

Universidad de Huelva

Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública



Estudio de la comunidad vegetal tras la restauración ecológica de una marisma transformada en el Parque Nacional de Doñana

Memoria para optar al grado de doctor
presentada por:

Alberto Vélez Martín

Fecha de lectura: 3 de junio de 2015

Bajo la dirección de los doctores:

Eloy Manuel Castellanos Verdugo

Carlos Javier Luque Palomo

Huelva, 2015





**ESTUDIO DE LA COMUNIDAD VEGETAL
TRAS LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA
DE UNA MARISMA TRANSFORMADA EN
EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA**



**Universidad
de Huelva**

**Alberto Vélez Martín
TESIS DOCTORAL
2015**

UNIVERSIDAD DE HUELVA
Facultad de Ciencias Experimentales
Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública



**Universidad
de Huelva**

**ESTUDIO DE LA COMUNIDAD VEGETAL TRAS
LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DE UNA
MARISMA TRANSFORMADA EN EL PARQUE
NACIONAL DE DOÑANA**

Programa de Doctorado:

Patrimonio Histórico y Natural.
Investigación, protección, difusión y didáctica.

Memoria para optar al grado de Doctor presentada por:

Alberto Vélez Martín

Trabajo presentado bajo la supervisión de:

Dr. Eloy Manuel Castellanos Verdugo
Dr. Carlos Javier Luque Palomo

Huelva, 2015



AUTORIZACIÓN PARA LA DEFENSA DE LA TESIS DOCTORAL EMITIDA POR EL DIRECTOR Y EL TUTOR Y POR LA COMISIÓN ACADÉMICA DEL PROGRAMA DE DOCTORADO

DATOS DEL DOCTORANDO:

Apellidos y nombre: VÉLEZ MARTÍN, ALBERTO	NIF/NIE/Pasaporte: 48946689-K	Nacionalidad: ESPAÑOLA
Dirección a efectos de notificaciones: Calle Gustavo Adolfo Bécquer nº46 - 21122 Bellavista (Huelva)		
Teléfono: 636704993	EMAIL: alberto.velez@dbasp.uhu.es	

DATOS DE LA TESIS DOCTORAL:

Título: Estudio de la comunidad vegetal tras la restauración ecológica de una marisma transformada en el Parque Nacional de Doñana
Programa Oficial de Doctorado al que se adscribe y órgano responsable: Patrimonio Histórico y Natural. Investigación, protección, difusión y didáctica (Dpto. de Historia I)
Línea de investigación a la que se adscribe y órgano responsable: Conservación de la biodiversidad y del patrimonio paleobiológico (Dpto. de Biología Ambiental y Salud Pública)

A CUMPLIMENTAR POR EL DIRECTOR Y POR EL TUTOR DE LA TESIS DOCTORAL: (en caso de que el Director y Tutor sean la misma persona, no es necesario cumplimentar los campos relativos al Tutor ni se precisa la firma de éste).

Director/es: ELOY M. CASTELLANOS VERDUGO	Tutor/es:
Dr./Dra.: CARLOS J. LUQUE PALOMO	Dr./Dra.:
Dr./Dra.:	Dr./Dra.:
Dr./Dra.:	Dr./Dra.:
como Director/Tutor de la Tesis Doctoral antes indicada AUTORIZA LA DEFENSA DE LA MISMA.	

En Huelva a, 09 de Febrero de 2015

Firma del/los Director/es de la Tesis Doctoral

Fdo.: Eloy M. Castellanos Verdugo

Fdo.: Carlos J. Luque Palomo
Firma del/los Tutor/es de la Tesis Doctoral

Fdo.:

Fdo.:

Fdo.:

Fdo.:

A CUMPLIMENTAR POR LA COMISIÓN ACADÉMICA DEL PROGRAMA DE DOCTORADO:

Cumplidos los criterios de calidad aprobados para este Programa de Doctorado por Comité de Dirección de la Escuela de Doctorado de la Universidad de Huelva y una vez valorada la Tesis Doctoral presentada por el Doctorando y haber incorporado éste las modificaciones y/o cambios que esta Comisión Académica le pudiera haber indicado, **se AUTORIZA** en reunión de fecha _____ **LA DEFENSA** de la misma.

En Huelva a, _____ de _____ de _____
Firma y sello del Presidente de la Comisión Académica

Fdo. _____

A mis padres y abuelos.

La constancia es la virtud por la que todas las demás virtudes dan su fruto.

Arturo Graf

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	9
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
1.1 Justificación del proyecto.....	14
1.2 La finca Caracoles.....	16
1.2.1 Ubicación y descripción.....	16
1.2.2 Transformaciones.....	17
1.2.3 Labores de restauración.....	20
1.3 Diseño metodológico.....	21
1.3.1 Selección de zonas de referencia.....	21
1.3.2 Topografía y patrones de inundación.....	23
1.3.3 Hábitats potenciales.....	27
1.3.4 Estudios previos de referencia.....	29
1.3.5 Malla de puntos permanentes de muestreo.....	30
1.4 Actividad agrícola.....	34
1.4.1 Información aportada por agricultores y antiguos gestores.....	35
1.4.2 Cultivos actuales en las fincas del norte de Caracoles.....	38
1.4.3 Información sobre cultivos en la finca Caracoles según la Delegación Territorial de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente de Huelva.....	39
1.4.4 Análisis de imágenes y de índices de vegetación.....	42
1.5 Variables agrícolas a emplear.....	44
1.6 Limitaciones para manejar la información sobre taxones.....	48
1.7 Objetivos generales.....	49
1.8 Bibliografía.....	50
CAPÍTULO 2: DEFINING REFERENCE CONDITION FOR THE RESTORATION OF WETLAND VEGETATION: AIMING AT MULTIPLE, MOVING TARGETS IN THE DOÑANA NATIONAL PARK.....	55
2.1 Introduction.....	56
2.2 Materials and Methods.....	58
2.2.1 Study site.....	58
2.2.2 Plant and soil measurements.....	59
2.2.3 Data analysis.....	61
2.3 Results.....	63
2.4 Discussion.....	72
2.5 References.....	75

CAPÍTULO 3: CAMBIOS EN LA VEGETACIÓN Y EN LOS FACTORES AMBIENTALES DE LA ZONA NO PERFILADA DE LA FINCA CARACOLES TRAS LAS OBRAS DE RESTAURACIÓN Y EL ABANDONO DE LOS CULTIVOS	79
3.1 Introducción.....	80
3.2 Material y Método.....	82
3.2.1 Área de estudio.....	82
3.2.2 Descripción de comunidades potenciales.....	83
3.2.3 Muestras, toma de datos y procesamiento.....	85
3.2.4 Análisis estadístico	89
3.3 Resultados.....	92
3.4 Discusión.....	118
3.5 Bibliografía.....	125
CAPÍTULO 4: COLONIZACIÓN DURANTE LAS ETAPAS TEMPRANAS DE SUCESIÓN TRAS LA RESTAURACIÓN DEL CAÑO TRAVIESO	133
4.1 Introducción.....	134
4.2 Material y Método.....	136
4.2.1 Área de estudio.....	136
4.2.2 Descripción de comunidades potenciales.....	137
4.2.3 Muestras, toma de datos y procesamiento.....	138
4.2.4 Análisis estadístico	144
4.3 Resultados.....	147
4.4 Discusión.....	166
4.5 Bibliografía.....	173
CAPÍTULO 5: EL PAPEL DEL BANCO DE SEMILLAS EN EL PROCESO DE RESTAURACIÓN DE LA FINCA CARACOLES	181
5.1 Introducción.....	182
5.2 Material y Método.....	185
5.2.1 Muestreo de campo y experimentos de laboratorio	185
5.2.2 Análisis estadístico	189
5.3 Resultados.....	191
5.4 Discusión.....	201
5.5 Bibliografía.....	207
DISCUSIÓN GENERAL.....	213
CONCLUSIONES.....	220
CONCLUSIONS	222
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	225
LISTADO DE ABREVIATURAS	238
AGRADECIMIENTOS	245

RESUMEN

La necesidad de recuperar hábitats con un alto valor ecológico degradados por la actividad humana ha llevado al desarrollo reciente, conceptual y práctico, de una parte de la Ecología que constituye la Ecología de Restauración. Desde esta perspectiva, se están realizando en la actualidad acciones encaminadas a mejorar el funcionamiento del Parque Nacional de Doñana, entre ellas algunas que pretenden revertir procesos que sirvieron hace varias décadas para desecar y transformar grandes extensiones de marismas en áreas de cultivo, cuando aquéllas eran vistas como lugares improductivos e insalubres. Surge así desde el Ministerio de Medio Ambiente el Proyecto Doñana 2005, con cuyas actuaciones se pretende dar respuesta a la necesidad de regeneración y restauración ecológica de las marismas y los humedales de Doñana. Parte de la Actuación nº 6 del citado Proyecto contempla la restauración del Caño Travieso y del área inundable a ambos lados de dicho cauce, en toda la superficie de la finca Caracoles, aislada y transformada para el cultivo de secano desde los años 70.

Es aquí donde se enmarca la presente tesis doctoral, dentro de uno de los proyectos de investigación que se están desarrollando: “Ecología de restauración de la fauna y flora en la finca Caracoles (Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005, Ministerio de Medio Ambiente). Dinámica de la vegetación acuática y terrestre. Procesos de colonización y factores que lo regulan. Dinámica del banco de semillas”. El estudio abarca el período transcurrido desde 2004, año en que se llevó a cabo la primera fase de las actuaciones de restauración, hasta 2010. Una segunda fase, tras haber sido retrasada en varias ocasiones, se está efectuando en la actualidad (2014).

