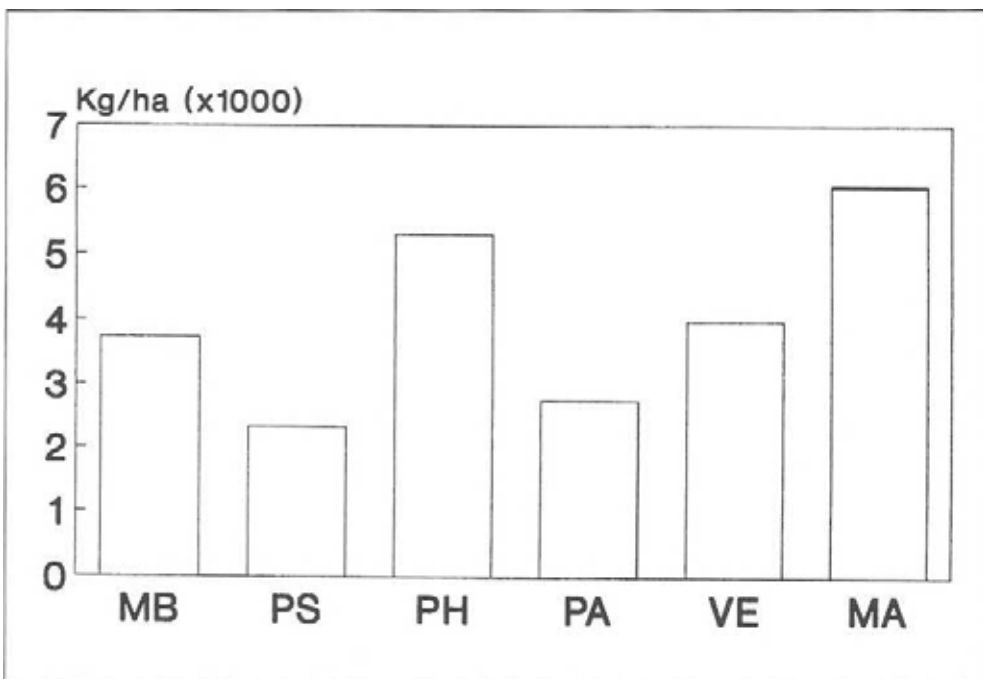


Figura 3.8

Producción media anual de la vegetación herbácea por hectárea de pastizal.

Durante 1990 la producción de materia herbácea potencialmente utilizable por los grandes herbívoros de La Vera de Doñana fue de 205000 kg en el pastizal seco, 295000 kg en el pastizal húmedo, 124000 kg en los paciles, inferior a 20000 kg en las vetas y del orden de 1950000 kg en la marisma de castañuela comprendida dentro de la zona de estudio. Esto supone una producción total de 623000 kg de materia herbácea seca por año si consideramos exclusivamente los pastizales de La Vera propiamente dichos, es decir, el pastizal seco, el pastizal húmedo y los paciles. Considerando igualmente la marisma y las vetas más adyacentes a La Vera de la Reserva Biológica la producción total de materia vegetal herbácea en 1990 estuvo en torno a los 2500000 kg de biomasa seca. El monte blanco de transición es una fuente adicional de materia vegetal para los grandes herbívoros de La Vera cuya producción anual no hemos considerado en este cómputo.

Aun cuando únicamente dispongamos de datos de producción correspondientes a un año y a la vista de las importantes fluctuaciones interanuales observadas en la disponibilidad de biomasa, podernos predecir una gran variabilidad interanual en producción primaria como consecuencia de diversos factores ambientales. Grandes fluctuaciones en esta variable como efecto de la variación de la fecha de inicio de las precipitaciones otoñales, de variaciones en la intensidad de las lluvias y de la existencia o no de periodos de encharcamiento han sido descritas tanto para pastizales mediterráneos como para pastos de otras latitudes (CHANETON et al., 1988; SELIGMAN y VAN KEULEN, 1989; GUTMAN et al., 1990).

3.7. REDUCCIÓN EN LA DISPONIBILIDAD DE BIOMASA POR EFECTO DEL PASTOREO

En la figura 3.9 mostramos el efecto que ejerce el pastoreo por grandes herbívoros sobre la disponibilidad de biomasa, seca de plantas herbáceas. Dicho efecto lo hemos expresado en forma de porcentaje de reducción en la cantidad de biomasa que se encontraría disponible en ausencia de pastoreo por grandes herbívoros, y lo hemos calculado al inicio del otoño (cuando ya ha finalizado el período de crecimiento vegetativo de prácticamente la totalidad de la vegetación herbácea) a partir de la diferencia en biomasa entre el interior y el exterior de los cercados de exclusión. Los cercados fueron construidos a finales de 1989, por lo que sólo disponemos de datos para 1990.

La mayor reducción en la disponibilidad de biomasa la hemos detectado en los paciles (75%). A esta comunidad le siguen el monte blanco de transición (con un 65% de reducción), las vetas (60%) y el pastizal seco (55%). En el pastizal húmedo (35%) y especialmente en la marisma (24%) el efecto es mucho menos acusado. La disminución de biomasa en la marisma como consecuencia del pastoreo apenas supone una cuarta parte de la biomasa total producida en ausencia de grandes herbívoros, lo que parece ser debido tanto a los elevados valores de disponibilidad y productividad de esta comunidad como al escaso valor trófico que tiene para los ungulados la parte aérea de *Scirpus maritimus* (dominante en la marisma) cuando esta se encuentra ya seca. Como consecuencia la presión de pastoreo en esta comunidad, al menos en nuestra zona de estudio, no es tan intensa como la sufrida por el resto. No obstante, la marisma próxima a La Vera experimenta un incremento en su utilización por los grandes herbívoros de Doñana

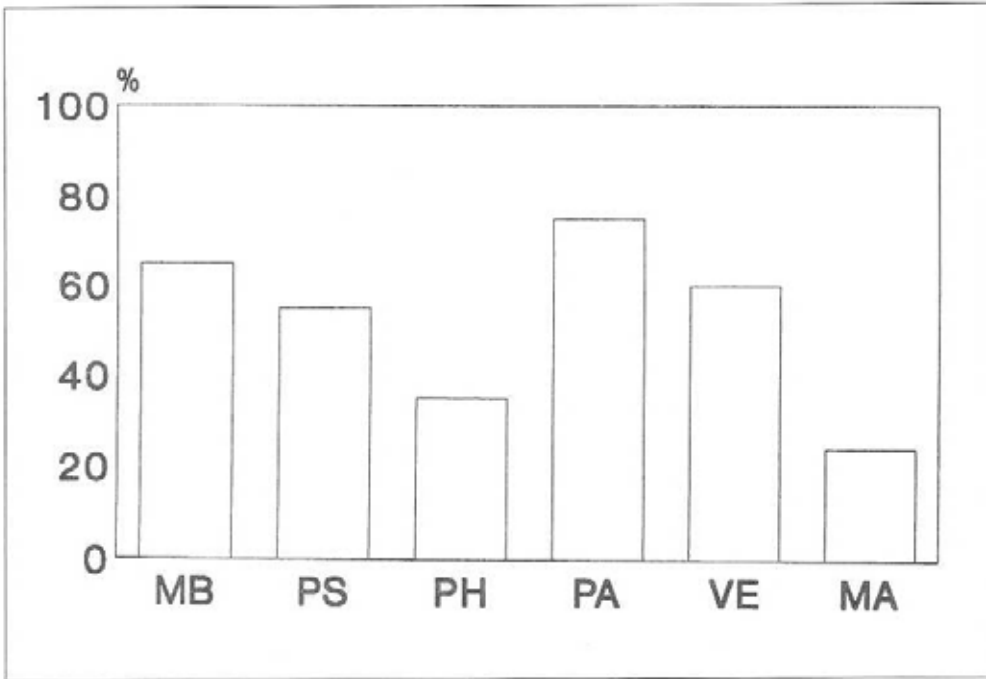


Figura 3.9

Reducción de la disponibilidad de biomasa por los grandes herbívoros. Septiembre de 1990.

durante los meses otoñales previos a la inundación, ya que los animales encuentran en ella una fuente de nutrientes complementaria a la ofrecida por las restantes comunidades. La continuada presión de pastoreo durante el otoño debe ocasionar una disminución más acusada en la disponibilidad de biomasa que la detectada hasta septiembre.

La reducción en la disponibilidad de biomasa en el pastizal húmedo como efecto del pastoreo es un tercio de la producida. En este caso la escasa magnitud de la reducción se debe a la mayor duración del período de crecimiento de la vegetación de este pastizal. Así, la producción que aún tiene lugar durante el final del verano compensa en gran parte el efecto del consumo y loteo por los ungulados. Al igual que la marisma, ésta es una comunidad intensamente utilizada durante los primeros meses del otoño. Por ello es lógico pensar que, si el pastizal no se inunda, se pueda incrementar de forma importante la reducción en la disponibilidad de biomasa a partir del mes de octubre.

Generalizando para las demás comunidades se puede afirmar que el efecto de la presencia de los grandes herbívoros sobre la disponibilidad de biomasa es muy elevado, ya que llega a ser en algún caso hasta un 75% de la biomasa producida. Este efecto usualmente se ve intensificado durante los primeros meses del otoño, hasta que las precipitaciones inducen el nuevo ciclo vegetativo de los pastizales o bien hasta que tenga lugar la inundación del terreno (como suele ocurrir en el caso de los paciles). Se puede afirmar por tanto que en estas comunidades (pastizal seco, pacil

y monte blanco de transición) los herbívoros de Doñana se encuentran consumiendo durante el verano y el otoño la biomasa producida en la primavera y el verano y, en menor medida, la que aún es producida por un escaso número de gramíneas perennes sometida a una muy elevada presión de pastoreo.

