

# DISTRIBUCIÓN ECOLÓGICA DE LOS BREZOS (*ERICA AUSTRALIS*, *E. SCOPARIA*, *E. ARBOREA* Y *CALLUNA VULGARIS*) EN LA REGIÓN DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR.

Fernando Ojeda / Dpto. de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla.

## RESUMEN

*Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea* y *Calluna vulgaris* son las especies de brezo más abundantes en los brezales sobre suelos ácidos derivados de arenisca de la región del Estrecho de Gibraltar. Aunque su morfología y sus requerimientos ecológicos son similares, estas cuatro especies están segregadas espacialmente en el paisaje vegetal. Ello se ha explicado como resultado de la adaptación a condiciones extremas, la competencia interespecífica y estrategias que posibilitan la coexistencia.

*Erica australis* es el brezo dominante en crestas y cumbres de las montañas, sobre suelos poco desarrollados, con un pH muy bajo y un contenido elevado de aluminio soluble. *Erica scoparia* es abundante en las laderas intermedias, sobre suelos más desarrollados y con una concentración de aluminio menos elevada. *Calluna vulgaris* coexiste en las comunidades con estas dos especies. *Erica arborea* queda relegada a comunidades donde las otras tres especies de brezo no tienen éxito.

Las principales diferencias entre ambos lados del Estrecho de Gibraltar son una menor abundancia generalizada de *E. australis*, *E. scoparia* y *Calluna*, y una presencia dominante de *E. arborea* en el lado marroquí. Los niveles elevados de perturbación parecen estar relacionados con estas diferencias.

## ABSTRACT

*Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea* and *Calluna vulgaris* are the most abundant heath species in heathlands on acidic, sandstone derived soils of the Strait of Gibraltar region. Despite their ecological requirements being similar, these four species are spatially segregated in the landscape. That has been explained as a result of adaptation to extreme conditions, interspecific competition, and strategies enabling coexistence.

## Comunicaciones

*Erica australis* is the dominant heath species on mountain ridges and summits, on poor, scarce soils, with a very low pH and high soluble aluminium. *Erica scoparia* is abundant on middle slopes, on deeper soils with lower aluminium. *Calluna vulgaris* coexists in the communities with these two species. *Erica arborea* is relegated to communities where the other three heath species do not succeed.

Major differences between both sides of the Strait of Gibraltar are a lesser generalized abundance of *E. australis*, *E. scoparia* and *Calluna*, and a dominant presence of *E. arborea* at the moroccan side. High disturbance regimes might be related to these differences.

### INTRODUCCIÓN

En ecología, la competencia es el efecto negativo que un organismo ejerce sobre otro mediante el consumo o control del acceso a un recurso limitante (e.g. nutrientes, luz). Aunque su importancia en la organización y estructura de las comunidades ha sido cuestionada en los últimos años (Silvertown & Law 1987; Wilson *et al.* 1987; Bond *et al.* 1992), la competencia parece jugar un papel relevante en la segregación ecológica y coexistencia de especies congéneres o estrechamente relacionadas (Lamont *et al.* 1989; Mustart & Cowling 1993; Richardson *et al.* 1995). No obstante, factores como la perturbación limitan en gran medida los efectos de la competencia entre especies (Grime 1979; Bazzaz 1987; Tilman 1988).

En la región del Estrecho de Gibraltar (sur de España y norte de Marruecos) pueden distinguirse diferentes tipos de comunidades vegetales dominadas por brezos (i.e. brezales). Su presencia en el paisaje está determinada principalmente por la existencia de suelos ácidos y pobres en nutrientes derivados de areniscas oligomiocénicas y por un clima mediterráneo suavizado (Ojeda *et al.* 1994, 1995, 1996a). El fuego, la roza y el pastoreo constituyen los principales factores de perturbación de estos brezales, siendo los niveles de roza y sobrepastoreo (principalmente por cabras) más elevados en las comunidades marroquíes (Ojeda *et al.* 1994).

Estos brezales han sido tradicionalmente considerados como representantes meridionales del brezal europeo templado (Rivas Martínez 1979) o como interdigitaciones entre el brezal europeo y el matorral mediterráneo (de Benito 1948). Sin embargo, a pesar de la existencia de conexiones florísticas con los brezales europeos, los niveles relativamente elevados de diversidad y endemismo confieren a estos brezales una entidad propia como tipo de vegetación dentro de la vegetación mediterránea (Ojeda *et al.* 1996).

