

**ESTRUCTURA Y VARIABILIDAD DE LAS NEMATOCENOSIS
EN RELACION CON DIVERSOS FACTORES BIOTICOS Y
ABIOTICOS DEL MEDIO EN UNA VAGUADA ADEHESADA DEL
OESTE ESPAÑOL**

Por

J. J. IBÁÑEZ*, A. BLANCO**, A. BELLO* y J. L. REVUELTA**

SUMMARY

**STRUCTURE AND VARIABILITY OF THE NEMATOCENOSIS IN
RELATION TO DIFFERENT BIOTIC AND ABIOTIC FACTORS IN A
“ADEHESADO” VALLEY IN WESTERN SPAIN**

The edaphic nematocenosis structure on a valley representative of the “dehesas” of Western Spain (Salamanca) has been analyzed. The results verify that the nematode communities in these “silvopastoral” ecosystems occur in spatial mosaics conditioned by vegetation distribution and its microclimatic consequences, as well as by the dynamic of the energy and material fluxes. The composition in trophic groups of nematode communities have intermediate characteristics between the typical forest and pasture lands. In such a way, microbivorous and bacteriophagous appear better represented in woodlands, while the phytophagous are more abundant in open pasturage lands, in direct relation to its biomass.

Nematode populations increase their size from higher points in the slopes (fertility export) towards the lower parts (fertility import), being greater the increase in free-living than in plant-parasitic nematodes. Likewise, the nematocenosis are more abundant in open pasture grounds than in those under canopy trees. It also must be said that Northern slopes present larger nematode populations than those of South orientation.

Finally, the abundance and diversity of these taxocenosis have been studied in relation to the aforesaid biotic and abiotic factors, that are representative factors of the Western and Southwestern Iberian Peninsula.

INTRODUCCION

Durante los últimos años, las publicaciones realizadas sobre diversos aspectos relacionados con los sistemas adehesados de la Península Ibérica han adquirido un desarrollo exponencial. Sin embargo, se advierte un claro sesgo sectorial, de tal modo, que los temas relacionados con la ecología vegetal, gestión y antropología cultural se han desarrollado con preferencia a otros. Por estas razones, no es extraño que nuestro conoci-

* Instituto de Edafología y Biología Vegetal. C. S. I. C. Madrid.

** Centro de Edafología y Biología Aplicada. C. S. I. C. Salamanca.

miento sobre este tipo de sistemas agrosilvopastorales sea aún muy parcial.

Por su parte, la nematología se ha venido centrando tradicionalmente en sus aspectos fitopatológicos, dadas las graves repercusiones que estos organismos adquieren en lo concerniente a la producción agrícola. De este modo, aún se poseen pocos datos sobre su trascendencia en las transferencias de los flujos de energía y materiales en los diferentes biomas y ecosistemas terrestres, y ello, a pesar de el gran empuje que respecto al papel de la microfauna edáfica significó la ejecución del Programa Biológico Internacional (IBP).

El presente estudio, pretende contribuir a rellenar una de estas lagunas de las dehesas peninsulares. Con este motivo, se ha procedido a analizar la estructura y variabilidad de las nematocenosis en una vaguada adehesada de la provincia de Salamanca.

MATERIAL Y METODOS

Con objeto de analizar el impacto de diversos factores bióticos y abióticos sobre la estructura de las nematocenosis en una dehesa de encinas (*Quercus rotundifolia*) de la provincia de Salamanca, se escogió una vaguada típica situada en las proximidades de la localidad de Vecinos ($40^{\circ}46'$ - $40^{\circ}47'$ - $2^{\circ}10'$ - $2^{\circ}11'$). La zona de estudio se encuentra constituida por materiales pizarrosos que forman parte de los restos de la antigua penillanura castellana. Los suelos dominantes son del tipo Ranker y Cambisol (húmicos y dístricos) si bien hacia las zonas del fondo del valle aparecen con cierta frecuencia Cambisoles gleycos o Gleysoles, todos ellos de reacción ácida o neutra y texturas franco-limosas en superficie. La pendiente media es del 23% y la profundidad oscila entre los 30 y 60 cm. Los muestreos fueron realizados sobre los 20 cm superficiales de los suelos en dos laderas de una misma colina (con orientaciones NNE y SSW).