En el primer capítulo y a modo de introducción, se detallan los antecedentes históricos que justificaron la realización del proyecto en el marco del Proyecto Doñana 2005. Posteriormente, se describen el área de estudio, las labores de restauración ejecutadas, así como las transformaciones realizadas en la finca para su puesta en cultivo. En este sentido, se exponen detalladamente los resultados de la búsqueda bibliográfica realizada para conocer su actividad agrícola: especies cultivadas, períodos de rotación, momento del abandono, etc. Por otro lado, también se explica el diseño metodológico que sirve de base en los subsiguientes capítulos.

Los objetivos y referencias claros son esenciales para evaluar la calidad de la restauración y mejorar la gestión futura de los ecosistemas restaurados. Es por ello que en el capítulo 2 se caracterizan los principales factores ambientales y su efecto sobre las

distintas comunidades vegetales que componen las zonas de referencia empleadas en este trabajo. Se discuten temas de importancia en Ecología de la Restauración, entre ellos la cuestión de definir los ecosistemas de referencia en ambientes muy heterogéneos espacial y temporalmente, como son los de la zona de estudio.

Los capítulos 3 y 4 abordan los cambios experimentados por la comunidad vegetal durante el proceso de sucesión espontánea tras el abandono de los cultivos y las actuaciones de restauración. En el primero de ellos, el estudio se centra en la zona perfilada de la finca Caracoles, donde se relacionan dichos cambios con los factores ambientales (físico-químicos, espacio-temporales y agrícolas). Se emplean para ello dos aproximaciones distintas: una para las comunidades anuales dominantes, utilizando la malla de puntos de muestreo permanentes, y otra, con el empleo de cuadros de 30 x 30 metros, para las poblaciones arbustivas autóctonas dispersas por el área de estudio. En ambos casos se estudia su dinámica a lo largo del tiempo.

De manera similar son abordadas las comunidades de anuales en el capítulo 4, focalizado en la zona perfilada del Caño Travieso. Por otra parte, para el seguimiento de la comunidad de vegetación perenne que está colonizando el cauce (helófitos) se recurrió al uso de fotografías aéreas verticales. En este capítulo se tratan de manera especial los efectos de la restauración sobre la recuperación hidrológica, sus consecuencias en los procesos de dispersión de semillas y la trascendencia de factores estocásticos en la recolonización.

Dado el generalizado empobrecimiento del banco de semillas en campos de cultivo abandonados, en el último capítulo se evalúa su estado de conservación para conocer el alcance de un posible factor limitante de cara a la restauración. Para ello, se analizan su riqueza, densidad y composición específica a distintas profundidades y con diferentes tratamientos de humedad.

Al final de la tesis aparecen las conclusiones generales extraídas del conjunto de los capítulos.

ABSTRACT

The need to repair habitats of high ecological value degraded by human activity has led to recent conceptual and practical developments in Ecology that constitute Restoration Ecology. From this perspective, actions are currently being undertaken to improve the ecological functioning of the Doñana National Park, including some that seek to reverse processes which served, several decades ago, to drain and transform large areas of marsh into cropland, when marshes were considered unproductive and unhealthy places. Thus the 'Doñana 2005 Project' of the Ministry of Environment has actions intended to respond to the need for regeneration and ecological restoration of the marshes and wetlands of Doñana. Part of the Action nº 6 comprises the restoration of the Travieso Stream and the floodplains on either side of its riverbed, across the Caracoles Estate, isolated and transformed for dry-land agriculture since the 1970s.

This thesis is framed within one of the research projects that are being developed: 'Restoration ecology of the fauna and flora in the Caracoles Estate (Action nº6 from the Doñana 2005 Project, Ministry of Environment). Dynamics of the aquatic and terrestrial vegetation. Colonization processes and factors which regulate them. Seed bank dynamics'. The study covers the period since 2004, when the first phase of the restoration was conducted, until 2010. The second phase is taking place now (2014) after being delayed repeatedly.

In the first chapter and as introduction, the historical background that justified the project under the Doñana 2005 Project is detailed. Subsequently, the study site, the restoration works and the transformations performed on the estate for its agricultural conversion are described. In this context, the results of literature research concerning the agricultural activity are explained in detail: species cultivated, rotation periods, time since abandonment, etc. Furthermore, the methodological design that underlies the following chapters is explained.

Clear objectives and references are essential to evaluate restoration success and to improve the future management of the restored ecosystems. That is why in Chapter 2 the main environmental factors and their effects on the different plant communities that comprise the reference sites used in this study are characterized. Topics of importance in Restoration Ecology are discussed, including the issue of defining reference conditions in spatially and temporally heterogeneous landscapes, such as the study site.

Chapters 3 and 4 address the changes undergone by the plant community through spontaneous succession after land abandonment and restoration actions. In the former, the focus is on the part of Caracoles that was not re-excavated, where changes are related to environmental factors (physicochemical, spatiotemporal and agricultural). Two different approaches are considered: one for the dominant annual communities, using a grid of permanent sampling points, and another for the native shrub populations scattered throughout the study site, with the use of 30 x 30 m permanent quadrats. In both cases the dynamics through time are studied.

Similarly, annual communities are addressed in Chapter 4, but focusing on the re-excavated channel of the Travieso. Furthermore, here the perennial community (helophytes) that is colonizing the channel was monitored using vertical aerial photographs. This chapter deals especially with the effects of restoration on the hydrological recovery, as well as its consequences for seed dispersal processes and the relevance of stochastic factors in the re-colonization.

Given the widespread impoverishment of the native seed bank in abandoned agricultural land, in the last chapter seed banks are assessed in order to determine their conservation status and role as a possible limiting factor for restoration. To do this, seed bank richness, density and species composition were analyzed at various depths and under different moisture regimes.

At the end of the thesis, the general conclusions extracted from all the chapters are indicated.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1 Justificación del proyecto

La Ecología de la Restauración es una ciencia emergente, que busca corregir las acciones con las que la actividad humana ha degradado hábitats. En particular, la restauración de humedales se ha convertido en un campo en expansión de aplicaciones de la investigación ecológica debido a nuevas medidas legales y técnicas, cambios en las prácticas agrícolas y al considerar el papel relevante de los humedales en el ciclo del agua. Los proyectos de restauración no deben sólo considerar los objetivos ecológicos en zonas donde la historia del uso de áreas naturales por el hombre es antigua e intensa, sino también debe considerar aspectos sociales (Mauchamp *et al.* 2002).

Las marismas del Guadalquivir a lo largo del último siglo han experimentado una continua transformación y degradación como consecuencia de la intervención humana. De este modo, desde los años cuarenta del siglo XX, los usos de tierras limítrofes de lo que hoy es el Parque Nacional, antes poco o nada manejadas, han ido cambiando, y con ello las condiciones del medio (Cobo *et al.* 2003). Las marismas del Guadalquivir han experimentado así una importante reducción de su superficie original, alrededor de 150.000 ha. Sólo se conservan unas 35.000 ha, de las que 27.000 aproximadamente están incluidas en el Parque Nacional de Doñana, aunque amenazadas, tanto por la reducción de aportaciones hídricas como por la pérdida de calidad del agua (Saura *et al.* 2001). Esta situación es de mayor relevancia por ser los humedales, en general, y las marismas, en particular, ecosistemas frágiles, vulnerables, dependientes de su entorno y altamente sensibles a sus cambios (Adam 1993; Mitsch & Gosselink 2007), en especial en lo que se refiere a los volúmenes y a la calidad de las aportaciones de aguas que reciben (Bayan *et al.* 2001).

Por ello, desde la declaración del Parque Nacional de Doñana, numerosas iniciativas y proyectos han pretendido contribuir a frenar la progresiva degradación de sus marismas, asegurando su conservación futura.

Es en el año 1998, a raíz de los trabajos emprendidos para paliar los efectos del accidente en la balsa minera de Aznalcóllar (Sevilla), cuando el Ministerio de Medio Ambiente decide realizar el proyecto de restauración hidroecológica Doñana 2005, con un conjunto de actuaciones sobre las cuencas y cauces vertientes a la marisma del Parque Nacional de Doñana (cuencas del río Guadiamar y cuencas de los arroyos occidentales). Doñana 2005 persigue restaurar y rehabilitar el complejo sistema hidráulico de la marisma, permitiendo que evolucione con el mayor grado de naturalidad y libertad posible, dentro de los condicionantes de su entorno de tipo social, económico, administrativo, técnico y cultural.

Entre las múltiples actuaciones previstas, la Actuación nº 6 contempla la restauración del Caño Travieso, a partir de la funcionalidad del Brazo de la Torre, hasta su incorporación al Parque Nacional, y la recuperación de las 2668 ha de marismas inundables a ambos lados de dicho cauce que constituyen la finca Caracoles. Los objetivos de dicha actuación son: recuperar la configuración original del Caño Travieso, recuperar sus aportaciones hídricas a la marisma, recuperar a su vez la configuración original de la marisma en la zona de Caracoles, restauración ambiental integral de la zona transformada por la actividad agrícola y devolver su conexión natural con el resto de afluentes a la marisma.

Es aquí donde se enmarca el presente estudio, dentro de uno de los proyectos de investigación que se están desarrollando (Santamaría *et al.* 2005): “Ecología de restauración de la fauna y flora en la finca Caracoles (Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005, Ministerio de Medio Ambiente). Dinámica de la vegetación acuática y terrestre. Procesos de colonización y factores que lo regulan. Dinámica del banco de semillas”.