Los brezos tienen su óptimo ecológico en ambientes adversos para la mayoría de las plantas (Groves 1981; Woolhouse 1981; Oliver 1991), donde crecen gracias a la asociación simbiótica con hongos micorrícicos (Lamont 1982). Los suelos derivados de areniscas del Estrecho de Gibraltar se caracterizan no sólo por su escasa fertilidad sino también por su riqueza en aluminio soluble (Ibarra 1993; Ojeda *et al.* 1995, 1996a), una situación de toxicidad limitante para el desarrollo vegetal en general (Woolhouse 1981).

*Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea* y *Calluna vulgaris* son las especies de brezos más frecuentes en la región del Estrecho de Gibraltar (Rodríguez *et al.* 1994; Ojeda 1995). Aunque en la mayoría de los casos dos o más de estas especies coexisten en un brezal, se ha observado una cierta segregación ecológica de las mismas a lo largo del gradiente ambiental relacionado con la topografía, la acidez y la fertilidad de los sustratos (Ojeda *et al.* 1996a). Los requerimientos ecológicos de estas cuatro especies son aparentemente similares: suelos ácidos de escasa fertilidad, clima suavizado y exposiciones soleadas (de Benito 1948; Aubert 1978; Rodríguez *et al.* 1994). Asimismo, su morfología es también muy similar: plantas leñosas de porte mediano y hoja pequeña, con un engrosamiento basal y subterráneo del tallo (no en *Calluna*), denominado

lignotubérculo o cepa. Las tres especies de *Erica* tienen la capacidad de rebrotar a partir de la cepa y regenerar su parte aérea cuando ésta es destruída por el fuego o la roza (Rodríguez *et al.* 1994). *Calluna* es incapaz de rebrotar; sin embargo, las poblaciones de esta especie se regeneran de manera muy efectiva a partir de la germinación y establecimiento de nuevas plántulas (Ojeda *et al.* 1996b; Salvador *et al.* 1996).

En este estudio se describen en primer lugar los patrones de distribución de *Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea* y *Calluna vulgaris* en un gradiente ambiental predominante relacionado con la acidez y el contenido en aluminio soluble de los sustratos. Seguidamente, se considera la segregación ecológica de estas cuatro especies en el gradiente ambiental a ambos lados del Estrecho de Gibraltar como reflejo de la posible existencia de fenómenos de competencia interespecífica y de diferencias entre especies en la respuesta a las perturbaciones.

## MÉTODOS

### Determinación del gradiente ambiental.

Se han considerado 31 muestras de comunidades vegetales en la zona norte del Estrecho (a partir de ahora Algeciras) y 32 en la zona sur (a partir de ahora Tánger). En cada una se ha registrado la altitud y se han medido los valores de pH y el contenido en aluminio cambiante del suelo. A partir de estas tres variables ambientales se ha realizado un análisis de componentes principales (PCA) en cada uno de los dos subconjuntos de muestras. Tanto para Algeciras como para Tánger, el primer eje del PCA recogió más del 70% de la varianza para el pH y el contenido en aluminio, estando positivamente correlacionado con la primera variable y negativamente con la segunda. Así pues, las coordenadas de ordenación de las muestras en el primer eje del PCA se han considerado como la posición de las mismas en el principal gradiente ambiental, relacionado con la acidez y el contenido en aluminio de los sustratos.

### Descripción de los patrones de distribución.

Se ha cuantificado la cobertura de las cuatro especies de brezo en cada una de las muestras mediante transectos lineares de 100m. Seguidamente, se han representado gráficamente los valores de cobertura de cada especie en cada una de las muestras frente a su posición en el primer eje del PCA. Esto se ha hecho de forma independiente a cada lado del Estrecho. Cada una de las nubes de puntos se ha ajustado a una curva, usando para ello técnicas de regresión no lineal. De este modo, se obtiene una representación gráfica sencilla de los patrones de distribución de cada especie en el gradiente ambiental a ambos lados del Estrecho.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Figura 1 se representan gráficamente los patrones de distribución de las cuatro especies de brezo en el gradiente ambiental. Las principales diferencias detectadas entre ambas penínsulas han sido a) una menor presencia generalizada de *E. australis*, *E. scoparia* y *Calluna* en las comunidades marroquíes y b) una presencia prácticamente dominante de *E. arborea* en Tánger, a lo largo de todo el gradiente ambiental.