Para los estudios nematológicos se recogieron 14 muestras de suelo (seis bajo pastizal descubierto y ocho bajo la sombra de las encinas) en tres posiciones distintas de cada ladera (enclaves superior, medio e inferior). En la Tabla I, se exponen diversos datos analíticos de los suelos estudiados. Las técnicas empleadas son las que tradicionalmente se vienen utilizando en el Instituto de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca. Un estudio topoclimático de la vaguada estudiada puede encontrarse en los trabajos realizados por REVUELTA *et al.*, (1978a y b).

La extracción de las poblaciones de nematodos fue realizada según las directrices propuestas por DE GRISSE (1969), representándose los resultados (Tabla II) en forma de grupos tróficos (fitófagos, polífagos, bacteriófagos, fungívoros y depredadores). Los datos se han expresado en número de individuos por m^2 tras la aplicación de un factor de corrección al método de extracción aplicado (según WILLARD, 1972 en PETERSEN 1982 el procedimiento de DE GRISSE posee una eficacia del 36,5%).



TABLA I

Características ecológicas y físicas.

	Zona norte			Zona sur			Norte \bar{x}	Sur \bar{x}
	Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja	Bajo encina	
Indice cobertura (%):								
Gramíneas	27,0	30,0	51,0	23,0	20,0	46,0	38,0	37,0
Leguminosas	15,0	17,0	17,0	20,0	24,0	25,0	24,0	23,0
Compuestas	16,0	21,0	2,0	16,0	15,1	8,0	17,0	6,0
Total	58,0	68,0	70,0	59,0	59,0	79,0	79,0	66,0
Erosión	Media	Media	Poca	Poca	Mucha	Poca	Poca	Media
Drenaje								
Drenaje externo	Bueno	Exces.	Malo	Exces.	Bueno	Malo	Malo	Bueno
Drenaje interno	Malo	"	"	Malo	Malo	"	Exces.	Exces.
% Mat. Orgánica	1,9	2,4	5,5	2,2	2,8	5,9	2,5	2,4
pH	5,7	5,2	5,2	5,9	6,0	7,1	5,6	6,0
% Arcilla	6,4	8,4	8,5	11,4	7,4	6,4	9,8	10,3
% Limo	46,8	44,6	68,7	53,6	55,6	56,6	49,6	54,2
% Arena	46,8	47,0	22,8	35,0	37,0	37,0	40,5	35,4
Densidad real								
g. cm ⁻³	2,7	2,6	2,6	2,7	2,7	2,7	2,6	2,7
Densidad aparente								
g. cm ⁻³	1,2	1,3	1,1	1,1	1,3	1,3	1,2	1,3
pF 4,2	6,4	11,4	11,9	13,0	10,0	13,5	11,5	10,8
pF 2,7	20,8	32,0	32,8	29,6	24,5	30,8	30,1	28,3
R. U.	14,4	20,6	20,9	16,6	14,5	17,3	18,6	18,5
Permeabilidad mm/h.								
{ h ₁	86	146	35	23	95	25	102	96
{ h ₃	80	56	18	10	37	15	52	41
{ h ₂₄	40	30	15	9	16	14	26	17

TABLA II
Estructura de la nematocenosis en una vaguada adhesionada.

	Zona alta	Zona media	Zona baja	Ladera norte	Ladera sur	Pastizal	Encinar
Fitófagos	$1,30 \times 10^5$	$5,12 \times 10^5$	$8,21 \times 10^5$	$3,43 \times 10^5$	$1,69 \times 10^5$	$3,14 \times 10^5$	$1,98 \times 10^5$
Fungívoros	$2,92 \times 10^5$	$1,40 \times 10^5$	$1,14 \times 10^4$	$9,40 \times 10^4$	$7,59 \times 10^4$	$1,00 \times 10^5$	$6,91 \times 10^4$
Bacteriofagos	$4,36 \times 10^4$	$3,69 \times 10^4$	$2,77 \times 10^5$	$5,84 \times 10^4$	$4,43 \times 10^4$	$1,48 \times 10^4$	$8,79 \times 10^4$
Polífagos	$7,05 \times 10^4$	$1,91 \times 10^5$	$1,31 \times 10^5$	$9,13 \times 10^4$	$4,40 \times 10^4$	$1,02 \times 10^5$	$3,36 \times 10^4$
Depredadores	0,0	$3,36 \times 10^3$	0,0	$1,34 \times 10^3$	0,0	$1,34 \times 10^3$	0,0
Total nematodos	$5,36 \times 10^5$	$8,83 \times 10^5$	$1,35 \times 10^6$	$5,88 \times 10^5$	$3,33 \times 10^5$	$5,32 \times 10^5$	$3,89 \times 10^5$
Biomasa peso seco/peso húmedo	27/161	44/265	68/405	29/176	17/100	27/160	19/117
Razón fitófagos/formas libres	0,32	1,38	1,57	1,40	1,03	1,44	1,04
Riqueza total macrocós mica	11	12	10	11	10	11	11
Riqueza total microcós mica	7,0	6,5	6,2	6,9	6,1	6,0	7,0
Riqueza fitófagos macrocós mica	8	8	7	7	8	8	8
Riqueza fitófagos microcós mica	4,8	4,5	4,0	4,3	4,6	4,2	4,6
Diversidad fitófagos macrocós mica	1,39	1,42	1,54	1,42	1,78	1,41	1,96
Diversidad fitófagos microcós mica	1,30	1,12	0,85	1,07	1,11	0,91	1,20