3.8. DISPONIBILIDAD TOTAL DE PROTEÍNAS Y ENERGÍA EN LA VEGETACIÓN HERBÁCEA DE LA VERA DE DOÑANA

Hemos evaluado la cantidad de proteína y energía disponible en los tejidos de los pastos de la zona de estudio. La estimamos las realizamos en ocho momentos distintos a lo largo de los dos años de duración del estudio, coincidiendo con el inicio de cada período estacional (tabla 3.2). También para cada estación de 1990 hemos estimado la cantidad total de proteína producida y la energía contenida en los nuevos tejidos (tabla 3.3). La disponibilidad de proteína y energía al inicio de cada pe-

1989	Total		Vera		Marisma	
	Prot	Energ	Prot	Energ	Prot	Energ
Feb	12795	1016	12795	1016	0	0
Mayo	99386	6313	40902	2975	58484	3338
Ago	92650	8144	27945	3685	64711	4459
Nov	15224	2075	15224	2075	0	0
1990						
Feb	2000	376	2000	376	0	0
Mayo	110312	7239	23857	1.715	86455	5524
Ago	80401	8645	19309	2.606	61092	6039
Nov	47967	4383	17323	1.778	30644	2605

Tabla 3.2. Disponibilidad de proteína (k^g) y energía (kcal x 10³) al inicio de cada período estacional, estimada para la totalidad de la zona de estudio, sólo para los pastizales de La Vera en sentido estricto (pastizal seco, pastizal húmedo y pacil) y sólo para la marisma.

	Total		Vera		Marisma	
	Prot	Energ	Prot	Energ	Prot	Energ
Nov-ene	534	16	534	16	0	0
Feb-jul	250755	7718	51775	1607	198990	6111
Mayo-jul	80541	2527	30792	999	49749	1528
Ago-oct	2601	80	2601	80	0	0

Tabla 3.3. Producción de proteína (kg) y valor energético total (kcal x 10³) de la materia vegetal producida en ausencia de grandes herbívoros durante cada uno de los cuatro períodos estacionales del año 1990, estimados para la totalidad de la zona de estudio, exclusivamente para los pastizales de La Vera propiamente dichos (pastizal seco, pastizal húmedo y pacil) y exclusivamente para la marisma.

nodo estacional la hemos calculado a partir del nivel medio de disponibilidad de biomasa seca en ese momento y a partir del contenido proteínico y contenido energético promedios de cada comunidad. Para ello hemos tenido que considerar un contenido proteínico medio del 14% y un contenido energético de 4300 kcal por cada kg para los tejidos herbáceos recién producidos. Las estimas las hemos efectuado de forma independiente para dos conjuntos de comunidades: 1) las que pueden considerarse pastizales de La Vera de Doñana propiamente dicho (pastizal seco, patizal húmedo y paciles). y 2) todas las comunidades consideradas conjuntamente, incluyendo por tanto la importante porción de marisma comprendida en nuestra zona de estudio. La razón de considerar inicialmente por separado la marisma y el resto de las comunidades se debe a que la primera experimenta una presión de pastoreo muy inferior a la de los pastizales de La Vera propiamente dichos dada su extensión, a que se trata de una comunidad no utilizada prácticamente por los herbívoros de La Vera durante un largo período de tiempo y a que gran parte de la materia vegetal producida en la misma no es aprovechada por los fitófagos por su escasa palatabilidad.

Las fluctuaciones estacionales y anuales en la disponibilidad de biomasa seca afectan lógicamente a la disponibilidad de proteína y energía para los fitófagos. La oferta alcanza un valor máximo durante el período comprendido entre mayo y julio para descender gradualmente desde entonces hasta febrero. La disponibilidad de proteína y energía en este último mes depende en gran medida de la intensidad y distribución temporal de las precipitaciones otoñales e invernales, y de si éstas han causado o no la inundación del terreno en los meses anteriores. Así, mientras que en febrero de 1989 se estimó una disponibilidad de proteína de unos 12795 kg, en el mismo mes del año siguiente la proteína disponible para los herbívoros debió ser unas seis veces menor por encontrarse entonces encharcada gran parte de La Vera. Considerando tan sólo los pastizales de La Vera propiamente dichos, la disponibilidad mensual de proteína y energía hasta octubre fue mayor en 1989 que en 1990. La situación se invierte si comparamos los dos últimos meses de cada año. pues la escasez de precipitaciones en 1990 no dio lugar a la inundación invernal de los paciles y del pastizal húmedo tal y como ocurrió el año anterior.

Cuando la marisma no se encuentra inundada por completo, la oferta de proteína y energía en esta comunidad llega a suponer entre un 60 y un 80% de la estimada para toda la zona de estudio. aunque su superficie tan sólo supone un 54% de la total. Sin embargo, una proporción muy elevada de esta energía y proteína se encuentra en forma de tejidos vegetales que durante el período de sequía, cuando se muestran más accesibles a los grandes herbívoros, poseen un grado de palatabilidad muy bajo. Posiblemente a esto se deba que las cargas ganaderas observadas en la marisma sean inferiores a las calculadas para las demás comunidades.

La producción de proteína y de energía en forma de tejidos vegetales tiene también un marcado carácter estacional. Es máxima durante los meses de febrero a abril. puede considerarse elevada entre mayo y julio y desciende notablemente desde agosto a octubre. La producción que tiene lugar de noviembre a enero está condicionada fundamentalmente por la magnitud y distribución temporal de las precipitaciones otoñales. Cuando éstas son escasas o se retrasan se inhibe la germinación de las semillas de plantas herbáceas y por tanto la aparición de los nuevos céspedes. Entonces la producción total de biomasa y nutrientes es muy escasa durante este período. Por el contrario, unas intensas precipitaciones otoñales pueden provocar el encharcamiento de gran parte del terreno reduciendo la superficie total

emergida. La producción de biomasa y nutrientes se ve entonces prácticamente paralizada hasta la desaparición del agua libre, tal y como ocurrió entre el mes de noviembre de 1989 y el mes de enero de 1990. Una elevada producción durante el período comprendido entre noviembre y enero sólo tiene lugar, por tanto, cuando las precipitaciones se distribuyen ampliamente y si su magnitud no provoca el echarcamiento de una parte importante de La Vera.

La producción de nutrientes en la marisma en ausencia de grandes herbívoros puede suponer un 80% de la producción total en nuestra zona de estudio desde febrero hasta abril y un 60% desde mayo hasta julio. Sin embargo, ya hemos dicho que la mayor parte de la energía y proteína contenidas en los nuevos tejidos no son aprovechados por los fitófagos. La calidad trófica de la biomasa vegetal de la marisma tan sólo es elevada durante los primeros meses desde su producción, cuando el nivel del agua impide el consumo de la misma por parte de la mayoría de los grandes fitófagos. Cuando el agua libre desaparece debe declinar rápidamente la calidad trófica de la vegetación como consecuencia de la muerte de su parte aérea. No obstante, los elevados niveles de producción y disponibilidad de esta comunidad le permiten funcionar como un importante almacén de recursos ante situaciones extremas. Ante el previsible agotamiento de la biomasa vegetal en La Vera durante el otoño, los grandes herbívoros pueden encontrar en la marisma, siempre que ésta no se encuentre ya anegada, una importante fuente de nutrientes compensatoria. Pese a encontrarse en forma de alimento de baja calidad, estos nutrientes permitirían a los animales satisfacer sus requerimientos mínimos hasta la aparición de la nueva vegetación herbácea de los pastizales de La Vera, de mayor calidad nutricional que la consumida en la marisma de castañuela.

4. DENSIDAD DE LOS GRANDES HERBÍVOROS EN LA VERA DE DOÑANA

4.1. DENSIDAD DE GRANDES HERBÍVOROS EN LA VERA

Hemos estimado la densidad media de las cuatro especies de grandes fitófagos en La Vera y la marisma de la R.B.D. para cada uno de los cuatro períodos estacionales en que dividimos el año (tabla 4.1). Las estimas las realizamos tornando como base los resultados de los 60 censos llevados a cabo durante 1989 y 1990.

La especie que tuvo una mayor densidad en La Vera a lo largo de todo el período anual fue el gamo (42.3 individuos/1= ² de media anual), seguida por el ciervo (19.6 individuos/km²). el ganado bovino (8.3 individuos/km²) y el ganado equino (2.7 individuos/1m²). En principio las densidades pueden considerarse como muy elevadas si se comparan con las que se cree adecuadas para ambientes de tipo mediterráneo, en tomo a unas 15 cabezas/km².

La presencia de grandes herbívoros en La Vera no es constante, existiendo de hecho una marcada fluctuación estacional en la densidad de las distintas especies. Los gamos, además de ser la especie más numerosa, son los que muestran una menor variabilidad estacional en su número. Durante el verano la densidad de gamos permaneció estable entorno a los 36 individuos/km² y día, pero se incrementó hasta unos 52 gamos/km² y día como consecuencia de la concentración de animales en La Vera durante el celo y el período inmediatamente posterior al mismo. Durante los meses de febrero a abril la densidad media de gamos bajó con respecto a la del período anterior, pero se mantuvo más alta que la correspondiente al resto del año. Los ciervos, por su parte, mostraron una densidad más elevada durante el período comprendido entre agosto y octubre (34 individuos/km²), período que incluye el celo de esta especie en Doñana. El resto del año su densidad se mantuvo entre los 11 y los 18 individuos/km², con los valores más elevados correspondiendo al período delimitado por los meses de febrero y abril. La densidad de ganado bovino en La Vera fue constante desde mayo hasta octubre (entorno a los 11 individuos/km²). Su presencia disminuyó de forma muy acusada en el período comprendido entre noviembre y enero (meses en los que el ganado explotó fundamen-

talmente las formaciones de matorral), y de una manera algo menos acentuada desde febrero hasta abril. Por último, los caballos tuvieron una presencia en La Vera de la RBD baja y prácticamente constante, con una densidad estimada entre 2.2 y 3.5 individuos/km².