*Erica australis* presenta una mayor cobertura en situaciones extremas de acidez y riqueza en aluminio soluble. *Erica scoparia*, sin embargo, se distribuye a lo largo de todo el gradiente ambiental, siendo más abundante en situaciones intermedias, i.e. más favorables, del gradiente. *Erica australis* parece tener una tolerancia elevada a suelos muy ácidos y ricos en aluminio soluble, propios de los brezales de cumbre o 'herrizas' (Rodríguez *et al.* 1994; Ojeda 1995), compitiendo allí de forma eficaz con otras especies de brezo. *Erica scoparia*, en cambio, parece competir eficazmente en brezales y

## Comunicaciones

sotobosques de alcornoques sobre suelos ácidos más profundos, donde la concentración de aluminio es menos elevada. Aunque en el área de estudio *E. australis* y *E. scoparia* se han asociado a suelos ácidos derivados de arenisca (Ojeda *et al.* 1996a), su hipotética mayor capacidad de competencia en distintas condiciones edáficas explicaría la segregación de estas dos especies en el gradiente ambiental (Fig. 1).

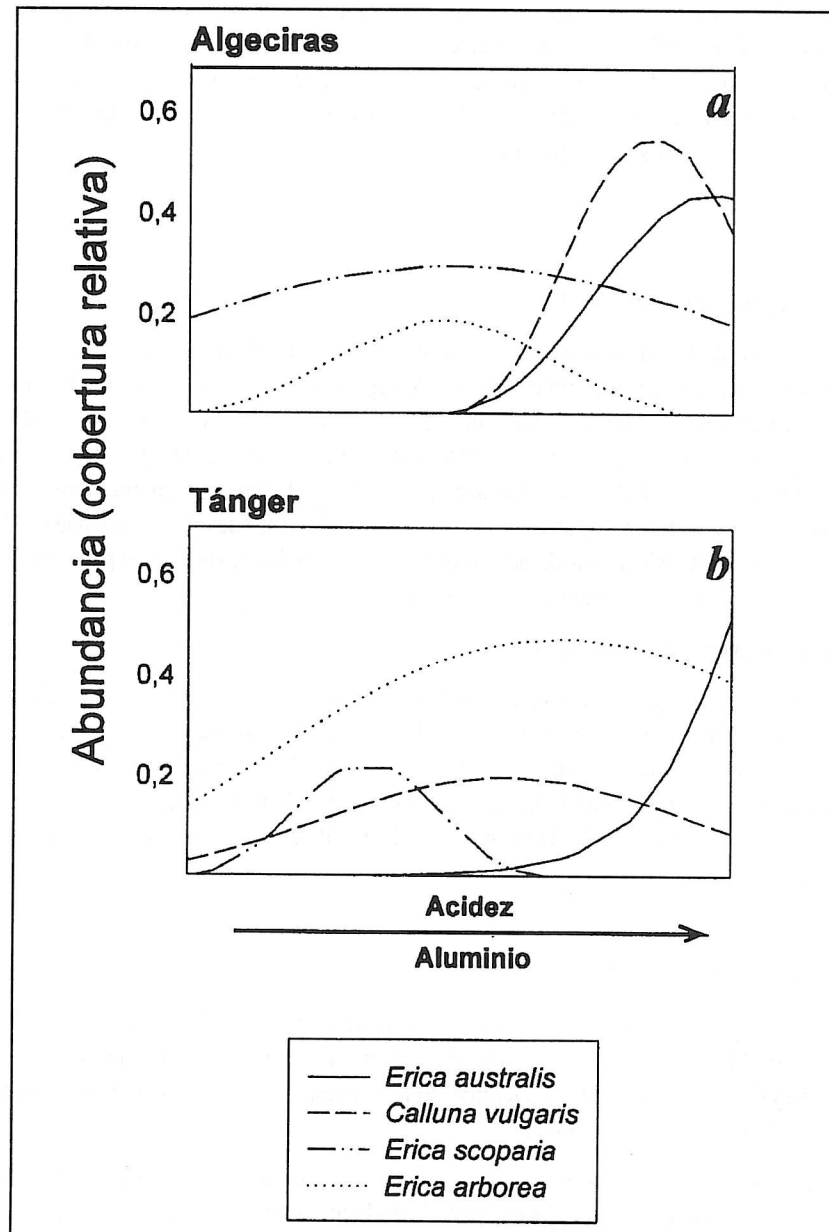


Figura 1. Representación gráfica de los patrones de distribución de *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris* en el gradiente ambiental de acidez y contenido en aluminio a ambos lados del Estrecho de Gibraltar.