1.2 La finca Caracoles

1.2.1 Ubicación y descripción

El entorno de Doñana se caracteriza por un clima Mediterráneo, en el que los inviernos son fríos y húmedos, mientras los veranos son cálidos y secos. El régimen anual de precipitaciones es variable (552.3 mm de media) y, junto con la topografía, la conectividad y la cercanía a las entradas de agua, determina en gran medida el hidropérido de la zona (Díaz-Delgado *et al.* 2006). En general, desde finales de primavera se va produciendo el vaciado de toda la marisma hasta que ésta queda completamente seca en verano, dándose entonces unas condiciones muy estresantes para la comunidad vegetal por la acumulación de sales en superficie (García *et al.* 1993).

La finca Caracoles, en el término municipal de Aznalcázar (Sevilla), se encuentra en el límite noreste del Parque Nacional de Doñana (Figura 1.1) y forma parte de las marismas del Guadalquivir (SO España). Al este colinda con el canal de Entremuros y los lucios del Cangrejo Grande y Cangrejo Chico, al sur con la marisma donde se sitúa el Nuevo Travieso y el Lucio de Marilópez, al oeste con el Lucio del Lobo y la Reserva Biológica del Guadiamar y al norte con el Muro de la FAO (Figura 1.2).

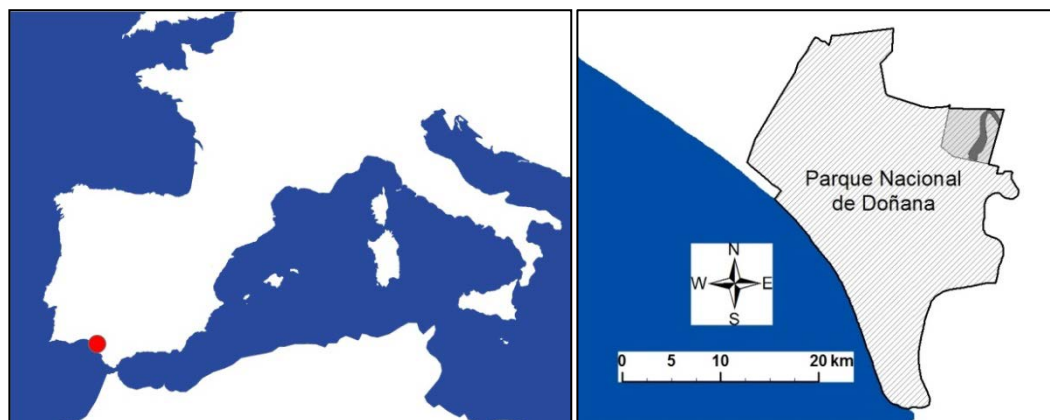


Figura 1.1. Localización del Parque Nacional de Doñana y de la finca Caracoles.

Los terrenos ocupados, incluidos en esta finca fueron transformados en los años setenta del siglo XX, para destinarlos a uso agropecuario extensivo. De este modo, se utilizaron principalmente para el cultivo de secano de especies forrajeras destinadas al ganado, así como para la producción de cereales de invierno. Así, con una extensión de 2668 ha, la finca fue dividida en poco más de 50 parcelas (Figura 1.2), separadas entre sí

por caminos y canales de drenaje artificiales. La mayor parte de dichas parcelas presenta una forma aproximadamente rectangular, con dimensiones de unos 1000 m x 500 m de lado.

1.2.2 Transformaciones

Históricamente, las aportaciones hídricas a la marisma del Parque Nacional de Doñana procedentes de los brazos en que se desdoblaba el río Guadamar, entre ellos el Caño Travieso, suponían más de la mitad de las aportaciones totales. Además, el Caño Travieso realizaba una importante distribución de aguas salobres a partir del Brazo de la Torre a la vez que funcionaba como caño receptor de las escorrentías en avenidas del río Guadamar.

Es a raíz del *Proyecto de desagüe del río Guadamar* y del *Proyecto de desecación de la marisma de Aznalcázar*, cuando entre finales de los años 40 y principios de los 50, se construye el encauzamiento del río Guadamar a través de Entremuros. Se cortaron así las principales entradas de agua a la marisma –Caño Guadamar y Caño Travieso–, para desecar la zona norte del Parque (TyP 1996; WWF 2009). Posteriormente, con el *Proyecto de desecación de las marismas de la margen derecha del Guadalquivir* (1958-1964) se prolongó esta canalización hacia el sur hasta conectar con el Brazo de la Torre en su tramo final. En este período se levantó también un dique transversal que recorre la marisma de este a oeste, conocido como Muro de la FAO, para proteger la zona norte de las crecidas desde el sur. En 1969 se produjo finalmente el aislamiento total de la finca Caracoles, tras la construcción de diques perimetrales de unos dos metros de altura, con la finalidad de desecar las zonas inundables adyacentes al Caño Travieso para hacerlas aptas para el cultivo (Figura 1.3a). Con todas estas transformaciones, se produjo una drástica reducción de los aportes fluviales a la marisma de Doñana, y entre ellos los que anteriormente llegaban a través del Caño Travieso (Figura 1.2). De este modo, la alteración de su red hidrográfica por el levantamiento de diques, la construcción de sistemas de drenaje y el encauzamiento de ríos, así como la sobreexplotación del acuífero y la contaminación del agua por vertidos agrícolas han modificado gravemente su régimen hídrico en cantidad y calidad (Saura *et al.* 2001).

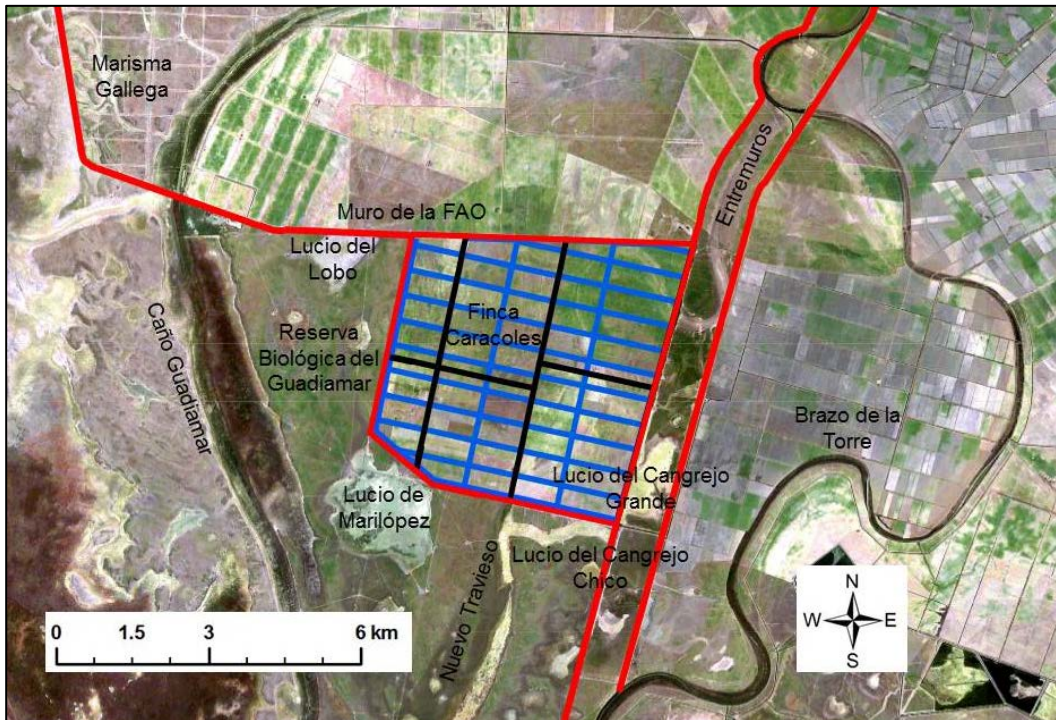


Figura 1.2. Situación del área de estudio previa a la restauración. Se representan los diques o muros (líneas rojas), así como los canales de drenaje (líneas azules) y los caminos (líneas negras) presentes dentro de la finca.

El *Plan de Transformación Almonte-Marismas* (1972-74), declarado de interés nacional por el Estado, significó la puesta en cultivo de miles de hectáreas de la superficie transformada de las marismas. Para su aplicación en la finca Caracoles, se instaló una red de canales artificiales de drenaje distribuida a lo largo y ancho de la finca (Figura 1.2; Figura 1.3b) que evitaban la inundación y facilitaban la desalinización del suelo. Estos canales recibían el agua gracias a un sistema de tubos permeables subterráneos colocado cada diez metros por todas las parcelas agrícolas y enterrados a un metro de profundidad (denominados localmente “catufos”), por cuyos orificios recogían el agua filtrada del terreno lavando las sales del suelo (Figura 1.3c), y que vertían por uno de sus extremos a dichos canales de drenaje (Figura 1.3b). Finalmente, mediante un sistema de bombeo localizado en la esquina sureste de la finca, el agua drenada era vertida a Entremuros. Desde su aislamiento, esta zona experimentó además un proceso de polderización, por la remoción y nivelado de suelos por la actividad agrícola, que le hizo perder cota en relación con las áreas marismeñas colindantes.



Figura 1.3. Fotografía de (a) un dique perimetral impidiendo la entrada de agua desde Entremuros (a la izquierda), (b) un canal artificial de drenaje recibiendo el agua recogida por los “catufos” y (c) un tubo permeable subterráneo desenterrado donde se aprecian los orificios por donde captan el agua filtrada del terreno.