	Gamos	Ciervos	Vacas	Caballos
Nov-ene	52.3	15.1	2.8	2.2
Feb-abr	44.1	18.0	8.9	2.5
Mayo-jul	35.7	11.3	10.7	2.5
Ago-oct	37.3	34.1	10.7	3.5
Anual	42.3	19.6	8.3	2.7

Tabla 4.1. Densidad media de grandes herbívoros en La Vera de Doñana durante el período de estudio (número, de individuos por km²).

4.2. USO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DE LA VERA POR LOS GRANDES HERBÍVOROS

La intensidad de uso de las comunidades vegetales de La Vera por los grandes herbívoros y su variación estacional quedan reflejadas en las tablas 4.2 y 4.3. En la primera tabla la intensidad está expresada como porcentaje de individuos de cada especie localizados en cada comunidad en cada período estacional. La tabla 4.3 muestra las cargas ganaderas soportadas en cada estación, medidas como el número medio de individuos que se alimentan en cada comunidad vegetal/km² y día.

4.2.1. Gamos

Los gamos utilizaron el pastizal seco y el pastizal húmedo con más intensidad que el resto de las comunidades de La Vera. En concreto el pastizal seco tiene un índice de utilización medio anual de 138.3 ejemplares/km² y día, con un valor máximo localizado entre noviembre y enero (186.3 ejemplares/km² y día) y un valor mínimo entre agosto y octubre (99.3 ejemplares/km² y día). Esto supone que entre el 40 % y el 54 % de los gamos de La Vera utiliza en cada estación el pastizal seco para alimentarse. El pastizal húmedo es utilizado por una proporción de gamos considerablemente menor (la cifra varía estacionalmente entre un 19.5 % y un 42 %) pero la carga ganadera media anual (137.5 ejemplares/km² y día) es muy similar a la que experimenta el pastizal seco aunque en este caso se centre entre los meses de mayo y julio (148.7 ejemplares/km² y día) y de agosto a octubre (168 ejemplares/km² y día). El resto del año el pastizal húmedo es utilizado con una intensidad menor. Los gamos sólo utilizan los paciles intensamente entre noviembre y abril (con cargas ganaderas comprendidas entre 120 y 146 animales/km² y

día), pero sólo coincidiendo con los períodos inmediatamente anterior y posterior a la inundación invernal si ésta tiene lugar. La marisma en general es evitada por los gamos, los cuales sólo se presentan en la misma en densidades de aproximadamente 7 animales/km' y día durante el período comprendido entre los meses de agosto y octubre.

Gamos	Nov-ene	Feb-abr	Mayo-jul	Ago-oct
P. seco	50.8	47.0	53.9	39.7
P. húmedo	19.5	26.1	38.8	42.0
Paciles	17.5	25.3	5.7	1.8
Marisma	0.7	0.2	0.5	9.9
Vetas	0.1	0.0	0.0	0.0
Otras	11.4	1.4	1.1	6.6

Ciervos	Nov-ene	Feb-abr	Mayo-jul	Ago-Oct
P. seco	36.2	74.7	13.4	7.4
P. húmedo	34.2	17.8	271.0	32.8
Paciles	1.3	1.0	9.3	5.1
Marisma	26.7	1.0	44.1	47.1
Vetas	0.0	0.0	0.0	0.0
Otras	1.6	5.5	6.1	7.6

Vacas	Nov-en	Feb-abr	Mayo-jul	Ago-oct
P. seco	27.8	58.3	43.7	11.4
P. húmedo	63.9	5.8	42.9	25.3
Paciles	0.0	0.0	1.8	8.3
Marisma	1.0	32.6	7.8	47.4
Vetas	0.0	0.0	0.0	3.0
Otras	7.3	3.3	3.8	4.6

Caballos	Nov-ene	Feb-abr	May-jul	Ago-oct
P. seco	22.0		6.7	5.0
P. húmedo	39.0		84.0	40.9
Paciles	0.0		0.0	14.9
Marisma	8.5		9.3	36.5
Vetas	0.0		0.0	0.0
Otras	30.5		0.0	2.7

Tabla 4.2. Uso de las comunidades vegetales del área de estudio por las distintas especies de grandes herbívoros en cada período estacional. Los datos corresponden al porcentaje de individuos localizados en cada comunidad con respecto al total de individuos avistados en el área de estudio.

Gamos	Nov-ene	Feb-abr	May-jul	Ago-oct	Anual
P.seco	186.3	138.6	129.1	99.3	138.3
P. húmedo	109.6	123.5	148.7	168.0	137.5
Pacifies	120.0	146.2	26.7	8.7	75.4
Marisma	0.8	0.2	0.3	6.7	2.0
Vetas	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1
Ciervos	Nov-ene	Feb-abr	May-jul	Ago-oct	Anual
P. seco	36.6	90.0	10.9	17.0	38.6
P. húmedo	55.5	34.4	33.1	119.8	60.7
Paciles	2.4	2.2	13.8	22.9	10.3
Marisma	1.0	0.3	9.1	29.0	9.9
Vetas	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Vacas	Nov-ene	Feb-abr	May-jul	Ago-oct	Anual
P. seco	5.3	35.3	31.9	8.3	20.2
P. húmedo	19.6	5.6	50.0	29.6	26.2
Paciles	0.0	0.0	2.7	11.8	3.6
Marisma	1.0	5.3	1.5	9.4	4.3
Vetas	0.0	0.0	0.0	63.3	15.8
Caballo	Nov-ene	Feb-abr	May-jul	Ago-oct	Anual
P. seco	3.3		1.1	1.1	1.8
P. húmedo	9.3		22.9	15.6	15.9
Paciles	0.0		0.0	6.9	2.3
Marisma	0.3		0.4	2.4	1.0
Vetas	0.0		0.0	0.0	0.0

Tabla 4.3. Cargas ganaderas medias (número de individuos por día y Km' de pastizal) estimadas para las comunidades vegetales de La Vera de Doñana en cuatro períodos estacionales y para todo el ciclo anual.

4.2.2. Ciervos

En invierno y primavera los ciervos utilizan principalmente el pastizal seco (entre el 36 % y el 75 % de los efectivos censados fueron localizados en esta comunidad vegetal), alcanzando cargas ganaderas que suponen una presencia media de 37 a 90 individuos/km' y día. El resto del año la intensidad de uso de esta comunidad es menor, pues los ciervos centran su alimentación en el pastizal húmedo (con cargas ganaderas entre 33 y 120 ejemplares/km' y día, lo que supone respectivamente el 27 % y el 33 % de los efectivos presentes durante los períodos comprendidos entre mayo y julio y entre agosto y octubre) y sobre todo en la marisma (cargas ganaderas de 14 y 23 ejemplares/km' y día, que suponen respectivamente el 44 % de los efectivos censados entre mayo y julio y el 47 % de los censados entre agosto y octubre). Los paciles soportaron un mayor número de ciervos por unidad de super-

fide desde mayo a julio (9.3 ciervos/km' y día), pero su importancia relativa como lugar de alimentación fue superior desde agosto a octubre, cuando acogieron al 22 % del total de individuos censados.

4.2.3. *Ganado bovino*

El pastizal húmedo y el pastizal seco fueron las comunidades que experimentaron una mayor presión de pastoreo por ganado bovino (con medias anuales de 26.2 y 20.2 ejemplares/km' y día respectivamente). No obstante, el uso del hábitat por esta especie fluctúa estacionalmente de una forma muy marcada en Doñana. De noviembre a enero los porcentajes de uso más altos corresponden al pastizal húmedo (el 63.9 % del total de los ejemplares avistados fueron localizados en esta comunidad), y entre febrero y abril al pastizal seco (58.3 %). Entre mayo y julio ambos tipos de pastizal mostraron porcentajes de uso muy similares y acogieron en conjunto al 86% del total de los individuos censados. Sin embargo, desde agosto a octubre es la marisma la que acogió un mayor número de cabezas de ganado bovino (el 47.4 % de los efectivos censados). Esta última comunidad mostró igualmente elevados índices de uso por ganado en el período comprendido entre febrero y abril, pero la presencia de los animales en la misma fue muy inferior durante los dos períodos estacionales restantes. Tan sólo un pequeño porcentaje de los ejemplares censados fueron localizados en los paciles, y exclusivamente desde mayo a octubre. Por último, las vetas experimentaron una elevada presión de pastoreo por ganado bovino (15.8 ejemplares/km' y día de media anual) debido exclusivamente a su pequeña extensión, ya que sólo fueron utilizadas durante el período comprendido entre agosto y octubre y por un pequeño número de individuos (el 3 % del total de los efectivos censados).

4.2.4. *Ganado equino*

El ganado equino mostró una predilección manifiesta por el pastizal húmedo durante todo el año (15.9 ejemplares/km' y día de media anual) y por la marisma cuando ésta se encontraba seca (2.4 ejemplares/km' y día desde agosto a octubre). Tan sólo hemos detectado un uso elevado del pastizal seco durante los meses de febrero a abril. Los paciles, aunque utilizados por un número de ejemplares no muy elevado entre agosto y octubre (el 14.9 % del total censado), experimentaron una presión de pastoreo por caballos que, dada su menor extensión, fue más elevada que la de la marisma en el mismo período de tiempo.