Los requerimientos ecológicos de *Calluna* son similares a los de las dos especies anteriores. Su solapamiento con *Erica scoparia* y, sobre todo, con *E. australis* refleja una capacidad de coexistencia considerable con estas especies. Esta capacidad de coexistencia puede explicarse por sus modos contrastados de regeneración. *Calluna* tiene unos niveles elevados de germinación y establecimiento de plántulas tras las perturbaciones, colonizando las zonas descubiertas en las comunidades, mientras que *E. australis* y *E. scoparia* tienen unos niveles muy bajos de incorporación de nuevos individuos y, por el contrario, unos niveles elevados de rebrote (Ojeda *et al.* 1996b; Salvador *et al.* 1996). Estas diferencias en el 'nicho de regeneración' (cf. Grubb 1977) permiten la coexistencia de especies potencialmente competidoras (Grubb 1977; Bond *et al.* 1992; Enright & Lamont 1992).

*Erica arborea* ha sido tradicionalmente considerada una especie asociada a comunidades con un relativo alto grado de conservación (de Benito 1948; Rivas-Martínez 1987; Galán de Mera 1993; Paraskevopoulos *et al.* 1994). Su relativa menor presencia en la zona norte del Estrecho (Fig. 1a), aparentemente asociada a los suelos ácidos más fértiles, bajo alcornocales y quejigares, parece ir en consonancia con esta apreciación. Sin embargo, en Tánger, *E. arborea* es mucho más abundante, y casi siempre el brezo dominante, a lo largo de todo el gradiente (Fig. 1b), tanto en brezales de cumbre como en sotobosques de alcornocales y quejigares.

Los niveles de perturbación son más elevados en Tánger, sobre todo los derivados de la roza y el sobrepastoreo (Ojeda *et al.* 1994). ¿Quiere esto decir que *E. arborea* tiene una capacidad fisiológica de resistencia a las perturbaciones superior a la de las otras tres especies de brezo? Aunque esta pregunta sólo podrá ser respondida mediante la realización de un diseño experimental, en el registro polínico de la península tingitana correspondiente al Holoceno los mayores niveles de abundancia de *E. arborea* coinciden con épocas de perturbaciones intensas (Reille 1977). Una mayor tolerancia fisiológica a las perturbaciones le conferiría a *E. arborea* una mayor capacidad de competencia en situaciones extremas de perturbación. En Algeciras, donde la roza y el pastoreo no alcanzan niveles tan elevados, *E. arborea* sería excluida de las herrizas y los brezales abiertos de laderas intermedias por *E. australis* y *E. scoparia*, competidoras superiores en tales situaciones. Su presencia aparentemente relegada a alcornocales umbríos y quejigares puede explicarse no por éxito competitivo en situaciones de mayor fertilidad sino por una mayor tolerancia a la escasez de luz, situación bajo la cual no parecen poder desarrollarse las otras especies de brezo.

## CONCLUSIONES

*Erica australis* parece presentar una elevada tolerancia fisiológica a situaciones extremas de acidez, escasa fertilidad y alto contenido en aluminio. *Erica scoparia*, en cambio, es abundante bajo condiciones menos extremas, sobre suelos más profundos, compitiendo allí eficazmente con *E. australis*. *Calluna* coexiste en las comunidades con estas dos especies gracias a sus estrategias contrastadas de regeneración. Por último, *E. arborea* queda relegada a comunidades donde no se desarrollan de forma exitosa otras especies de brezo. Su mayor abundancia en Tánger puede estar condicionada por una mayor intensidad de las perturbaciones.

Así pues, la segregación ecológica de *Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea* y *Calluna vulgaris* en la región del Estrecho puede explicarse como resultado de la competencia interespecífica y de estrategias que posibilitan la coexistencia. Los niveles de perturbación explican las principales diferencias entre ambas penínsulas. No obstante, sería deseable la realización de estudios experimentales dirigidos a cuantificar la tolerancia fisiológica de las cuatro especies a condiciones extremas de acidez y a niveles elevados de perturbación.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado por la National Geographic Society (grant 4474/91) y por la DGICYT (PB91-0894 y PB95-0551). Agradezco a Javier Sánchez, director del Parque Natural Los Alcornocales, su apoyo logístico y el interés por mi investigación. También quiero agradecer a las autoridades marroquíes a través de su Consulado en Málaga las gestiones realizadas para permitirme trabajar en la orilla sur del Estrecho. Juan Luis González Molinillo me ayudó enormemente en los muestreos de campo en Marruecos. Gracias, Moli.