1.2.3 Labores de restauración

Desde 1989 hasta el año 2006, la finca pertenecía al Parque Natural de Doñana, pero ese año se incorporó al Parque Nacional, tras la expropiación a sus propietarios por parte del Ministerio de Medio Ambiente. En 2004 se llevó a cabo la primera fase de la Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005 (AYESA 2001; Bayan *et al.* 2001). Para devolverle la continuidad a la finca Caracoles con la marisma circundante, se procedió a la eliminación de los diques perimetrales sur y oeste que la rodeaban. El dique norte (Muro de la FAO), no está previsto que sea eliminado ya que es una de las principales vías de comunicación de la marisma de Doñana. En una segunda fase (que ha comenzado a efectuarse en verano de 2014), el dique este de la finca que la separa de la zona de Entremuros será también permeabilizado, y de este modo, cuando el río Guadiamar se desborde en sus crecidas entrará dentro de Caracoles por medio del Caño Travieso (Figura 1.4). Asimismo, otra de las acciones de la primera fase consistió en el perfilado y recuperación del curso natural del Caño Travieso a su paso por la finca, dando profundidad al cauce de este afluente y restableciendo sus cotas topográficas originales, al haberse colmatado dentro de la finca por la sedimentación provocada durante años de actividad agrícola. Se pretendió así recuperar su régimen hídrico natural y el de las llanuras adyacentes, esperando la regeneración espontánea de la comunidad vegetal original. Por último, para devolver la continuidad topográfica natural del terreno se procedió a la anulación de la red artificial de drenaje existente en toda la finca por medio del relleno y compactación de los canales que la conformaban.

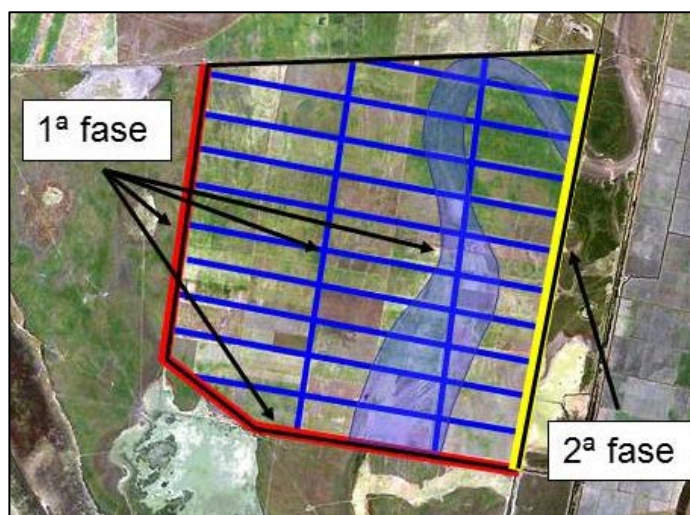


Figura 1.4. Fases de la Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005. 1ª fase: eliminación de los diques perimetrales sur y oeste, relleno de la red artificial de drenaje y perfilado del Caño Travieso. 2ª fase: eliminación del muro este que linda con Entremuros.

1.3 Diseño metodológico

Para abordar una parte importante del proyecto de investigación, la evolución de la vegetación terrestre durante el proceso de restauración de la finca, era necesario diseñar una metodología que recogiese la mayor información posible en el complejo y amplio área de estudio y en su entorno. Existe, a priori, mucha incertidumbre sobre cuáles serán los procesos de colonización y sucesión secundaria de la vegetación en una zona tan extensa de cultivos agrícolas abandonada, y con qué velocidad van a ocurrir. El método debería recoger la información necesaria para intentar predecir qué comunidades vegetales se establecerán en la zona restaurada a corto, medio y largo plazo, y determinar hasta qué punto serán parecidas a las existentes en zonas de referencia próximas, no afectadas por transformaciones agrícolas y con un elevado grado de conservación, sirviendo de modelo para la evaluación de los resultados.

Además, por la relevancia y duración del estudio, se planteó la necesidad de abordarlo desde la perspectiva de la Gestión Adaptativa. Esto es, (1) mediante actuaciones flexibles, que eviten realizar modificaciones irreversibles que no puedan ser rectificadas en el futuro, y (2) mediante un diseño experimental, que permita utilizar las distintas fases de la actuación para evaluar hipótesis de funcionamiento y obtener conclusiones que contribuyan a reajustar tanto las obras de actuación como la gestión del área restaurada en el Parque Nacional. El diseño del método de muestreo debería, por tanto, permitir la toma de datos con independencia del momento de ejecución del proyecto, y por ello ser válido tanto en etapas previas a las distintas fases de actuación de la restauración como tras la ejecución de éstas.

No obstante, una metodología de muestreo adecuada tanto en dimensión como en estructura debería permitir conocer la evolución de la comunidad vegetal en la marisma restaurada, minimizando cualquier tipo de sesgo previo que viniese marcado por la elección de parcelas no representativas de la finca, por la toma de datos en determinados hábitats potenciales asociados a la topografía y no en otros, o por la comparación con zonas de referencia inapropiadas.

1.3.1 Selección de zonas de referencia

En restauración ecológica, el establecimiento de unas condiciones de referencia o de baja o “nula” alteración es fundamental para: el diseño de programas de restauración, la fijación de sus objetivos y la evaluación del posible éxito (Clewel & Aronson 2007). En este sentido, con la finalidad de seleccionar algunas zonas que pudieran servir como

referencia para el estudio, se realizaron salidas de campo por áreas de marisma próximas a la finca dentro del Espacio Natural de Doñana; y para poder valorar su posible utilidad en el estudio, su vegetación fue descrita, valorando su estado de conservación, su historia y los usos a los que habían estado sometidas.

Dichos recorridos de campo permitieron constatar el elevado nivel de presión antrópica y las numerosas transformaciones y cambios de uso a las que han estado sometidas las marismas del Guadalquivir durante las últimas décadas. Las zonas mejor conservadas, que se han considerado áreas de referencia, estaban incluidas en el Parque Nacional, en los límites oeste y sur de Caracoles: la Reserva Biológica del Guadiamar y la zona comprendida entre el Lucio del Cangrejo Chico y el Lucio de Marilópez. Ambas zonas recuperaron su continuidad física con la finca tras la eliminación de los muros durante la primera fase del proyecto de restauración. Su vegetación, predominantemente de almajo salado (*Arthrocnemum macrostachyum*), mezclado en zonas más deprimidas con *Juncus subulatus* o *Scirpus maritimus*, está bien conservada, aunque la gestión de este espacio protegido no ha llegado a evitar una fuerte carga ganadera en toda la zona.

Dada la limitación para encontrar áreas de referencia posibles con un razonable grado de conservación, se consideró importante no sólo incluir las zonas descritas anteriormente sino también las que limitaban al norte y al este con la propia finca: la finca Huerta Tejada y la marisma de Entremuros. En ambos casos resultaron ser marismas con diferente grado de transformación y de conservación, entre ellas y con las anteriores, lo que permitió establecer una tipología de zonas de referencia con las que analizar la trayectoria ecológica de Caracoles, favoreciendo la obtención de conclusiones que contribuyan a reajustar el proyecto de restauración desde la perspectiva de la Gestión Adaptativa.

Al norte, la finca Huerta Tejada se extiende sobre un espacio parcialmente drenado y aislado de las inundaciones por muros perimetrales para ser usado como terreno agrícola, pero que finalmente no fue cultivado. Al este de Caracoles, la marisma de Entremuros ocupa el encauzamiento forzado del Caño Travieso para evitar su desagüe en la finca. Con una vegetación muy heterogénea, y un grado de conservación variable según la zona considerada, la próxima conexión de este espacio con la finca va a permitir registrar la incidencia de las nuevas aguas vertientes por el río Guadiamar tras la finalización de la Actuación nº 6.

La falta de marismas mejor conservadas determinó la inclusión de un último espacio de referencia en la zona denominada El Matochal. De características similares a las incluidas en la zona sur y oeste de la finca, está localizada en la margen izquierda de

Entremuros. Con una vegetación predominante de almajos relativamente bien conservada, este espacio privado soportó en el pasado una pesada carga ganadera, actividad que actualmente ha cesado. Aislada de Entremuros y de Caracoles será un elemento de comparación importante con Caracoles y con los almajares de la zona sur en el Parque Nacional (zona del Cangrejo Chico y de Marilópez), que recibirán directamente los aportes del Guadiamar (Figura 1.5).



Figura 1.5. Localización de las cinco zonas de referencia seleccionadas.

1.3.2 Topografía y patrones de inundación

La topografía es muy importante en un ambiente plano como la marisma, en el que diferencias centimétricas marcan gradientes espaciales y temporales muy fuertes en algunos de los principales factores ambientales: inundación o encharcamiento y humedad edáfica, grado de anoxia en los sedimentos, salinidad, textura y compactación del suelo, entre otros (Adam 1993). Por ello, para plantear el sistema de muestreo fue necesario conocer el perfil topográfico actual de la finca, así como caracterizar los procesos hidrológicos a los que estuvo sometida antes de su transformación agrícola y predecir los patrones de inundación futuros tras las distintas fases de la restauración (Díaz-Delgado 2003a,b).

El proyecto Doñana 2005 ha permitido el levantamiento topográfico en detalle a escala centimétrica gracias al vuelo LIDAR de septiembre de 2002 sobre la marisma de Doñana, con el fin de generar un modelo hidrodinámico para simular la inundación a distintas cotas de nivel en todo el Parque Nacional. De este modo se pudieron conocer los distintos patrones predictivos de inundación, y qué zonas de Caracoles quedarían inundadas bajo distintas hipótesis, tras las transformaciones previstas en la finca durante las diferentes fases de la Actuación nº 6.