4.3. VALORACIÓN GENERAL

Los pastizales de La Vera soportan una carga pastante media anual muy elevada. El pastizal húmedo es la comunidad que experimenta una mayor intensidad de uso por los grandes fitófagos, tanto en conjunto como al considerar cada especie por separado (en el caso de los gamos es utilizada con una intensidad media anual sólo ligeramente inferior a la del pastizal seco). El pastizal seco le sigue de cerca, mien-

tras que los paciles y las vetas se ven sometidos a una carga ganadera sensiblemente inferior. El caso de la marisma es especial porque, debido a su gran extensión en el área de estudio, la carga ganadera que soporta es baja a pesar del elevado número de animales que la utilizan.

En general los grandes fitófagos utilizan La Vera con carácter estacional. Salvo los gamos las demás especies disminuyen su presencia en la zona durante el invierno y el inicio de la primavera, muy posiblemente como consecuencia de la poca altura alcanzada por los céspedes y de la escasa oferta de biomasa. Estas condiciones no parecen garantizar unas tasas de consumo mínimas para el mantenimiento de ciervos, vacas y caballos. Los gamos, por su tamaño corporal y por la estructura de su boca, son menos sensibles a estas limitaciones y pueden mantener elevadas densidades en los pastizales de La Vera durante el período comprendido entre noviembre y enero. Igualmente, durante el verano y el otoño parecen ser capaces de satisfacer sus requerimientos sin recurrir a la marisma. Esta escasa amplitud en el uso de las comunidades vegetales contrasta con la del resto de los grandes herbívoros de Doñana, que utilizan masivamente la marisma durante el verano y parte del otoño y las formaciones de matorral durante el invierno.

5. VALORACIÓN GENERAL DE LA SITUACIÓN DETECTADA

Los resultados alcanzados en este estudio nos permiten concluir que La Vera, entendida como el conjunto de pastizales localizados entre el matorral y la marisma, experimenta una situación muy acusada de sobrepastoreo por grandes herbívoros. Los niveles de disponibilidad de biomasa, seca, y por lo tanto de nutrientes, han quedado reducidos a unos valores tan mínimos que difícilmente podrían dar lugar al mantenimiento de cargas ganaderas superiores a las detectadas actualmente. Un porcentaje muy elevado de la biomasa vegetal producida es eliminada como efecto de la presencia de grandes fitófagos, y en general bastante menos de un 25 % de la misma se encuentra disponible al inicio de la siguiente estación de crecimiento. El periodo más crítico del ciclo anual se alcanza durante los meses de enero y febrero, pues entonces la producción vegetal no es capaz de satisfacer las demandas de la comunidad de herbívoros y la biomasa producida durante la estación de crecimiento anterior se encuentra en un nivel de disponibilidad mínimo. La situación se ve especialmente agudizada si al efecto del pastoreo se añade el producido por la inundación de parte de los pastizales de La Vera. En este caso extremo la biomasa disponible al inicio de una nueva estación de crecimiento de la vegetación herbácea apenas si llega a suponer un 6 % del total producido.

Una situación de sobrepastoreo, con la mayor parte de la vegetación que se produce siendo consumida en el mismo ciclo anual, se refleja de forma acusada no sólo en los niveles de disponibilidad de biomasa sino, especialmente, en el estado y la estructura de los pastizales. Teniendo en cuenta el patrón estacional observado en el uso de las distintas comunidades por los herbívoros y considerando que su densidad en la zona de estudio varía con carácter estacional, podemos esperar que la repercusión de la situación de sobrepastoreo sobre las características de la vegetación difiera entre comunidades.

5.1. REPERCUSIÓN A NIVEL DE COMUNIDADES VEGETALES

5.1.1. *Pastizal seco*

En el pastizal seco dominan las gramíneas anuales, siendo poco importante la representación de las gramíneas perennes. Sus valores máximos de disponibilidad

de biomasa seca están comprendidos entre los 1500 y los 2000 kg/ha de pastizal. Hemos detectado una gran diferencia entre ambos años de estudio en cuanto a dichos valores máximos, por lo que deducimos que la productividad primaria de esta comunidad de herbáceas debe verse seriamente condicionada por factores climáticos (principalmente las precipitaciones).

Como consecuencia del predominio de las herbáceas anuales la vegetación del pastizal seco experimenta al final de la primavera una marcada reducción en su contenido hídrico, en el porcentaje de herbáceas no gramíneas y en la representación de las gramíneas vivas. Todo ello se traduce en una pérdida importante de calidad trófica, reflejada por una disminución acusada del contenido proteínico. Este alcanza porcentajes inferiores al umbral del 6 U_c por debajo del cual la calidad de la vegetación herbácea tiende a ser rechazada por los grandes herbívoros. Esta pérdida de calidad nutricional en la vegetación es responsable de que el pastizal seco sea utilizado entre mayo y octubre con una intensidad inferior a la del período que abarca de noviembre a abril. Un descenso muy acusado desde mayo en la disponibilidad de biomasa y en la altura del pasto es el reflejo de la elevada presión de pastoreo a la que se ve sometido durante prácticamente todo el ciclo anual. Los grandes herbívoros son responsables de que los niveles de disponibilidad de biomasa al final de la estación de crecimiento supongan tan sólo un 50 U_c de la biomasa que se encontraría disponible en su ausencia. A partir del mes de noviembre, y sobre todo si ha tenido lugar el encharcamiento del resto de las comunidades de La Vera, es prácticamente el único tipo de pastizal de la zona que sigue siendo explotado por los grandes fitófagos, con lo que el porcentaje de la materia vegetal producida en el mismo que puede alcanzar el mes de febrero es mínima.

Es el pastizal de La Vera que soporta una mayor presión de pastoreo por parte de herbívoros de pequeño tamaño, especialmente lagomorfos, cuya incidencia ha sido estimada en un consumo del 20 % de la vegetación producida (SORIOUER, 1983). Esta presión unida a la de los grandes herbívoros hace que el pastizal seco sea la comunidad vegetal de nuestra zona de estudio que manifiesta más claramente síntomas de sobrepastoreo. Como no se ve inundado durante el invierno y la primavera, su papel es clave en el mantenimiento de los herbívoros de La Vera durante el período de mínima disponibilidad de alimento.

5.1.2. Pastizal húmedo

Es un pastizal casi monoespecífico formado en su mayor parte por la gramínea perenne *Cynodon dactylon*. Esto le confiere características muy diferentes al resto de comunidades que cuentan con una importante contribución de otros grupos vegetales (gramíneas anuales, dicotiledóneas y ciperáceas fundamentalmente). El pastizal húmedo muestra una elevada productividad primaria con valores máximos de disponibilidad de biomasa comprendidos entre 4000 y 6500 kg/ha de pastizal. La diferencia detectada entre años en la máxima cantidad de biomasa alcanzada la achacamos al efecto de las inundaciones, que afectan seriamente a la dinámica de la vegetación herbácea. Estas son responsables al menos de notables diferencias interanuales en la composición específica del pasto durante los meses de primavera.

Debido al predominio de las gramíneas perennes, que prolongan más que las anuales su período de crecimiento vegetativo (lo que supone un elevado contenido

hídrico y proteico en sus tejidos durante el verano). el pastizal húmedo no experimenta una reducción en la palatabilidad y disponibilidad de la vegetación herbácea tan acusada como la del pastizal seco. La producción se mantiene alta hasta el mes de septiembre, lo que da lugar a que al final de la estación de crecimiento la biomasa disponible pueda llegar a suponer hasta un 65 % de la producida en ausencia de grandes herbívoros. Y eso aun cuando es una comunidad que acoge durante el verano a un importante porcentaje de los ungulados de La Vera. El nivel de calidad de su vegetación es elevado durante todo el año ya que en ningún momento el contenido proteico promedio desciende por debajo del umbral crítico del 6 %.

En los años muy lluviosos el pastizal húmedo sufre inundaciones en un momento en el que los niveles de disponibilidad y calidad de la biomasa pueden considerarse elevados. Su vegetación herbácea pasa entonces a ser prácticamente inaccesible a los grandes fitófagos. En los años secos, por el contrario, la ausencia de inundaciones y la continuada presión de pastoreo dan lugar a que la biomasa disponible se reduzca considerablemente durante el otoño y el invierno. Aunque el consumo y el pisoteo por grandes herbívoros provocan un efecto importante en la dinámica de su biomasa, se trata del pastizal capaz de soportar mayores y más continuadas presiones de pastoreo. De hecho, el que se trate de un pastizal prácticamente monoespecífico de *Cynodon dactylon*, una gramínea con una alta productividad, disponibilidad, palatabilidad y capacidad de adaptación al pastoreo, hasta cierto punto puede ser resultado de dicha presión de herbivoría. No obstante su capacidad de acogida a los grandes fitófagos y su oferta de nutrientes se ven seriamente condicionadas por las inundaciones, ya sea porque la vegetación se vuelva inaccesible para los fitófagos durante el período de encharcamiento o porque la productividad se vea afectada en la siguiente estación de crecimiento.