UNIDADES: Tamaño de poblaciones en número de individuos m^2 ; Riquezas en grupos morfológicos (ver el texto); Diversidades en bits. Pesos secos y húmedos de las biomásas en mgrs/ m^2 .

RESULTADOS Y DISCUSION

Repercusiones de la topografía: El modelo de vaguada

En la Tabla II se han representado los datos promedio de la estructura de las nematocenosis para las posiciones topográficas elegidas en el modelo de vaguada. Como puede observarse, las poblaciones de nematodos incrementan su tamaño desde las zonas altas a las bajas de las laderas en correspondencia con el flujo de materiales y nutrientes (áreas de exportación y áreas de importación de fertilidad) y el grado de cobertura vegetal (Tabla I). La razón fitófagos/no fitófagos señala claramente como son los nematodos que se alimentan de las raíces de plantas vasculares los que inciden más acusadamente en esta dirección. El incremento en el número de fitófagos ladera abajo parece lógico, además si tenemos en cuenta la estrecha correspondencia entre biomasa área/biomasa radicular en los pastizales adhesionados salmantinos (BARRERA y GOMEZ GUTIERREZ, 1985 y GOMEZ GUTIERREZ y BARRERA, 1986), así como la mayor productividad primaria de los pastos de pie de ladera (GOMEZ GUTIERREZ *et al.*, 1980 y 1982). Por el contrario, los fungívoros aumentan el tamaño de sus poblaciones en sentido opuesto. Si se observan también las variaciones en las densidades de polífagos y bacteriófagos parece quedar claro como el gradiente distrofia-eutrofia en favor de la pendiente lleva otro aparejado en la microflora y microfauna edáfica. De este modo, en las cotas altas, los hongos y sus consumidores parecen adquirir una especial relevancia en el reciclado de nutrientes y la descomposición de la materia orgánica, mientras que ladera abajo y en relación con las condiciones de fertilidad son las bacterias y bacteriófagos los que van sustituyendo el papel de los organismos fúngicos. Asimismo, en líneas generales, las riquezas (basadas en el número de grupos morfológicos encontrados*) para el total de la nematofauna y para el conjunto de los fitófagos tienden a descender según se baja la cota. Lo mismo puede decirse de la diversidad microcósmica (es decir, de cada muestra) estimada según el índice Shannon-Weaver.

Por el contrario, el incremento de la diversidad macrocósmica (se considera como una sola unidad al conjunto de las muestras tomadas en cada posición topográfica) parece revelar un descenso en la riqueza de biotopos hacia la base de la ladera, (lo cual puede deberse entre otras causas al efecto homogeneizador del ganado sobre los enclaves más frecuentados; PUERTO y GOMEZ GUTIERREZ, 1978), pero un incremento en su grado de estructuración.