El análisis topográfico (Figura 1.6) permitió observar dos áreas relativamente elevadas situadas en ambas márgenes del Caño Travieso, que discurre aproximadamente en dirección N-S, mientras que las áreas más deprimidas se localizaron en la zona occidental de Caracoles, al sureste (Lucio del Cangrejo) y a lo largo del Caño Travieso.

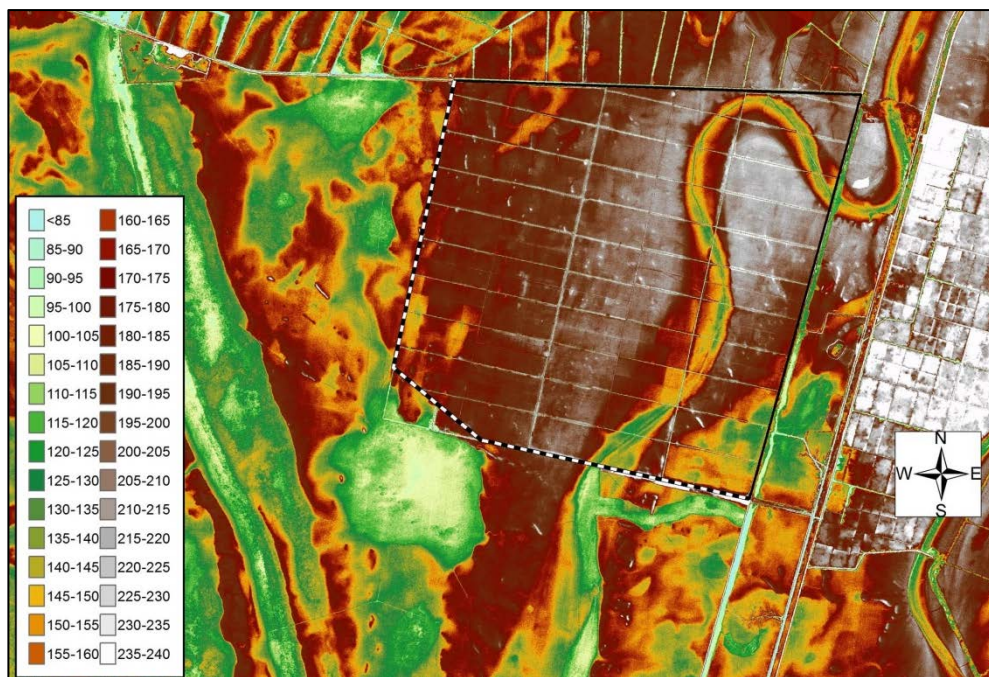


Figura 1.6. Levantamiento topográfico en detalle (expresado en cm.s.n.m) de la finca Caracoles y su entorno según los datos del vuelo LIDAR de 2002.

Dentro de la finca, lo más significativo fue la similitud de la matriz microtopográfica actual con la histórica, a pesar del proceso de polderización. Esto indica que tras la restauración en Caracoles es posible la recuperación de diferentes tipos de ambientes característicos de estos ecosistemas de marismas (lucios, quebradas, marisma media, vetas, caños).

En conjunto, los resultados reflejaron un marcado gradiente ambiental (gradiente topográfico y de inundación) en dirección E-W, no existiendo una anisotropía importante en dirección N-S, detectándose una notable correspondencia con las características topográficas encontradas en el análisis de imágenes históricas de Caracoles.

Por otro lado, las simulaciones de inundación usando el levantamiento topográfico (Figura 1.7) detectaron una amplia heterogeneidad de comportamientos en la finca, dependiendo de la magnitud de la inundación y del sector de la finca considerado, y asociados directamente a las características microtopográficas de Caracoles comentadas anteriormente.

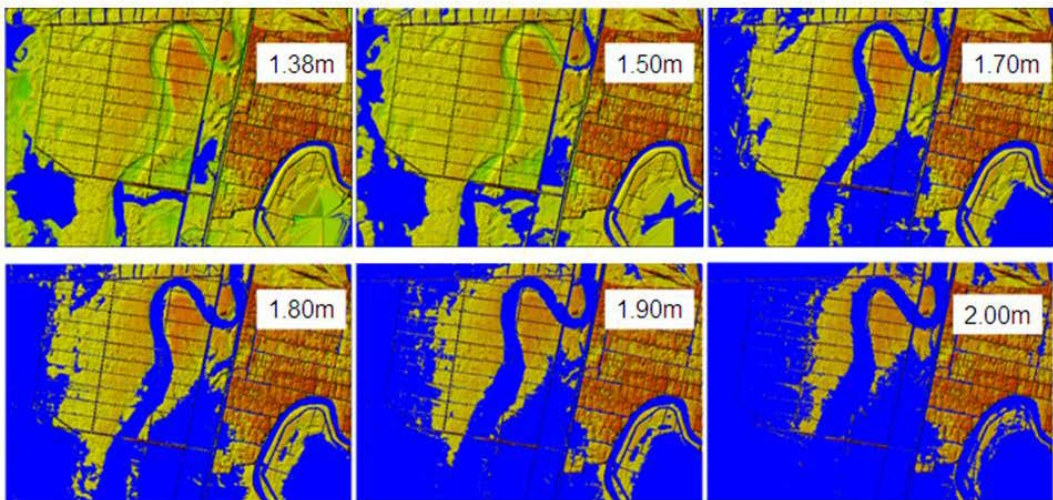


Figura 1.7. Simulación de las inundaciones (en azul) a distintas cotas en la finca Caracoles y su entorno (modificado de Santamaría *et al.* 2005).

Paralelamente y en colaboración con otros miembros del grupo de trabajo técnico de la Actuación nº 6 (Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana) se realizó una recopilación de información que permitió determinar la variabilidad en los niveles históricos de inundación en la finca mediante teledetección. Para ello se emplearon una larga serie de imágenes de satélite que posee la Estación Biológica de Doñana y fotos aéreas del vuelo americano de 1956, cuya escala aproximada es de 1:30.000, y a partir de la cual se elaboró una fotocomposición de las hojas cartográficas de la zona. Con esta herramienta se fotointerpretó el estado de la finca antes de ser polderizada (Bravo & Chans 2003). Se utilizaron también imágenes y estudios previos realizados para la Estación Biológica de Doñana (Díaz-Delgado 2003b) y se recopiló información referente a la vegetación existente. Ambos trabajos resultaron ser

igualmente esclarecedores para entender el sistema hídrico original de la zona y los hábitats potenciales que, asociados a la topografía, pueden establecerse en la finca tras su restauración.

Originalmente, la inundación de Caracoles se producía desde un complejo sistema de drenaje (quebradas) que comunicaba la marisma actualmente transformada al norte de Caracoles, con los caños Guadiamar, Travieso y Brazo de la Torre, que en momentos de crecida debían desbordarse y expandir la inundación en todas direcciones (Figura 1.8).

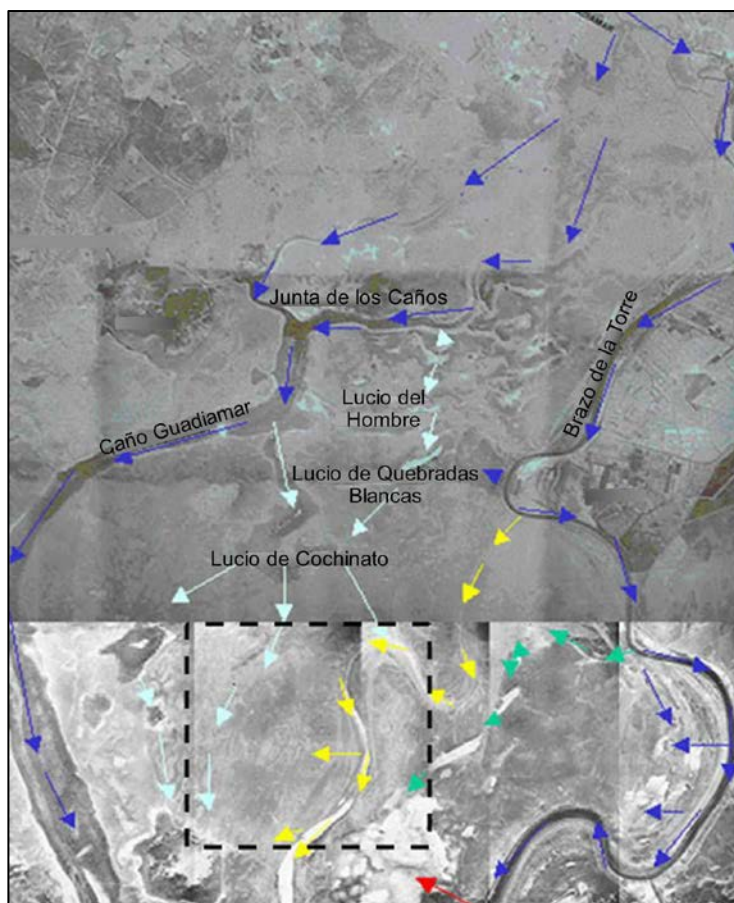


Figura 1.8. Sistema hídrico de la marisma antes de la transformación de Caracoles (línea negra discontinua) según una composición de fotografías aéreas del vuelo americano de 1956. Las flechas de color azul marino representan los cauces principales; las amarillas indican el cauce del Caño Travieso; las verdes y rojas representan la influencia mareal desde el norte y el sur del Brazo de la Torre respectivamente; y las flechas celestes indican el sistema de quebradas procedente del Caño Guadiamar (modificado de Bravo & Chans 2003).