5.1.3. Paciles

Es una comunidad de plantas herbáceas con valores máximos de biomasa moderados (en torno a los 1500 kg/ha). La mayor contribución en peso a la biomasa total corresponde a las dicotiledóneas y gramíneas anuales durante la primavera y a las gramíneas perennes durante el verano. Está sometido a una presión de pastoreo por grandes herbívoros muy elevada que da lugar a una reducción en la disponibilidad de biomasa equivalente al 75 % de la alcanzada en el interior de los cercados de exclusión al final de la estación de crecimiento. La presión de pastoreo por lagomorfos debe ser pequeña, pues prácticamente tan sólo las liebres acceden a los paciles (LAZO et al., 1992). No obstante otros fitófagos de mediano tamaño, los gamos, son responsables de una importante reducción en la disponibilidad de biomasa durante los primeros estadios del crecimiento vegetativo de las herbáceas anuales (observaciones personales). Se puede considerar que la presión de pastoreo ejercida por la totalidad de los herbívoros es extrema, situación que se refleja tanto en la disminución en disponibilidad de biomasa y en grado de cobertura del suelo por la vegetación como en la composición específica del pasto. Así durante los otoños en los que esta comunidad no se encharca el porcentaje de contribución a la biomasa total de especies muy poco palatables como *Frankenia loevis* alcanza valores muy altos. Los gamos y los ciervos son los principales responsables de este efecto, ya que durante la mayor parte del ciclo anual el pasto no alcanza una altura y una densidad

suficientes como para que el ganado bovino pueda mantener una tasa de consumo de biomasa que satisfaga sus requerimientos. Fuera de la zona de estudio los caballos utilizan masivamente los paciles localizados en la marisma donde alcanzan una elevada densidad. pues las características anatómicas de su boca y dentadura le permiten aprovechar con éxito una vegetación de baja altura pero con elevado contenido en proteínas. Precisamente el contenido proteínico de los paciles es durante gran parte del año el más elevado de los que hemos analizado.

Los paciles se ven seriamente afectados por el encharcamiento que sufren durante los años húmedos. La variabilidad interanual en el régimen de precipitaciones origina importantes diferencias en la composición específica y en el patrón mensual de disponibilidad de biomasa y calidad trófica de su vegetación.

5.1.4. *Vetas próximas a La Vera*

Son elevaciones del terreno, de reducidas dimensiones. que se encuentran enclavadas en la marisma y que usualmente (salvo en años muy húmedos) escapan a la inundación de ésta. Por esta circunstancia, no se considera perteneciente a La Vera de manera estricta, aunque se ha incluido debido a que son usadas por los grandes herbívoros durante buena parte del año. La comunidad de herbáceas de las vetas está representada fundamentalmente por gramíneas anuales durante la primavera y el inicio del verano. Durante los meses estivales y otoñales se incrementa la representación de las gramíneas perennes. Los valores máximos de disponibilidad de biomasa son moderados (entre 1500 y 2000 kg de biomasa seca/ha). Experimenta una presión de pastoreo muy alta que llega a suponer una reducción en la biomasa de un 60 % al final de la estación de crecimiento (de mayo a julio dependiendo de la pluviometría del año) . Esta se produce tanto por efecto del consumo como, sobre todo, por tratarse de lugares de reposo utilizados con preferencia por los grandes fitófagos cuando se alimentan en la marisma inundada o semiincharcada. Al ser utilizadas masivamente durante los prolongados períodos de descanso, tiene lugar una importante acumulación de excrementos y un efecto de erosión muy acusado por el continuo pisoteo al que se ve sometido el suelo, que es arenoso y suelto. El resultado es una reducción considerable de la superficie total ocupada por la vegetación herbácea.

Tanto por su tamaño como por ser utilizadas fundamentalmente durante períodos de inactividad de los herbívoros la importancia relativa de las vetas ha sido subestimada a través de los censos, realizados durante las horas de máxima actividad de los animales. También es de esperar que en otras zonas de la marisma localizadas fuera del área de estudio, donde las vetas alcanzan dimensiones mayores, los herbívoros hagan un uso más intenso de las mismas para su alimentación. Se puede concluir que el efecto conjunto de la comunidad de grandes fitófagos sobre las vetas se encuentra entre los más acusados.

5.1.5. *Marisma de castañuela*

Bajo un criterio estricto esta comunidad tampoco podría considerarse como una formación vegetal perteneciente al conjunto de los pastizales ecotonales de La Vera. Sin embargo la hemos tenido en cuenta en los muestreos dado el importante papel que juega como fuente de recursos alternativos para los herbívoros de Doñana. En la marisma de castañuela la

mayor parte de la contribución a la biomasa corresponde a las ciperáceas perennes. cuya parte aérea se ve renovada anualmente durante el período de inundación primaveral. Muestra unos valores de disponibilidad máxima de biomasa muy elevados (entre 3000 y 5000 kg/ha), tratándose sin duda de la comunidad más productiva de todas. Sin embargo durante un largo período de tiempo muestra un valor cero de disponibilidad de pasto para los grandes fitófagos. Este está comprendido entre el inicio del período de encharcamiento y el momento en que comienza a emerger sobre la superficie del agua los brotes nuevos de las plantas. Los valores del contenido proteico de su vegetación no son muy elevados, al menos durante el período abarcado por nuestros muestreos.

Al tratarse de una comunidad con una gran extensión no presenta una alta intensidad de uso por grandes herbívoros. Es utilizada preferentemente durante el verano y el otoño, ofreciendo entonces unos recursos que son consumidos por los grandes fitófagos cuando la disponibilidad y la calidad de la biomasa en otras comunidades de plantas herbáceas es ya baja. En función del régimen de precipitaciones. y por lo tanto del grado de utilización de otras comunidades por los herbívoros, sufre una presión de pastoreo más o menos acusada que supone una reducción del 25 %/ respecto a la biomasa estimada en los cercados de exclusión en el mes de septiembre. En los años húmedos sufre inundaciones cuando sus niveles de disponibilidad de biomasa y nutrientes son todavía muy elevados. Por el contrario, en los años secos la presión de pastoreo continúa durante el otoño y tiene como efecto una disminución en la disponibilidad de biomasa mucho más acentuada. En cualquier caso, una elevada proporción de la materia vegetal producida anualmente no llega a ser consumida por los grandes fitófagos debido al encharcamiento del terreno. Por lo tanto. el papel de esta comunidad dista mucho de ser clave en los períodos de mínima disponibilidad de alimento en la zona de estudio.

5.1.6. *Monte blanco de transición*

Es una comunidad vegetal que sin pertenecer al conjunto de los pastizales de La Vera juega un importante papel en el mantenimiento de los herbívoros de la zona. El pastizal asociado al monte blanco de transición se encuentra ocupando claros en el matorral, originados y mantenidos muy posiblemente por efecto del consumo y pisoteo de la vegetación leñosa por los grandes fitófagos. En él predominan las herbáceas anuales, fundamentalmente graminéas y compuestas. Muestra una marcada estacionalidad en la disponibilidad de biomasa. alcanzándose los valores máximos durante la primavera (entre 1500 y 2000 kg/ha de pastizal). Los valores de disponibilidad se mantienen elevados hasta finales del verano ya que durante esta estación la intensidad de uso del mismo es baja. La presión de pastoreo es más acusada en otoño por parte de ciervos y gamos (lo que repercute en una considerable reducción de la biomasa disponible) y, en invierno y primavera, por vacas y caballos.

La mayor parte del pasto en el monte blanco de transición se seca al final de la primavera. con lo que se reduce considerablemente su contenido proteínico (desciende por debajo del umbral crítico del 6 %) provocando una disminución en la intensidad de su uso por los grandes fitófagos. El carácter anual de la mayor parte de la vegetación y la elevada presión de pastoreo por gamos y ciervos durante el otoño ocasionan una importante reducción en el grado de cobertura del suelo por la vegetación herbácea y en los niveles de disponibilidad de biomasa. La presencia de grandes herbívoros tiene como efecto una reducción en la biomasa disponible que supone el 65 % de la producida hasta septiembre en el interior de los cercados de exclusión, lo que permite afirmar que se trata de un pastizal some-

tido a una presión de pastoreo muy acusada. Su papel en el mantenimiento de los herbívoros de La Vera es clave, pues recibe a una elevada proporción de sus efectivos durante el periodo de mínima disponibilidad de biomasa y nutrientes.

5.2. PAPEL DESEMPEÑADO POR LAS DISTINTAS ESPECIES DE UNGULADOS

5.2.1. Gamos

Es la especie más abundante en la zona de estudio. Su densidad media anual se ha estimado en 42.3 individuos/km² y su presencia en La Vera puede considerarse prácticamente constante ya que la variación estacional en su densidad no es tan acusada como en otras especies. Durante el celo y el período inmediatamente posterior al mismo la densidad de gamos llegó a alcanzar los 52 individuos/km². La dieta de estos animales está constituida principalmente por vegetación herbácea y sus recursos los obtienen fundamentalmente del pastizal seco, el pastizal húmedo y los paciles (PALACIOS et al., 1980). El resto de las comunidades son poco seleccionadas por los gamos, ya sea por una escasa capacidad de adaptación a utilizar para su alimentación otros recursos vegetales o bien por que pueden satisfacer sus requerimientos en las comunidades anteriores aún en los períodos en que la oferta de nutrientes es mínima. Su contribución anual al efecto global de los grandes fitófagos sobre la vegetación herbácea es el más alto de las cuatro especies (estimado en un 39.2 %) y es debido tanto a sus requerimientos de biomasa como a otros efectos derivados de la elevada densidad en la que se encuentran. El efecto de los gamos es proporcionalmente más importante (47.5 %) durante el período más crítico del ciclo anual (el comprendido entre septiembre y febrero), por lo que podemos afirmar que es la especie que está contribuyendo de una forma más decisiva a la situación de sobrepastoreo detectada.