A modo de conclusión puede señalarse como la topografía incide de forma muy acusada en la estructura de las nematocenosis. De este modo, los enclaves más fértiles (fertilidad física y química) y mejor regados (GOMEZ GUTIERREZ *et al.*, 1982), así como los más taponados y frescos respecto a las fluctuaciones térmicas (REVUELTA *et al.* 1978h); en otras palabras, los del fondo de vaguada, son los que poseen poblaciones más numerosas, si bien descienden riquezas y diversidades. Como ya se volverá a comentar, no es infrecuente en las

* Los grandes grupos morfológicos de nematodos encontrados en el área de estudio son: *Pratylenchus*, *Helicorylenchus*, *Paratylenchus*, *Criconemoides*, *Xiphinema*, *Heterodera*, *Boleodorus*, *Tylenchus*, *Rhabditis*, *Alaymus*, *Dorylaimidos* y *Mononchus*.

comunidades de nematodos, la ausencia de relaciones entre diversidad y tamaño de sus poblaciones (YEATES, 1979). Los grupos tróficos de polífaos y depredadores (estos últimos muy escasos y poco frecuentes) se independizan, aunque sólo "en cierta medida", de las directrices anteriormente apuntadas.

Repercusiones de la orientación

PUERTO *et al.* (1980) constatan mediante indicadores florísticos una mayor xericidad y oligotrofia en las laderas orientadas a solana respecto a las de umbría, exceptuando los extremos del gradiente (cimas y pies de vaguada). Asimismo, las coberturas herbáceas suelen ser superiores en la umbría. A conclusiones similares llegan REVUELTA *et al.* (1978 a y b) y BLANCO y REVUELTA (en GOMEZ GUTIERREZ *et al.*, 1982) al abordar un estudio topoclimático en vaguadas salmantinas (los primeros autores abordaron el análisis de la vaguada utilizada en el presente estudio); señalando a su vez diferencias en las temperaturas medias anuales de 3 °C y una menor variabilidad térmica, especialmente en lo que concierne a las máximas de la umbría. Estos resultados parecen coincidir (Tabla I) con los que se dan en el área de estudio, por lo que ésta puede considerarse representativa de lo que acaece en las dehesas del oeste peninsular. Como puede observarse en la Tabla II, las poblaciones totales de nematodos son ostensiblemente más elevadas en la exposición norte (+ 43%).

Asimismo, parece demostrarse como los grupos tróficos más afectados en la solana son los fitófagos, polífaos y depredadores, es decir, los de mayor biomasa individual. Por el contrario, bacteriófagos y fungívoros (nematodos de pequeño tamaño y de marcada estrategia r-selección) aumentan sus densidades relativas en exposición sur. Sin embargo, riquezas y diversidades apenas difieren entre las distintas orientaciones, si bien los datos parecen apuntar a que en la solana las comunidades son más ricas en grupos morfológicos de formas de vida libre, mientras en las umbrías se invierte el proceso en favor de las fitófagas. YEATES (1979) señala la escasa correspondencia entre diversidad y tamaño de poblaciones en lo que concierne a las comunidades de nematodos en diversos biomas del mundo. Así pues, como puede observarse en clima mediterráneo, el déficit de humedad de las solanas en el período estival, sus más elevadas temperaturas y la mayor variabilidad térmica inciden negativamente en las poblaciones de nematodos, de tal modo que estas son menos numerosas y con un mayor peso específico de las estrategias vitales r - selección, adaptadas a condiciones ambientales más rigurosas (menor producción primaria y microclimas más secos y continentalizados).

Heterogeneidad inducida por el efecto del arbolado

El efecto de arbolado sobre el microclima, sotobosque y suelos en las dehesas, ha sido demostrado en numerosas ocasiones (IBAÑEZ, 1987). Asimismo su impacto sobre las estructuras de las nematocenosis parece

quedar bien patente si se observan los resultados expuestos en la Tabla II. De este modo puede constatarse como el tamaño de las poblaciones de nematodos es bastante superior en el pastizal no sujeto al efecto de sombra del dosel arbóreo. Por su parte, bajo el arbolado adquieren especial relevancia los fungívoros y bacteriófagos. Se trata de especies de pequeño tamaño y estrategia r-selección que se encuentran especialmente adaptadas a las drásticas fluctuaciones edafoclimáticas y alimentarias que se dan en los mantillos forestales. Por el contrario, en el pastizal descubierto dominan los grupos tróficos (fitófagos y polífagos) de mayor tamaño y escasa tasa reproductiva (estrategia de la k), señalando unas disponibilidades nutricionales más continuas y un medio más tamponado. Si bien en un análisis comparado de las nematofaunas de los principales biomas terrestres YEATES (1979) y PETERSEN (1982) no encuentran diferencias significativas de densidades entre bosques y zonas desforestadas, los estudios realizados por YUEN (1966) y EGUNJOBI (1971) señalan que para una misma zona bioclimática los ecosistemas pastorales poseen poblaciones de nematodos mucho más numerosas que los ecosistemas forestales. Asimismo, los cuatro autores citados convergen sobre el mayor peso específico de fitófagos y polífagos en pastos y de fungívoros y bacteriófagos en bosques. También parece existir un acuerdo en las escasas densidades de los depredadores en cualquier tipo de ecosistemas.