La zona este de Caracoles y concretamente el Lucio del Cangrejo debía recibir agua a través del canal Veta de Alí, el cual en mareas grandes y avenidas debía discurrir por la cadena de lucios, comunicados a través de quebradas, situados al noreste del Cangrejo Grande (flechas verdes en la Figura 1.8). No debe tampoco descartarse la influencia mareal del Brazo de la Torre sobre el Lucio del Cangrejo Grande en mareas grandes desde la zona este del lucio (flecha roja en la Figura 1.8). Desde el norte, el agua se desplazaba hacia Caracoles, partiendo desde el norte y sur de la Junta de los Caños, en dirección a los lucios del Hombre, Quebradas Blancas y Cochinato (flechas celestes en la Figura 1.8), además de los aportes incorporados por el Caño Travieso, desde la confluencia de Vuelta la Arena (flechas amarillas en la Figura 1.8).

De estos estudios resultó evidente la vinculación de la finca con su entorno inmediato en los procesos de circulación e inundación del norte de Doñana, por lo que es previsible que la restauración de los cauces naturales permita restablecer en cierto grado el régimen de inundación previo a las transformaciones.

1.3.3 Hábitats potenciales

La observación de las ortofotos del vuelo americano de 1956, resultó de gran ayuda para distinguir tres morfologías fundamentales dentro de Caracoles: las grandes depresiones, las depresiones intermedias que suponían una mínima organización del drenaje y las elevaciones superiores. No se pudieron, sin embargo, reconocer formaciones vegetales, aunque los ecosistemas de referencia actuales en las zonas aledañas de Marilópez, Caño Guadiamar y Lucio del Lobo, menos alteradas, pueden servir para elaborar una hipótesis en este aspecto. Se han podido así distinguir, asociados a la topografía, los distintos hábitats potenciales que aparecen reflejados en la Figura 1.9:

- Alturas tipo “Veta” (negro), generalmente nunca inundadas.
- Paciles y zonas elevadas con escasa inundación (marrón). La formación vegetal en esta zona se correspondería a formaciones de almajo salado (*Arthrocnemum macrostachyum*, formación 32 según Montes *et al.* 1998)
- Zonas intermedia entre la quebrada y el pacil (naranja), aunque no se puede precisar qué formación vegetal la ocuparía.

- Quebradas (amarillo; formación 33 según Montes *et al.* 1998). Forman una red de drenaje no estructurada ni potente, que se desarrollan en dirección E-SW y con depresiones en el arco interno de los meandros.
- Formaciones de bayunco (verde; varias formaciones en Montes *et al.* 1998), y probablemente pastizales mareales de borde de caño (formaciones 31 y 61 en Montes *et al.* 1998).
- Zonas de agua libre durante los períodos de inundación y sin vegetación helofítica (azul claro).

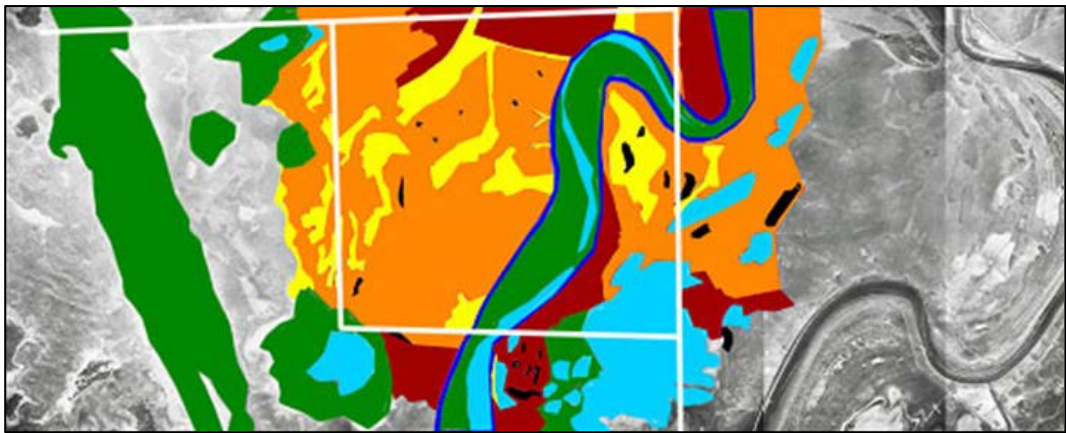


Figura 1.9. Hábitats potenciales asociados a la topografía. Negro: vetas. Marrón: paciles de almajares de almajo salado. Naranja: zona entre quebrada y pacil. Amarillo: quebrada. Verde: caños, bayunco. Azul claro: lucios y zonas de aguas libres; sin vegetación helofítica. Azul oscuro: contorno del Caño Travieso. Blanco: muros periféricos de la finca Caracoles (extraído de Díaz-Delgado *et al.* 2003).

Si bien la fotointerpretación no permite identificar con detalle las comunidades vegetales, existen algunas publicaciones anteriores y posteriores a las transformaciones que pueden ayudar a establecer la vegetación que puede colonizar la finca Caracoles tras la restauración.

Valverde (1960) describe las comunidades vegetales asociadas a los distintos tipos de relieve: vetas, paciles, lucios y caños. La marisma alta de Caracoles, la clasifica a partes aproximadamente iguales, en marisma de almajo y marisma de suaeda (*Suaeda vera*), vegetación esta última asociada a la marisma salada pero con menor salinidad que la marisma de almajo.

Otro dato de interés, es la descripción genérica que hace de la vegetación de los caños, en la que constata la presencia de anea (*Typha sp.*), especie indicadora del período de inundación, ya que requiere de prolongados períodos de encharcamiento, y aunque puede sobrevivir a cortos períodos de sequía necesita que las raíces estén sobre suelos húmedos para mantener sus poblaciones. Igualmente Sánchez (1974) recoge su presencia en el Caño Travieso, y también, en los diarios de campo de la EBD existe constancia de colonias de cría de garza imperial asentadas en anea en el Caño Guadamar. Esta especie ha desaparecido casi por completo de los caños naturales de la marisma del Parque Nacional y solo se mantienen poblaciones importantes en los enclaves manejados artificialmente, lo que sugiere un acortamiento del hidropériodo en las marismas del Parque Nacional en los últimos 30 años.

Valverde (1960) de manera genérica también, recoge la presencia en las aguas libres de caños y lucios de macrófitos: *Ranunculus*, *Chara* y *Potamogeton*. Por otro lado, García-Murillo *et al.* (1993) cataloga un total de 18 macrófitos distribuidos por la marisma salada y dulce. Especies nuevas halladas posteriormente han incrementado el inventario.

1.3.4 Estudios previos de referencia

Se realizó una exhaustiva búsqueda bibliográfica sobre proyectos de restauración de marismas u otro tipo de humedales, previamente polderizados, que permitiesen conocer su metodología y, de ser posible, adecuarla al ámbito del presente proyecto. Sin embargo, no fue posible encontrar estudios que permitiesen adecuar su metodología al ámbito de este proyecto, dada la amplitud de la zona de estudio y la complejidad de la matriz ambiental encontrada en la finca Caracoles y en su entorno.

En los trabajos consultados se plantean restauraciones ecológicas destinadas a recuperar, en la medida de lo posible, la naturalidad de humedales alterados por la actividad humana, pero con objetivos y métodos diferentes, dadas las peculiaridades de cada zona de estudio. En cualquier caso, algunos de estos proyectos de restauración sirvieron para conocer ciertas herramientas útiles y determinadas consideraciones previas de cara al planteamiento de una metodología de trabajo.

Así, Hinkle & Mitsch (2005) realizan un seguimiento de la evolución de la cobertura vegetal en un proceso de recuperación de una marisma salada en la Bahía de Delaware (Nueva Jersey), utilizando sensores remotos de georreferenciación, series temporales de fotografías aéreas para reconstrucciones históricas y el espectro del

infrarrojos. Mediante esas herramientas, logran obtener anualmente la distribución de la cobertura vegetal para evaluar el éxito de la restauración.

En la restauración de arrozales abandonados, Lee *et al.* (2002) se basan en el estudio de la composición florística y de las características del suelo para profundizar en los conocimientos de sucesión como herramienta para la restauración de un hábitat. Por su parte, Mauchamp *et al.* (2002), utilizan los datos del seguimiento del banco de semillas, de la abundancia de especies y de condiciones abióticas del ambiente para realizar predicciones sobre la futura estructura de la vegetación. Mesleard *et al.* (1995) aplicaron distintos tipos de tratamientos (controlando el período de inundaciones y el pastoreo) a distintas parcelas de arrozales abandonados, para calcular el índice de volumen de las especies dominantes perennes, asociando dicha información con el grado de restauración, ligado a las poblaciones de avifauna.

En estudios de restauración de humedales costeros, Mesleard *et al.* (1991) analizan la correlación entre los factores ambientales y la abundancia de las especies, concluyendo que el régimen mareal y la salinidad eran los factores más determinantes a la hora de establecerse nuevas comunidades.

Teal & Weishar (2005), en la restauración de la marisma de Delaware Bay, defienden la puesta en práctica de enfoques ecológicamente apropiados en los proyectos de ingeniería (Ingeniería Ecológica), y el uso de diseños flexibles que permitan modificar la gestión en función de los resultados obtenidos (Gestión Adaptativa).

Existen proyectos que no logran los objetivos planteados inicialmente, como queda de manifiesto en la restauración de las marismas del Vistre, en el sur de Francia (Grillas *et al.* 2001, 2002). Aquí se muestra la necesidad de realizar un estudio preliminar exhaustivo y fiable del humedal a restaurar, pues de éste dependerá en gran medida el éxito de la restauración. Se vuelve a resaltar la importancia que tienen los factores abióticos, tales como la hidrología y la salinidad, en humedales. Otros factores como el tipo de humedal, la finalidad del proyecto y la cantidad de información disponible a partir de experiencias previas, son también determinantes del éxito, que será evaluable con un programa de seguimiento durante las actuaciones.