5.2.2. Ciervos

Los ciervos muestran en la zona de estudio una densidad media anual de 19.6 individuos/km². La abundancia de ciervos en La Vera y la marisma fluctúa estacionalmente de una manera muy marcada, estando las densidades comprendidas entre los 11.3 animales/km² que estimamos para el período comprendido entre mayo y julio, y los 34.1 animales/lem² estimados para los meses de agosto a octubre, incluyendo el período de celo. No se trata de animales estrictamente pastoreadores e incluyen en su dieta una elevada proporción de especies leñosas, razón por la que su dependencia trófica con respecto a los pastizales de La Vera no es tan acusada como en el caso de los gamos. En consecuencia muestran una mayor amplitud que estos últimos en la selección de comunidades vegetales para su alimentación. Sus requerimientos de nutrientes y materia vegetal no son tan elevados como los de herbívoros de mayor tamaño (vacas y caballos), no llegan a alcanzar densidades tan elevadas como los gamos y su intensidad de uso de la marisma es alta durante la mayor parte del año. Por todo ello su contribución relativa al efecto global de los grandes herbívoros sobre la vegetación herbácea de los pastizales de La Vera puede consi-

clerarse baja (un 17.7 %). Por otra parte su presencia en la zona de estudio es muy escasa durante el período más crítico del ciclo anual. por lo que realmente puede considerarse que son responsables en muy bajo grado de la situación de sobrepastoreo detectada.

5.2.3. Vacas

La abundancia del ganado bovino en Doñana está condicionada por el manejo humano por lo que muestra densidades locales muy diferentes en función de la finca del Parque que se considere. En La Vera y la marisma de la Reserva Biológica su densidad fluctuó con carácter estacional durante el período estudiado. Fue mayor durante el verano y el otoño (10.7 animales/km' de media) y sensiblemente menor durante el invierno y la primavera (entre 2.8 y 8.9 individuos/km'). Tenemos que llamar la atención sobre el hecho de que esta fluctuación no fue provocada por la actividad ganadera, sino que es el resultado de un proceso de adaptación de estos animales a las condiciones de vida en libertad. Su dieta está constituida básicamente por vegetación herbácea y, al igual que el ciervo, muestra una elevada variación estacional en la selección de comunidades vegetales. Su nivel de uso de la marisma es elevado, especialmente en el período comprendido entre agosto y octubre. Pese a ello y a que su presencia en La Vera es baja durante el periodo más crítico del ciclo anual, pero debido a sus grandes requerimientos de biomasa y nutrientes, su contribución a la situación de sobrepastoreo detectada es muy importante (32.3 %) y sólo ligeramente inferior a la de los gamos.

5.2.4. Caballos

Al igual que en el caso del ganado bovino, su distribución entre fincas de Doñana, está directamente condicionada por la actividad ganadera. En la zona de estudio su densidad fue baja (una media de 2.7 animales/km') y muy constante a lo largo de todo el período. Su alimentación en Doñana es desconocida, aunque probablemente se centre en la vegetación herbácea. Aunque sus requerimientos individuales de biomasa y nutrientes son muy elevados, su grado de contribución al efecto de los grandes herbívoros sobre los pastizales de La Vera en la zona de estudio es el más bajo de las cuatro especies (14.1 %) debido a las bajas densidades en que se encuentra.

6. PROPUESTAS DE ACTUACIÓN

La situación descrita en apartados anteriores muestra síntomas inequívocos de que la vegetación herbácea de La Vera de Doñana se encuentran sobrepastoreada por grandes herbívoros. La evidencia más clara de dicha situación, si dejamos aparte la repercusión que el sobrepastoreo tiene sobre la composición específica de la vegetación y sobre las características de los pastizales, viene dada por el hecho de que la comunidad de grandes fitófagos es responsable como mínimo de la eliminación de un 75% de la biomasa de plantas herbáceas producida anualmente. Esto viene a señalar que la capacidad de carga ganadera de la zona estudiada, que se estima únicamente a partir de sus niveles de producción de biomasa, se encontraría muy próxima a las densidades observadas. Por otro lado, vimos que la magnitud de las variaciones interanuales en los niveles de producción y disponibilidad de biomasa de plantas herbáceas puede llegar a ser importante. Teniendo en cuenta esto, es muy elevada la probabilidad de que se alcance una situación más dramática que la detectada, con un menor nivel de producción vegetal pero con las mismas cargas ganaderas. No resulta deseable la prolongación de una situación como la descrita, por lo que deben tomarse medidas encaminadas a reducir el efecto de los grandes fitófagos sobre la vegetación herbácea. Estas medidas pasan ineludiblemente por una reducción en la densidad de ungulados existente actualmente en La Vera de Doñana.

En la tabla 6.1 se muestra la contribución relativa de las cuatro especies de grandes herbívoros a la situación general de sobrepastoreo detectada. Como quiera que la contribución de cada especie no es uniforme, una reducción en los efectivos de grandes herbívoros debería realizarse en forma proporcional a la magnitud de dicha contribución. La figura 6.1 muestra gráficamente la repercusión que tendría sobre el efecto conjunto de los grandes fitófagos en los pastizales de La Vera una reducción progresiva de los efectivos de una especie manteniendo constantes las densidades de las otras tres.

Febrero a septiembre

	Consumo	%	Otros	%	Total	% ⁰
Gamos	51720	22.8	69029	63.0	120749	35.9
Ciervos	35808	15.8	23886	21.8	59694	17.7
Vacas	95760	42.2	12820	11.7	108580	32.3
Caballos	43560	19.2	3835	3.5	47395	14.1

Octubre a **enero**

	Consumo		Otros	%	Total	% ⁷⁰
Gamos	31485	35.1	31596	73.0	63081	47.5
Ciervos	15960	17.8	8007	18.5	23967	18.0
Vacas	25920	28.9	2597	6.0	28517	21.5
Caballos	16245	18.1	1082	2.5	17327	18.0

Ciclo anual completo

	Consumo	% ⁰	Otros		Total	%
Gamos	83205	26.3	100625	65.8	183830	39.2
Ciervos	51768	16.4	31893	20.9	83661	17.8
Vacas	121680	38.5	15417	10.1	137097	29.2
Caballos	59805	18.9	4917	3.2	64722	13.8

Tabla 6.1. Contribución de las distintas especies de grandes herbívoros a la desaparición de la biomasa producida (expresada como kg de biomasa seca y como porcentaje de la reducción total observada en la disponibilidad de biomasa); se refleja por un lado la cantidad de biomasa que se estima que es consumida por cada especie, y por otro lado la cantidad de biomasa que es eliminada como consecuencia de otras actividades de los animales.

La diferencia entre las pendientes de las rectas que definen el efecto de cada especie son bien patentes, reflejo del hecho ya señalado de que cada herbívoro contribuye en distinta magnitud al efecto total. Esta diferencia nos permite apreciar gráficamente como una misma reducción porcentual sobre ciervos o caballos tendría un efecto mucho menor que si dicha reducción, en la misma proporción, tuviese lugar sobre vacas o gamos. Así y por ejemplo, una reducción en el 50 % de los efectivos de gamos daría lugar a una disminución global del efecto de los grandes herbívoros desde el 75 % estimado hasta un 56 % (este último valor determinado en el eje vertical por la intersección entre la recta correspondiente a los gamos y el valor 50 % en el eje horizontal de la gráfica); en el caso de que dicha reducción de efectivos afectara en el mismo porcentaje tan sólo al ganado bovino, el efecto global de los herbívoros supondría tan sólo un 61 % de reducción en la disponibilidad de la biomasa producida, y por último supondría un 66 % y un 68 % si se redujera a la mitad los efectivos de ciervos y caballos respectivamente.

Como quiera que el efecto relativo de ciervos y caballos no es muy importante y que una considerable reducción de sus efectivos tan sólo tendría repercusiones menores en los niveles de disponibilidad de biomasa al final de un ciclo anual, es lógica una propuesta de actuación que base la reducción de efectivos de grandes her-

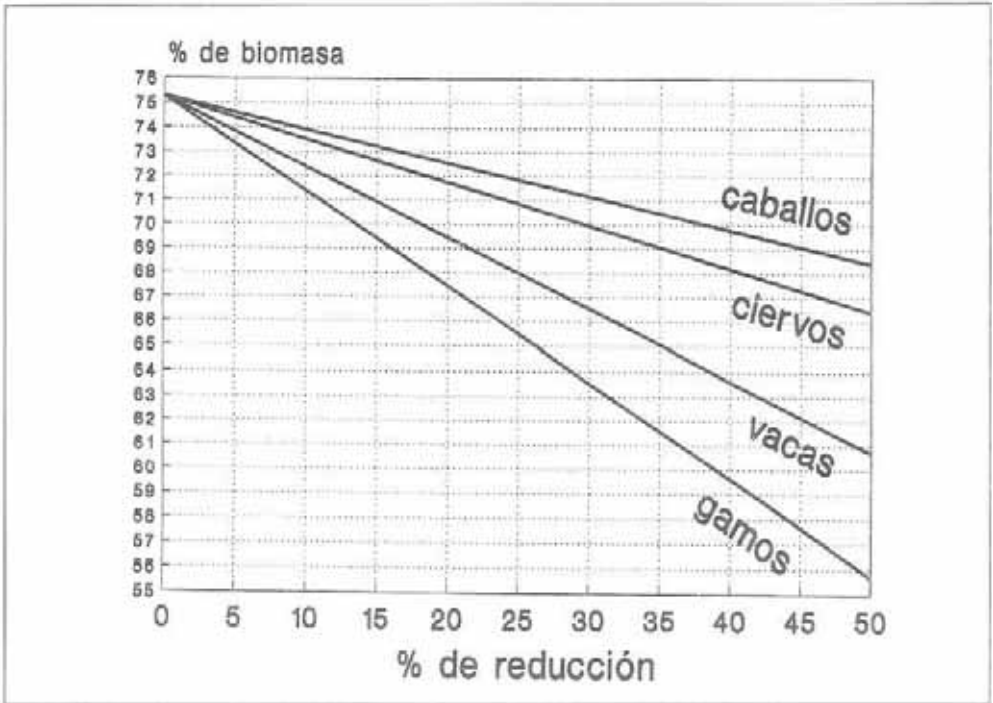


Figura 6.1

Repercusión de las reducciones progresivas de efectivos de las cuatro especies de ungulados en el efecto conjunto de la comunidad de fitófagos sobre la disponibilidad de biomasa.

bívoros en la disminución de las densidades de gamos y ganado bovino. Las densidades de ciervos y caballos en la zona de estudio no son excesivamente altas, por lo que el mantenimiento en La Vera de unos niveles de población similares a los detectados durante 1990 en la RBD puede ser una medida correcta si se afecta substancialmente a las densidades de vacas y gamos.