## REFERENCIAS

- AUBERT, G. 1978. Relations entre le sol et cinq espèces d'ericacées dans le sud-est de la France. *Oecologia Plantarum* 13(3): 253-269.
- BAZZAZ, F.A. 1987. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. En: A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, pp. 245-272.
- BOND, W.J., R.M. COWLING & M.B. RICHARDS 1992. Competition and coexistence. En R.M. Cowling (ed.), *The Ecology of Fynbos. Nutrients, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 206-225.
- DE BENITO, N. 1948. *Brezales y brezos*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- ENRIGHT, N.J. & B. LAMONT 1992. Recruitment variability in the resprouting shrub *Banksia attenuata* and non-sprouting congeners in the northern sandplain heaths of south western Australia. *Acta Oecologica* 13(6): 727-741.
- GALÁN DE MERA, A. 1993. *Flora y vegetación de los términos municipales de Alcalá de los Gazules y Medina Sidonia*. Tesis doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- GRIME, P.J. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- GROVES, R.H. 1981. Heathland soils and their fertility status. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Analytical studies. Ecosystems of the World*. 9B. Elsevier, Amsterdam, pp. 143-150.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological review* 52: 107-145.
- IBARRA, P. 1993. *Naturaleza y hombre en el sur del Campo de Gibraltar: un análisis paisajístico integrado*. Junta de Andalucía, Sevilla.
- LAMONT, B. 1982. Mechanisms for enhancing nutrient uptake in plants, with particular reference to mediterranean South Africa and Western Australia. *Botanical Review* 48(3): 597-689.
- LAMONT, B., N.J. ENRIGHT & S.M. BERGL 1989. Coexistence and competitive exclusion of *Banksia hookeriana* in the presence of congeneric seedlings along a topographical gradient. *Oikos* 56: 39-42.
- MUSTART, P.J. & R.M. COWLING 1993. The role of regeneration stages in the distribution of edaphically restricted fynbos proteaceae. *Ecology* 74(5): 1490-1499.
- OJEDA, F. 1995. *Ecología, biogeografía y diversidad de los brezales del Estrecho de Gibraltar (sur de España y norte de Marruecos)*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- OJEDA, F., J. ARROYO & T. MARAÑÓN 1994. Diversidad y conservación de las comunidades vegetales del Estrecho de Gibraltar. *Almoraima* 11: 125-129.
- OJEDA, F., J. ARROYO & T. MARAÑÓN 1995. Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biological Conservation* 72: 61-72.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO 1996a. Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity on both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science* 7: 63-72.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO 1996b. Postfire regeneration of a mediterranean heathland in southern Spain. *International Journal of Wildland Fire* 6: 1-10.
- OLIVER, E.G.H. 1991. The ericoideae (Ericaceae) - a review. *Contributions to the Bolus Herbarium* 13: 158-208.
- PARASKEVOPOULOS, S.P., G.D. IATROU & J.D. PANTIS 1994. Plant growth strategies in evergreen-sclerophyllous shrublands (Maquis) in central Greece. *Vegetatio* 115: 109-114.
- REILLE, M. 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc Septentrional). *Recherches francaises sur le Quaternaire*, INQUA 1977. Supl. Bull. AFEQ 1977-1, 50: 53-76.
- RICHARDSON, D.M., R.M. COWLING, B.B. LAMONT & J. HENSBERGEN 1995. Coexistence of *Banksia* species in southwestern Australia: the role of regional and local processes. *Journal of Vegetation Science* 6(3): 329-342.
- RIVAS MARTÍNEZ 1979. Brezales y jarales de Europa Occidental. *Lazaroa* 1: 16-119.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1987. *Mapas y memoria de las series de Vegetación de España* (1:400000). ICONA, Madrid.
- RODRÍGUEZ, M., S. RUIZ & F. OJEDA 1994. Caracterización ecológica de tres especies del género *Erica* L. en las sierras del Aljibe y Campo de Gibraltar. *Almoraima* 11: 215-221.
- SALVADOR, F., S. RUIZ, F. OJEDA, J. ARROYO & T. MARAÑÓN 1996. Regeneración del brezal en el Campo de Gibraltar. *Almoraima* 15: 145-154.
- SILVERTOWN, J. & R. LAW 1987. Do plants need niches?. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 24-26.
- TILMAN, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey.
- WILSON, J.B., H. GITAY & A.D.Q. AGNEW 1987. Does niche limitation exist?. *Functional Ecology* 1: 391-397.
- WOOLHOUSE, H.W. 1981. Soil acidity, aluminium toxicity and related problems in the nutrient environment of heathlands. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Analytical studies. Ecosystems of the World*. 9B. Elsevier, Amsterdam, pp. 215-224.