1.3.5 Malla de puntos permanentes de muestreo

La información obtenida en los apartados anteriores condicionó el modo de establecer la metodología para el seguimiento de la vegetación terrestre durante la

restauración ecológica de la finca Caracoles. La heterogeneidad de cultivos, de la intensidad agrícola, del tiempo desde el abandono debida al gran número de propietarios diferentes, la necesidad de realizar un detallado estudio del banco de semillas, la persistencia de la matriz topográfica dentro de la finca, la proximidad de las zonas de referencia y la imposibilidad de aplicar alguna metodología previa contrastada en otros estudios de restauración de marismas deben marcar el diseño.

Dada la complejidad y amplitud de la zona parece arriesgado un muestreo al azar. Este requeriría un número muy elevado de puntos de muestreo y de réplicas para garantizar registros comparables, en el espacio y en el tiempo, que reflejasen la evolución de la vegetación en la finca. Limitar el número de muestras mediante azar restringido sobre hábitat potenciales (lucios, quebradas, marisma media, vetas, caños) que pudieran predecirse en la finca, también parece aventurado. La persistencia en la finca de la matriz topográfica a pesar de décadas de uso agrícola podría permitir la selección de zonas con hábitats potenciales sobre las que dirigir el muestreo. Sin embargo, las variaciones interanuales del clima Mediterráneo dificultan esta elección, al incrementar espacio-temporalmente la variabilidad de este tipo de ambientes. Esto hace muy elevada la incertidumbre sobre cuáles serán los procesos de colonización y sucesión secundaria de la vegetación y la velocidad y la escala a la que puedan ocurrir. El azar restringido no garantizaría además en este caso la necesaria independencia de los puntos de muestreo ante procesos tan impredecibles, y por tanto sería probable un posible sesgo en la interpretación de los resultados.

Se decidió por todo esto el establecimiento de una malla de puntos permanentes de muestreo, para registrar sistemáticamente cambios temporales de vegetación, cubriendo todas las categorías posibles por encima de una distancia mínima y manteniendo la independencia de los puntos de muestreo. El marcado gradiente ambiental (topográfico y de inundación) reflejado en los estudios previos en dirección E-W, y la falta de una anisotropía importante en dirección N-S facilitaron el diseño, permitiendo la unidimensionalidad de la malla de puntos de muestreo.

Considerando la extensión de la finca, se dispuso una malla de retículas unidimensionales, compuesta por 9 puntos por parcela, de tal modo que los puntos centrales de dos parcelas contiguas estuvieran a 1000 metros entre sí; a su vez, a 250 metros a cada lado de éstos, se situaron 2 nuevos puntos; y finalmente, a 62.5 metros a cada lado de los 3 anteriores se ubicaron otros 2 puntos. De este modo, la estructura definitiva de la malla permanente dentro de una parcela consiste en 3 tríos de puntos (Figura 1.10). Para su tratamiento estadístico todos los puntos fueron considerados iguales.

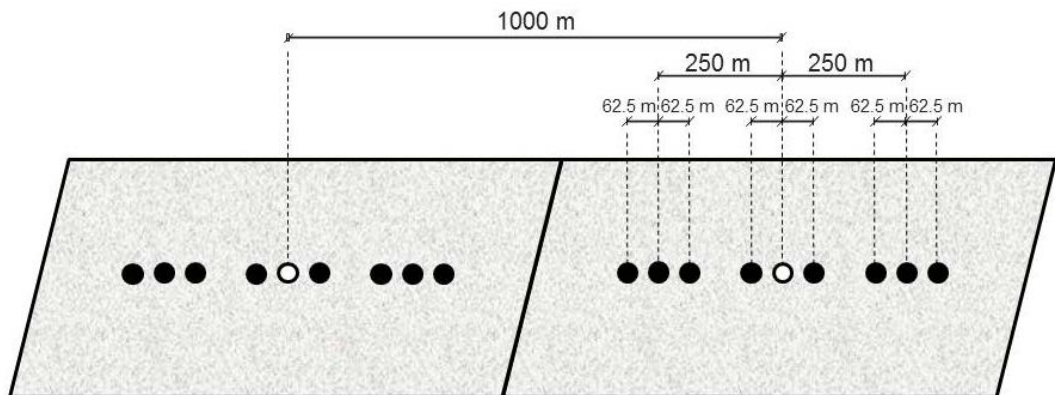


Figura 1.10. Esquema de la malla de puntos permanentes de muestreo.

Para detectar cambios a gran escala, las retículas unidimensionales se establecieron sobre 5 líneas paralelas en dirección E-W, separadas 1000 m entre sí. Así, la malla de puntos acababa siendo bidimensional dentro de la finca (N-S y E-W).

En total, la malla quedó compuesta por 270 puntos permanentes dentro la finca: 213 en la zona no perfilada y 57 en la zona perfilada del Caño Travieso. Dada la proximidad de Caracoles con las zonas de referencia seleccionadas, el sistema de muestreo diseñado también pudo ser establecido en ellas aunque, según la superficie y la fisonomía de cada zona, con diferente número de retículas. En total se localizaron en las zonas de referencia un total de 171 puntos: 45 en Cangrejo, 54 en Reserva del Guadiamar, 45 en Entremuros, 18 en Huerta Tejada y 9 en Matochal (Figura 1.11).

Con esta aproximación metodológica de muestreo se logra garantizar:

- Una representación de todas las distancias posibles, minimizando a la vez el esfuerzo de muestreo.
- Una distribución de unidades de muestreo en cada una de las parcelas agrícolas presente en cada transecto.
- Cubrir los potenciales gradientes N-S con la retícula isométrica de 1000 m de luz entre las líneas paralelas de puntos.
- Cubrir el principal gradiente ambiental (gradiente topográfico y de inundación), que se presenta en dirección E-W.

- Una representación razonable de todos los ambientes potenciales en la finca.
- Extender su diseño a las zonas de referencia, permitiendo la comparación de la información registrada.



Figura 1.11. Malla completa de puntos de muestreo de las zonas restauradas (zona no perfilada de Caracoles y zona perfilada del Caño Travieso) y de las de referencia.

Los resultados servirán para obtener conclusiones que contribuyan a reajustar tanto las obras de actuación como la gestión del área restaurada, desde una perspectiva de restauración y gestión adaptativa.

A pesar de existir cierto solapamiento, los rangos topográficos bien diferenciados entre el Caño Travieso y la zona no perfilada de la finca, así como su distinta funcionalidad (el primero, un canal natural de drenaje, y el segundo, una llanura de inundación) con su consecuente desigual incidencia en los períodos de inundación, en los factores físico-químicos del suelo y en la comunidad emergente, motivaron un tratamiento por separado de ambas zonas.

1.4 Actividad agrícola

Era preciso entender el pasado de la finca Caracoles para valorar el grado de incidencia de los usos agrícolas sobre la comunidad vegetal tras el abandono de las tierras y las labores de restauración. De igual modo, parecía necesario conocer las especies y variedades cultivadas así como otras especies arvenses acompañantes y las ruderales asociadas al barbecho o a un abandono más prolongado de las parcelas. Esto podría permitir el discernir entre esas especies y otras nativas características de hábitats no transformados en torno a Caracoles, registradas en las zonas de referencia.

Sin embargo, la información sobre los tipos de cultivo realizados no fue inmediata ni fácil de conseguir. Particularmente, resultó difícil de obtener información detallada directamente a partir de los antiguos propietarios o gestores, debido en parte al elevado número de propietarios y de parcelas existentes, a la diferente gestión de las mismas, a la imposibilidad de contactar con particulares o sociedades ya desaparecidas, al tiempo transcurrido y a la ausencia de un registro pormenorizado de los cultivos.

El abandono obligado de la explotación agrícola no fue simultáneo en todas las parcelas. Aunque la expropiación se hizo efectiva en el primer trimestre de 2004, algunos propietarios habían realizado la siembra de esa campaña y la Administración permitió la cosecha durante primavera-verano de ese mismo año. De igual modo, ya incorporado Caracoles al Parque Nacional de Doñana y efectuadas las actuaciones de restauración de la primera fase, el Ministerio de Medio Ambiente a través de la Confederación Hidrográfica del Guadalquivir dio opción a un año más de cultivo (2004-2005) para toda la finca, a excepción de la superficie ya perfilada del Caño Travieso.

Era por tanto evidente la complejidad de los usos en cuanto a la variabilidad de cultivos, a su intensidad y a su temporalidad. Esto pudo también observarse en las dos únicas visitas de media jornada con acceso limitado permitidas por los propietarios en enero y en junio de 2003. No todas las parcelas estaban cultivadas con las mismas especies e intensidad y algunos sectores de la finca parecían abandonados desde hacía tiempo.

Por ello, para conseguir la información más completa posible del pasado agrícola de Caracoles, al menos durante la última década antes de la expropiación, la búsqueda se realizó desde diferentes aproximaciones:

1. Información aportada por agricultores y antiguos gestores.

2. Información sobre cultivos actuales en las fincas agrícolas colindantes con Caracoles.
3. Información sobre cultivos en Caracoles extraída del listado facilitado por la Delegación Territorial de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente de Huelva (Consejería de Agricultura, Pesca y Desarrollo Rural; Junta de Andalucía).
4. Análisis de imágenes satélite mediante Índice de Vegetación Normalizado (NDVI).