Considerando por lo tanto que no parece ser necesario afectar a las poblaciones de ciervos y caballos (volvemos a insistir en que siempre que se mantengan unas densidades de los mismos iguales o inferiores a las detectadas actualmente en La Vera de la RBD), hemos elaborado un modelo que predice la repercusión que una reducción conjunta de gamos y vacas tendría en el efecto global de los grandes herbívoros sobre la vegetación herbácea de La Vera. La figura 6.2 no es más que una representación gráfica de dicho modelo que puede ayudar al proceso de toma de decisiones en relación con el manejo de las poblaciones de ungulados. La figura muestra los resultados obtenidos al aplicar hipotéticas reducciones de distinta magnitud a ambas especies. En el gráfico, el eje horizontal representa el tamaño relativo de la población de gamos y el eje vertical el tamaño relativo de la población de ganado bovino, expresados ambos como porcentaje de los efectivos poblacionales existentes actualmente. Así el valor 100 en el eje horizontal representa una densidad de gamos igual a la detectada actualmente en La Vera de la RBD y el valor 75 en el eje vertical representa una densidad de ganado bovino equivalente al 75 % de la

detectada actualmente en la misma zona. El valor 0 % se corresponde con la erradicación por completo de la especie en cuestión. Las isolíneas de la gráfica (líneas oblicuas) delimitan intervalos que se corresponden con distintos niveles de disponibilidad de biomasa seca. Cada línea oblicua es por lo tanto límite inferior y límite superior de intervalos consecutivos de valores de disponibilidad de pasto. Esta disponibilidad no queda expresada en términos absolutos sino relativos, es decir como el porcentaje que supone con respecto a la biomasa total que existiría en total ausencia de pastoreo por grandes herbívoros. El valor expresado en cada línea se corresponde por lo tanto con el nivel relativo de disponibilidad de biomasa que se alcanzaría al inicio de un nuevo ciclo anual como consecuencia de una reducción conjunta de gamos y vacas en unas proporciones expresadas respectivamente por los valores del eje horizontal y del eje vertical. De esta forma es posible estimar de una manera gráfica el efecto que una reducción determinada en gamos y vacas tendría sobre la biomasa. Así una reducción que afectara a los gamos dejando sus efectivos en un 50 % de los detectados actualmente daría lugar a que los niveles de disponibilidad de biomasa al inicio de una nueva estación de crecimiento pasasen a ser aproximadamente entre un 40 y un 70 % de la biomasa total producida, dependiendo del porcentaje de reducción que se aplicara al ganado bovino (una línea perpendicular al eje horizontal coincidiendo con el valor 50 % interceptaría varias isolíneas, desde la 70 hasta la 40 aproximadamente). Una reducción en ambas especies que dejara sus efectivos en un 50 % de los estimados actualmente tendría como resultado el pase a la siguiente estación de crecimiento de un 55 % de la biomasa producida, o lo que es lo mismo, el efecto de los grandes herbívoros se cifraría entonces en una reducción de tan sólo el 45 % de la biomasa producida (en la figura, dos líneas perpendiculares a ambos ejes coincidiendo con el valor 50 % confluirían en un punto de la gráfica próximo a la isolínea 55, que representa un efecto conjunto de la población resultante equivalente a una reducción del 55 % en los niveles de biomasa producida). Por su parte, una reducción que dejara ambas poblaciones en un 75 % de sus efectivos actuales daría lugar a que un 40 % de la biomasa permaneciera sin ser consumida o eliminada hasta el principio de febrero y reduciría desde un 7.5 % hasta un 60 % el efecto conjunto de la comunidad de grandes fitófagos sobre la biomasa de plantas herbáceas de La Vera.

Es evidente que uno de los objetivos más importantes que pretendemos conseguir al proponer la reducción de la intensidad de pastoreo de La Vera por grandes herbívoros es que exista una mayor disponibilidad de pasto no consumido al inicio de cada estación de crecimiento. Con ello pretendemos que dicho excedente se encuentre a disposición de otros herbívoros de menor tamaño o que actúe taponando el efecto de hipotéticas disminuciones en los niveles de producción de materia vegetal. Un efecto conjunto de los grandes herbívoros que suponga como mínimo un 75 % de reducción en la biomasa producida fácilmente puede dar lugar (corno hemos visto en apartados anteriores) a que el pasto disponible al inicio de la estación de crecimiento no sea suficiente para tamponar las situaciones críticas que puedan alcanzarse. Proponemos por lo tanto actuar sobre las poblaciones de grandes herbívoros para conseguir una reducción importante en su efecto sobre el pasto. No conocemos ningún criterio distinto a nuestra propia experiencia personal o nuestro conocimiento de la situación que nos permita optar, dentro de unos límites, por uno u otro porcentaje de reducción en el efecto de los grandes herbívoros. Así, dicha reducción no debe ser excesiva como para que se desencadenen procesos

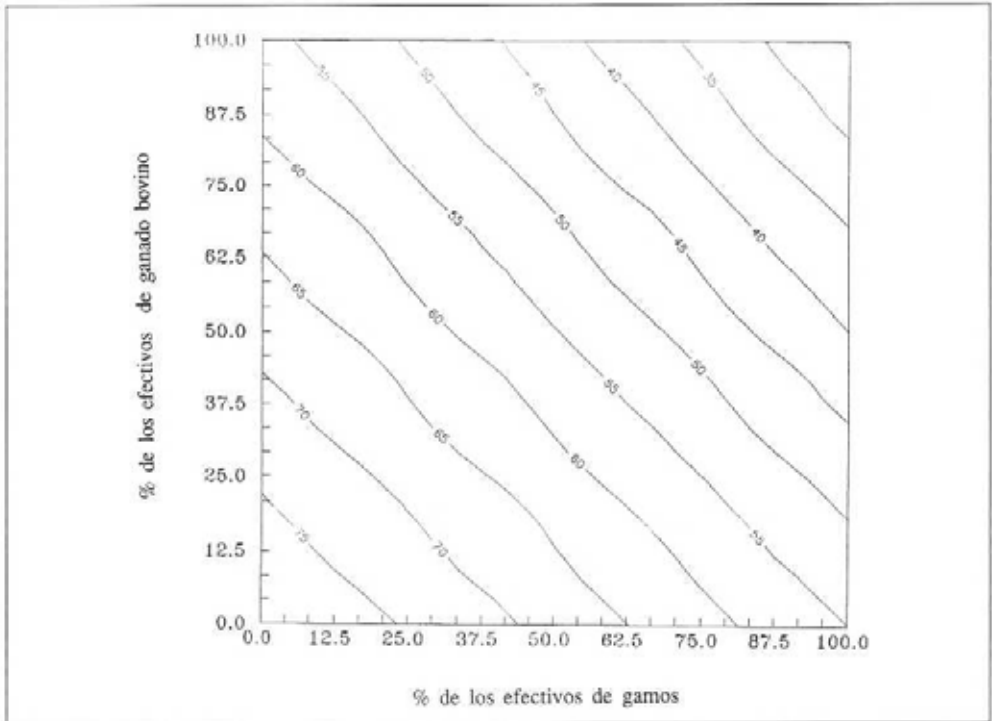


Figura 6.2

Efecto de la reducción conjunta de gamos y vacas sobre el porcentaje de biomasa producida en un ciclo anual que permanece al inicio del siguiente ciclo.

degenerativos del pastizal, pero tan poco tan escasa como para no mostrar efecto apreciable en los niveles de disponibilidad de biomasa durante el periodo más crítico del ciclo anual.

Consideramos que una reducción del efecto de los grandes herbívoros sobre la biomasa hasta suponer tan sólo un 60 % de la materia vegetal producida colocaría a los pastizales de La Vera en una situación más deseable que la detectada en la RBD con la densidad actual de ungulados. Esta reducción en el efecto conjunto desde un 75 % hasta el 60 % no es lo suficientemente dramática como para afectar negativamente a la dinámica de vegetación herbácea. Sin embargo sí permitiría alcanzar un nivel de disponibilidad de pasto al inicio de febrero considerablemente mayor, y por lo tanto más adecuado para tamponar situaciones críticas derivadas de un retraso en la consecución de los niveles «normales» de producción vegetal. Para conseguir este efecto hay que fijar unas cargas ganaderas más adecuadas a los niveles de producción vegetal observados, para lo que bastaría reducir (de acuerdo con la figura 6.2) los efectivos de vacas y gamos en un 25 % sobre los niveles poblacionales alcanzados actualmente en La Vera de la Reserva Biológica. Puesto que dichas densidades son de 42 gamos y 8 vacas por km² de promedio anual en La Vera de la Reserva, las densidades máximas que deberían alcanzar dichas especies en La Vera del Parque Nacional deberían ser de 32 gamos y 6 cabezas de ganado bovino por km² de pasti-

zales (igualmente expresadas como promedio anual), siempre y cuando las densidades de ciervos y caballos no superaran unas densidades medias anuales de 20 y 3 individuos, respectivamente, por km' de pastizal.