EGUNJOBI (1971) asocia bacteriófagos y fungívoros a los mantillos forestales, mientras fitófagos y polífagos parecen ser más abundantes en los suelos minerales. YEATES (1979) apunta a la distribución preferencial de las poblaciones de nematodos forestales en el horizonte de fermentación de hojarasca. YEATES y COLEMAN (1982), señalan como la distribución vertical de estos organismos en un perfil refleja la de la materia orgánica del suelo.

Como puede observarse, la estructura de las nematocenosis de los sistemas adeshados parece ser un fiel reflejo de la disposición del arbolado y de las repercusiones que éste tiene sobre el edafoclima, distribución vertical de la materia orgánica y densidad radicular. Así pues, en estos sistemas agrosilvopastorales se generan mosaicos en las nematocenosis de tal modo que, dependiendo de su localización, pueden asemejarse más a las de los pastizales desarbolados o a las de los bosques. Se constata también como la melanización de los perfiles de las áreas pastorales favorece el desarrollo de biocenosis de nematodos más estables y numerosas, pero de estrategias reproductoras menos agresivas. De este modo, SCOTT *et al.* (1977) señalan que en los pastizales no pastoreados de USA, el grupo energéticamente más importante dentro de los consumidores son los nematodos. Asimismo, ANDREWS *et al.* (1974) opinan que con frecuencia pudiera ocurrir que en ecosistemas pastorales la microfauna edáfica tuviera más impacto sobre la producción primaria que la del propio ganado.

No es, por tanto, extraño que se hayan encontrado en diversas ocasiones correlaciones positivas entre densidad de nematodos y producción primaria en pastizales. En nuestra opinión, parece muy factible

que la descomposición de la biomasa radicular (recuérdense las bajas razones biomasa aérea/subaérea en ecosistemas herbáceos) pase previamente por una invasión de hongos y nematodos "fitoparásitos". Posteriormente, por las aperturas abiertas por estos organismos penetrarían hongos y bacterias saprófitas para iniciar el proceso de descomposición.

Relación entre las nematocenosis de las dehesas y las de otros ecosistemas

No es objeto del presente estudio realizar una evaluación del papel de la nematofauna en la dinámica de los ecosistemas adherados, sino exclusivamente analizar la estructura y variabilidad de las nematocenosis en estos sistemas agrosilvopastorales y en relación con diversos factores bióticos y abióticos del modelo de vaguada. Sin embargo, abordaremos muy someramente el análisis comparado de las comunidades de nematodos respecto a las que se citan en la bibliografía en otros tipos de biomas y ecosistemas. Para ello, ha sido necesario homogeneizar los datos. De este modo, el tamaño estimado de las poblaciones ha sido corregido por un factor de eficiencia para el método de extracción empleado (PETERSEN, 1982a). Las estimas de las biomásas en peso fresco se han realizado suponiendo un peso medio de $0,3 \mu\text{g}/\text{individuo}$ (SOHLENIUS, 1980), mientras las de peso seco por otro de $0,06 \mu\text{g}/\text{individuo}$ (PETERSEN, 1982b). Diversas revisiones acerca de la importancia de las nematocenosis en los ecosistemas terrestres pueden encontrarse en las publicaciones de YEATES (1979), VINCIGUERRA (1979), SOHLENIUS (1980 y 1984), PETERSEN *et al.* (1982), RUSSEL (1984), WASILEWSKA (1984) y FRECKMAN (1982).

En líneas generales, puede decirse que las densidades de nematodos encontradas son muy bajas si se comparan con las que se dan en los pastizales de los biomas templados. Se asemejan a las que se dan en bosques tropicales y zonas semidesérticas. No obstante, en las zonas bajas de las vaguadas, las poblaciones, aún siendo bajas, adquieren los mismos órdenes de magnitud que en los biomas templados, lo cual parece lógico dadas las condiciones ambientales que se presentan.