Sugerimos como medida práctica de manejo de las poblaciones de grandes herbívoros de Doñana, encaminada a reducir su efecto sobre la biomasa vegetal, evaluar los efectivos poblacionales de cada especie en distintos períodos del año. Sería necesario actuar sobre cada una de dichas poblaciones en el caso de que se detectaran unas densidades medias superiores a 39 gamos por km de pastizal de La Vera entre los meses de noviembre a enero. y 34 ciervos, 8 vacas y 3.5 caballos por km' entre agosto y octubre.

En cualquier caso no resultaría una medida conveniente la eliminación por completo. ni siquiera la reducción en un porcentaje muy elevado, de ninguna de las cuatro especies de grandes herbívoros presentes en Doñana. El pastoreo por grandes fitófagos se ha revelado como una herramienta útil para el manejo de espacios naturales. En una situación de pastoreo equilibrada distintas especies de grandes herbívoros (diferentes en tamaño. dieta y requerimientos) ejercen efectos complementarios sobre la vegetación, potenciando su diversidad, calidad e incluso productividad. Los herbívoros de menor tamaño (lagomorfos y algunas especies de aves) se pueden ver favorecidos por la presencia de una comunidad diversa de grandes fitófagos siempre que las presiones de pastoreo no alcancen unos valores críticos. Tanto el incremento desmesurado de las cargas ganaderas como la eliminación por completo o la reducción exagerada de una de las especies de ungulados de Doñana podría dar lugar a cambios drásticos en la vegetación y en las poblaciones de pequeños herbívoros.

7. CONSIDERACIONES FINALES

En relación con la propuesta de manejo del apartado anterior, querernos exponer una serie de consideraciones finales que afectan de alguna manera tanto al manejo de las especies animales involucradas como a las limitaciones de la aproximación que hemos realizado a la estima de la capacidad de carga de La Vera de Doñana.

En primer lugar, querernos remarcar que en este estudio nos hemos limitado a considerar tan sólo el efecto de los grandes herbívoros de Doñana sobre los pastizales de La Vera, sin tener en cuenta el efecto derivado de la presencia de estos animales en otras comunidades vegetales ajenas a esta zona del Parque. Es importante señalar esto puesto que los ciervos y las vacas son responsables de un efecto sobre el matorral y el arbolado que parece comprometer seriamente la regeneración natural de la vegetación autóctona en Doñana (SORIGUER, 1988); sin embargo, si analizamos exclusivamente el papel de los primeros sobre la vegetación herbácea de La Vera, las propuestas de actuación que podamos ofrecer no contemplarán la necesidad de reducir su densidad. Por otra parte, una elevada proporción de la superficie del Parque está ocupada por la marisma, que engloba a un conjunto de comunidades vegetales que tan poco han sido muestreadas para este estudio. Esta zona se encuentra compartimentada por un alambrado que limita el trasiego de vacas y caballos, dos especies que en algunas fincas de la marisma se encuentran en densidades muy elevadas. En este trabajo proponemos que no se reduzca la densidad de caballos en La Vera siempre que esta se mantenga dentro del límite marcado, pero sin embargo sabemos que en algún punto de la marisma, fuera de la zona de estudio, el efecto del ganado equino sobre la vegetación es de una magnitud poco deseable.

Finalmente, queremos hacer referencia a las limitaciones inherentes a una aproximación como la aplicada en este estudio a la evaluación de la capacidad de carga de una zona. Son limitaciones a la validez de las conclusiones alcanzadas que vienen dadas por la simplificación necesaria que hay que adoptar para abordar un problema tan complejo como el que nos ha ocupado. La simplificación ha consistido fundamentalmente en reducir la posibilidad de variación en alguno de los parámetros estimados y en el comportamiento alimenticio de las especies de herbívoros. Entre otras de menor importancia queremos resaltar las siguientes limitaciones:

1) Los muestreos de vegetación se han realizado tan sólo durante dos años consecutivos. La magnitud de la variabilidad temporal en los niveles de producción y disponibilidad de biomasa debe ser mayor que la reflejada por nuestros datos, ya que depende fundamentalmente de factores climatológicos. Como consecuencia, el efecto real de la comunidad de grandes herbívoros sobre la vegetación herbácea de La Vera se ve igualmente sometido a una fluctuación en su intensidad, directamente relacionada con las variaciones en la incidencia de dichos factores ambientales.

2) En este estudio no hemos evaluado el efecto de herbívoros de menor tamaño. El efecto de los lagomorfos fue analizado por SORIGUER (1983), que estimó el consumo de estos animales en un 20 % de la materia vegetal producida en el pastizal seco de La Vera durante un ciclo anual completo. Considerando que los cercados de exclusión utilizados en este estudio permiten el libre acceso de los conejos al interior, nuestras estimas han sido realizadas sobre unos niveles de reducción en la biomasa disponible tras el consumo de la porción correspondiente a los lagomorfos. No obstante, la presencia de conejos en otras comunidades de la zona de estudio distintas al pastizal seco es muy escasa o nula, mientras que la incidencia de otros fitófagos de pequeño tamaño (liebres, gansos, etc.) puede ser alta durante algunos períodos estacionales en alguna comunidad.

3) La valoración del efecto de cada especie como un porcentaje de reducción en la disponibilidad total de biomasa es una aproximación válida pero poco precisa. El efecto de cada especie de herbívoro derivado del consumo difiere del de las demás en las plantas en las que se centra, no afectando de una forma uniforme a la totalidad de la vegetación.

4) Hemos asumido que los herbívoros mientras permanecen en La Vera se alimentan exclusivamente de pasto. Esto no es estrictamente cierto ya que la proporción de plantas herbáceas de gran porte o juncos en sus dietas puede variar en un rango de magnitudes no considerado en este estudio.

5) Los requerimientos de biomasa y nutrientes de los grandes herbívoros han sido considerados constantes y estimados en base a referencias bibliográficas. Sin embargo los requerimientos pueden variar con respecto a los estimados dada su dependencia de variables ambientales, tipo de alimento consumido, peso del animal, raza (en animales domésticos), etc.

A pesar de lo señalado en estos cinco puntos, considerarnos que estas limitaciones no afectan substancialmente a los resultados obtenidos en el estudio, por lo que las propuestas de manejo expuestas en apartados anteriores siguen conservando su validez inicial.

8. CONCLUSIONES

1. Los niveles de disponibilidad de biomasa y las características de la vegetación herbácea de La Vera de Doñana reflejan una situación de sobrepastoreo por grandes herbívoros. Las comunidades vegetales que muestran unos síntomas más claros son el pastizal seco, el pacil y la veta.

2. La oferta instantánea de proteína y energía en el pasto y sus niveles de producción alcanzan valores suficientemente elevados como para garantizar el mantenimiento de las cargas ganaderas detectadas en La Vera en distintos períodos estacionales, incluidos los de mínima disponibilidad.

3. El efecto conjunto debido a la comunidad de grandes herbívoros sobre la biomasa de la vegetación herbácea supone, como mínimo, una reducción del 75 % en la cantidad total que se encontraría disponible en su ausencia.

4. El efecto de las inundaciones en los años húmedos se suma al de los grandes herbívoros, reduciéndose aún más el porcentaje de la biomasa vegetal producida en un período anual que permanece hasta el inicio de la siguiente estación de crecimiento vegetativo del pasto.

5. Las cargas ganaderas detectadas inciden de una forma muy marcada sobre las características de la vegetación herbácea, encontrándose el límite de la capacidad de carga de los pastizales de La Vera de Doñana muy próximo a las densidades observadas.

6. El período más crítico del ciclo anual en cuanto a disponibilidad de biomasa y nutrientes es el comprendido entre noviembre y enero. En este período la producción primaria es muy baja, la biomasa disponible es mínima y las inundaciones reducen considerablemente la superficie utilizable por los grandes fitófagos.

7. La comunidad vegetal que soporta la mayor presión de pastoreo en el período más crítico del ciclo anual es el pastizal seco. Durante este período, y al perma-

necer inundada, el papel de la marisma como fuente alternativa de recursos es nulo. mientras que el monte blanco de transición a La Vera juega un papel clave en el mantenimiento de la comunidad de fitófagos.

8. Las cuatro especies de grandes herbívoros no contribuyen homogéneamente a la situación de sobrepastoreo detectada. El efecto de los gamos y del ganado bovino es mucho mayor que el debido a ciervos o caballos. La contribución relativa de los gamos al sobrepastoreo es próxima al 50 % durante el periodo más crítico del año.

9. Una reducción del 25 % en los efectivos de gamos y vacas observados en la RBD tendría como consecuencia una reducción desde un 75 % hasta un 60 % en el efecto conjunto de los grandes fitófagos sobre los niveles de disponibilidad de la biomasa producida en cada ciclo anual.

10. Como medida de manejo de las poblaciones de ungulados de Parque Nacional de Doñana encaminada a reducir el efecto negativo de los mismos sobre los pastizales de La Vera se propone fijar unas densidades máximas para cada especie. Dichas densidades no deberían superar unos valores medios de 39 gamos por km² entre los meses de noviembre y enero, y 34 ciervos, 8 vacas y 3.5 caballos por km² entre agosto y octubre.