De todas formas, sería necesario un muestreo periódico de todo un ciclo anual para poder confirmar los resultados encontrados. Los valores estimados de biomasa son exclusivamente orientativos, ya que como comentamos anteriormente, se han calculado a partir de coeficientes determinados en otros ambientes y no directamente sobre la comunidad estudiada. En todo caso, sí parece oportuno señalar el sesgo que debe producirse al comparar las nematocenosis bajo encinar y pastizal, ya que las diferencias reales a favor de las últimas deben ser mucho más acusadas, si se tiene en cuenta el gran tamaño medio de los polífagos en contra del mucho más diminuto de bacteriófagos y especialmente fungívoros. Lógicamente, dadas las limitaciones anteriormente descritas, las biomásas tienen que ser obligatoriamente bajas al comparar las nematocenosis de las dehesas con las de otros hábitats.

CONCLUSIONES

A lo largo del presente trabajo se ha podido contrastar la influencia de diversos factores bióticos y abióticos sobre la estructura de las nematocenosis de los sistemas adherados. De este modo queda patente como el tamaño de las poblaciones evoluciona paralelamente a los procesos de transferencia de energía y materiales en las laderas, de tal modo, que los enclaves más fértiles y con mayor productividad primaria son los que poseen mayores densidades. Asimismo, debido a la xericidad ambiental típica de los ambientes mediterráneos, las comunidades de nematodos son más abundantes en las orientaciones más húmedas y menos térmicas (umbría y pies de ladera). Por su parte, la presencia o ausencia del dosel arbóreo introduce un nuevo factor de heterogeneidad. Así, las nematocenosis bajo el arbolado son poco numerosas y tienden a asemejarse más a las típicas de los mantillos forestales (gran número de fungívoros y bacteriófagos; especies de pequeño tamaño y estrategia r-selección). Por su parte, las de los pastizales descubiertos son muy densas, emparentándose en gran medida a las estudiadas en otros ecosistemas pastorales (dominio de fitoparásitos y polífagos; taxones de gran tamaño y estrategia k-selección). Así pues, se confirma como las comunidades más estables en el tiempo se encuentran en pastizales, mientras en los bosques fluctúan con la fenología del mantillo y por lo tanto se encuentran adaptadas a variaciones microclimáticas y alimentarias más acusadas. A falta de datos más numerosos y de muestreo más prolongado, puede señalarse que si bien las estructuras de las nematocenosis son típicas del medio donde se encuentran (interfase bosque-pasto), son muy pobres cuantitativamente si se comparan con las de otras latitudes, con la excepción de los bosques de los biomas tropicales y algunos desérticos.

RESUMEN

Se ha analizado la estructura de las nematocenosis edáficas en un modelo de vaguada representativa de las dehesas del oeste español (Salamanca). Los resultados obtenidos confirman que las comunidades de nematodos de estos ecosistemas silvopastorales presentan mosaicos espaciales condicionados por la estructura de la vegetación y sus repercusiones microclimáticas, así como por la dinámica de los flujos de energía y materiales. La composición en grupos tróficos de las comunidades de nematodos revela características intermedias entre las que se dan en áreas típicamente forestales y pastorales. De este modo, los micróvoros o bacteriófagos adquieren una mayor representatividad bajo el dosel arbóreo, mientras que los fitófagos lo hacen en el pastizal descubierto y en relación directa con su biomasa.

Las poblaciones de nematodos incrementan su tamaño desde las zonas altas de las laderas (exportación de fertilidad) hacia las bajas (importación de fertilidad), siendo mayor el incremento en las formas de vida libre que en las fitoparásitas. Asimismo, las nematocenosis son más abundantes en el pastizal descubierto que en el protegido por la proyección de la copa. También cabe señalar que las laderas con orientación norte poseen comunidades de nematodos más numerosas

que las que acaecen en orientación sur. Finalmente, se ha estudiado la abundancia y diversidad de esta taxocenosis en relación con los factores bióticos y abióticos anteriormente mencionados, que son representativos de los procesos dominantes en todo el oeste y suroeste de la península ibérica.

BIBLIOGRAFIA

- ANDREUS, R.; COLEMAN, D. C.; ELLIS, J. E. & SINGH, J. S. 1974. Energy flow relationship in a shortgrass prairie ecosystem. Proc. 1st Int. Congr. Ecology: 22-28.
- BARREDA, I. & GOMEZ GUTIERREZ, J. M. 1985. Evolución de la relación biomasa subterránea y biomasa aérea en pastizales salmantinos. Prov. Salamanca. Rev. Estudios 18-19: 451-468.
- DE GRISSE, A. 1969. Redescription ou modification de quelques techniques utilisées dans l'étude des nematodes phytoparasitaires. Meded. Rijksfa. Gent., 34: 351-369.
- EGUNJOBI, D. A. 1971. Soil and litter nematodes of some New Zeland forest and pastures. New Zeland Jour. Sci. 14 (3): 568-579.
- GOMEZ GUTIERREZ, J. M. 1986. Fitomasa subterránea en pastizales semiáridos de dehesa. Efecto del relieve y evolución con la profundidad. An. Edafol. Agrobiol., XLV (1-2): 261-276.
- GOMEZ GUTIERREZ, J. M.; LUIS, E.; MONTALVO, I. & GARCIA CRIADO, L. 1980. Producción de pastizales en la zona de dehesa de Salamanca y su relación con otros factores ecológicos. Studia Ecológica, I (157-179).
- GOMEZ GUTIERREZ, J. M. et al. 1982. Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina. Estudio fisiográfico descriptivo, 4.º fasc.: descripción de una dehesa tipo. Comité español del programa MAB Ed.
- IBAÑEZ, J. J.; GARCIA GONZALEZ, A. & MONTURIOL, F. 1987. Heterogeneidad edáfica inducida por el adhesamiento del bosque mediterráneo. Seminario Inter. Dehesas y Sist. Agrosilvopastorales simil. Comité español del programa MAB. Madrid-Sevilla, Marzo-Abril 1987.
- PETERSEN, H. 1982a. Basis for evaluation of density and biomass data. In: PETERSEN, H. & LUXTON, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39 (3): 288-388.
- PETERSEN, H. 1982b. Structure and size of soil animal population. In: PETERSEN, H. & LUXTON, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos, 39 (3): 288-388.
- PUERTO, A. & GOMEZ GUTIERREZ, J. M. 1978. Estudio de la diversidad de la vegetación medida sobre un gradiente de profundidad del suelo. An. Edafol. Agrobiol., XXXVII (5-6): 445-460.
- PUERTO, A.; DE RICO, M. & GOMEZ GUTIERREZ, J. M. 1980. Relaciones estructurales y diferencias motivadas por la orientación en un sistema de vaguada. Studia Oecológica, I: 79-87.
- REVUELTA, J.L.; BLANCO, A. & ACEITUNO, P. 1978. Influencia de la pendiente y orientación en la temperatura del suelo. Compt. Mem. Avances sob. Invest. Bioclim. Diciembre 1978. Madrid.
- REVUELTA, J. L.; ACEITUNO, P. & BLANCO, A. 1978. Variaciones energéticas en laderas de diferente orientación. Compt. Mem. Avances sob. Invest. Bioclim. Diciembre 1978. Madrid.
- RUSSEL, T. E. 1984. The role of nematodes in grassland ecosystems. In: Proc. 1th Int. Congr. Nematol. Canadá. August, 1984.
- SOHLENIUS, B. 1984. On the role of soil nematodes in forest ecosystems. In: Proc. 1th Int. Congr. Nematol. Canadá. August, 1984.
- SCOTT, J. A.; COLEMAN, D. C.; ELLIS, J. E. & IETHAM, J. W. 1977. Patterns of consumption in grassland. In: Perspectives in Grassland Ecology. French, N. R. Ed., Springer Verlag.

- VINCIGUERA, M. T. 1979. Role of nematodes in terrestrial ecosystems. *Jour. Nematol.* 11 (3): 213-229.
- WASILEWSKA, L. 1984. The ecology of nematodes in agroecosystems. In: *Proc. 1th Int. Congr. Nematol. Canadá.* August, 1984.
- YEATES, G. W. & COLEMAN, D. C. 1982. Role of nematodes in decomposition. In: *Nematodes in soil ecosystems*, Freckman, D. W. Ed. Univ. Texas Press, Austin.
- YEATES, G. W. 1979. Soil nematodes in the biological processes of the soil. *Bull. Zool.* 46: 363-374.
- YUEN, P. H. 1966. The nematode fauna of regenerated woodland and grassland of Broadhalk Wilderness. *Nematologica* 12, 195-214.

Recibido: 30-12-88.

Aceptado: 1-2-89.