1.4.1 Información aportada por agricultores y antiguos gestores

Las parcelas de cultivo de Caracoles estaban repartidas entre unos 30 propietarios diferentes, pertenecientes a la “Comunidad de Bienes de la finca Caracoles”, y cada uno de ellos tenía libertad para elegir el tipo de cultivo, la intensidad agrícola y los tratamientos a emplear. Algunos propietarios delegaban la gestión de sus tierras a peritos agrónomos, que se encargan del labrado, de la siembra y de la siega.

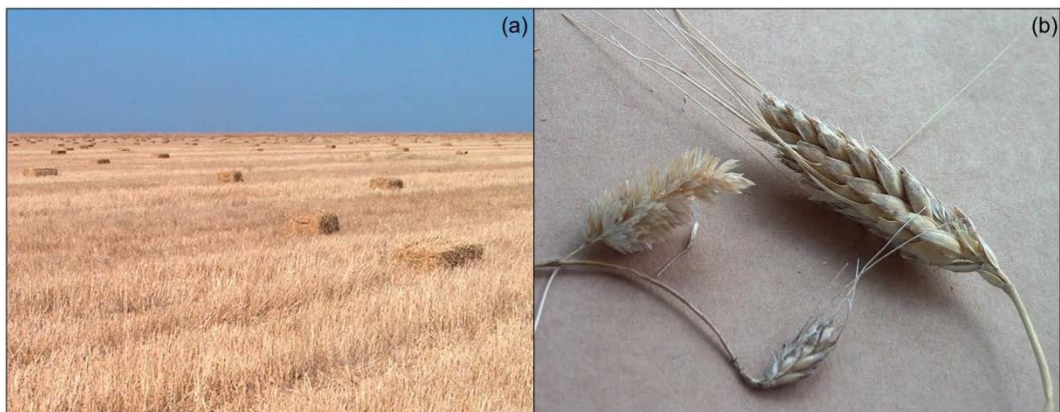


Figura 1.12. Fotografía de (a) una parcela segada tras la recolecta del cereal donde queda el forraje empacado y (b) espigas de algunos de los cereales cultivados.

Sin embargo, por ser parcelas de secano, la mayoría de los propietarios optaban por cultivos de similares características. Principalmente, se dedicaban a cultivos herbáceos (Figura 1.12b), sobre todo cereales de invierno como avena (el más adaptado a este terreno), trigo duro, trigo blando, aunque en ocasiones también se podía sembrar girasol y colza. De todos, los mayoritarios eran trigo duro y avena. En la siembra se

empleaban semillas certificadas y también, las generadas en los cultivos del año anterior. Algunas de las variedades mencionadas son: *Vitrón* y *Gallareta* (trigo duro), *Yécora* (trigo blando), *Rubia*, *Del País* y *Previsión* (avena) y *Kabel* (colza).

Por el bajo rendimiento de estas tierras, principalmente debido a la elevada salinidad y al alto grado de encharcamiento de los suelos, la mayor parte de la cosecha se destinaba a fines forrajeros para alimentar al ganado (Figura 1.12a). Hasta la expropiación de la finca no hubo presencia de ganado salvo en momentos puntuales de forma furtiva.

Las vetas o zonas más elevadas, eran las más aptas para el cultivo. Por esta razón, y aunque los cultivos se iban rotando en el tiempo alternándose con períodos de barbecho, las parcelas situadas en las zonas más deprimidas o potencialmente más encharcables (a pesar del sistema de drenaje) se dejaban frecuentemente sin cultivar; es el caso de la esquina SE de la finca que formaba parte del antiguo Lucio del Cangrejo. Se aprovechaba así, la menor idoneidad para el cultivo de estos suelos para cumplir con el 10% de la tierra de retirada obligatoria (barbecho) impuesta por la Política Agraria Común de la Unión Europea (PAC) para poder acogerse a subvenciones.

Los agricultores o antiguos gestores entrevistados mencionaron el nombre común de algunas especies que consideraron como “malas hierbas” durante el cultivo de la finca. Su desconocimiento del nombre científico, la no exactitud de que el nombre aportado se correspondiese con una especie determinada concreta (es frecuente el mismo nombramiento para especies similares aunque diferentes) y los términos vernáculos empleados en ocasiones, dificultó la identificación exacta de tales especies espontáneas no deseadas por los agricultores. Con esta finalidad, la consulta de herbarios online de malherbología, catálogos florísticos y de expertos botánicos fue esencial en esa fase del estudio. En concreto, Valdés *et al.* 2007, un Catálogo Florístico del Espacio Natural de Doñana, fue especialmente práctico por incluir todas las plantas vasculares nativas o naturalizadas que conforman la flora de este espacio, de las que se indica, entre más información, el hábitat en el que se encuentra cada taxón.

Con todo ello, se pudo determinar taxonómicamente hasta el género, identificando las especies más probables según su frecuencia, su carácter ruderal o arvense y su distribución en el Espacio Natural de Doñana. En un par de casos, en cambio, no se pudo concretar tanto, quedándonos con varios géneros comúnmente conocidos con ese nombre. El hábitat y los posibles taxones asociados a las consideradas malas hierbas por los agricultores durante los cultivos de la finca se indican en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Posibles taxones asociados a las consideradas malas hierbas por los agricultores durante los cultivos de la finca. Se indica su hábitat característico según Valdés *et al.* 2007.

Nombre común	Género	Especie	Hábitat
Acelguilla	Beta	<i>B. macrocarpa</i>	Marismas y saladares
		<i>B. vulgaris</i>	Ruderal y arvense
Alpiste	Phalaris	<i>P. brachystachys</i>	Pastizales, cunetas
		<i>P. coeruleascens</i>	Pastizales, cunetas, áreas ruderalizadas con suelos húmedos
		<i>P. minor</i>	Pastizales, cunetas
		<i>P. paradoxa</i>	Pastizales, cultivos, cunetas
Avena loca	Avena	<i>A. barbata</i>	Pastizales
		<i>A. sativa</i>	Cultivado y subespontáneo
		<i>A. sterilis</i>	Ruderal y arvense
Cardos	Scolymus	<i>S. hispanicus</i>	Ruderal
		<i>S. maculatus</i>	Ruderal, preferencia por suelos arcillosos
	Carduus	<i>C. bourgeanus</i>	Ruderal, nitrófilo
		<i>C. pycnocephalus</i>	Ruderal, nitrófilo
Cebadilla	Hordeum	<i>H. geniculatum</i>	Arvense y ruderal
		<i>H. marinum</i>	Pastizales sobre suelos salobres
		<i>H. murinum</i>	Pastizales, cunetas, barbechos y áreas ruderalizadas
Cerraja	Sonchus	<i>S. oleraceus</i>	Ruderal y nitrófilo
Cola de zorra	Polypogon	<i>P. maritimus</i>	Pastizales y áreas húmedas, preferencia por suelos ácidos
		<i>P. monspeliensis</i>	Pastizales y áreas húmedas, preferencia por suelos ácidos
Espiguilla	Bromus	<i>B. hordeaceus</i>	Pastizales
		<i>B. lanceolatus</i>	Pastizales terofíticos
Magarza	Anthemis	<i>A. cotula</i>	Arvense y ruderal
	Chamaemelum	<i>C. mixtum</i>	Pastizales y cultivos
	Chrysanthemum	<i>C. coronarium</i>	Nitrófilo
Trébol	Oxalis	<i>O. pes-caprae</i>	Arvense, subnitrófilo
Vallico	Lolium	<i>L. multiflorum</i>	Arvense y ruderal
		<i>L. perenne</i>	Arvense, ruderal, pastizales
		<i>L. rigidum</i>	Arvense y ruderal

Casi todas esas especies consideradas malas hierbas son generalistas características de pastizales o bien ruderales y arvenses. Algunas cuyos requerimientos fueron más similares a las condiciones que se pueden encontrar en la marisma estudiada son: *Beta macrocarpa*, que fue la única especie vinculada a marismas y saladares; el género *Polypogon*, que siendo de pastizal tiende a aparecer en áreas húmedas; algo similar ocurre con *Hordeum marinum*, que aparece en pastizales sobre suelos salobres; y *Scolymus maculatus*, que siendo ruderal, tiene preferencia por suelos arcillosos. La especie *Avena sativa*, puede aparecer tanto por ser utilizada en cultivos como por ser subespontánea. Es especialmente conocido el caso de *Lolium rigidum* (Cousens & Mokhtari 1998; Vilà *et al.* 2004; Owen *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2013) y de *Phalaris*

minor (Das *et al.* 2014; Srivastava & Singh 2014) como dos de las malas hierbas más extendidas y resistentes a herbicidas en cultivos de cereales de invierno.

En las zonas de referencia de este estudio, así como en el resto de las marismas de Doñana, no sólo aparecen especies nativas propias de ecosistemas de marismas. Existen muchas asociaciones vegetales, compuestas por multitud de especies anuales características de pastizales o herbazales, de pastizales salobres y de pastizales húmedos, de zonas temporalmente encharcadas como los bordes de arroyos y ríos y también especies ruderales o arvenses (Rivas Martínez *et al.* 1980; Marañón *et al.* 1989; Siljeström *et al.* 1990; Montes *et al.* 1998; Soriguer *et al.* 2001).

Por lo tanto, desde el punto de vista de la restauración, no sería correcto catalogar a estos géneros estrictamente como malas hierbas, en el sentido peyorativo del término, ya que algunas de sus especies, sin estar catalogadas como arvenses, por su carácter generalista son bastante comunes en todo el Espacio Natural de Doñana, y podrían haber estado presentes en Caracoles antes de las actuaciones. Esto ha dificultado considerablemente el tratamiento de algunos géneros, como *Hordeum* y *Avena*, que incluyen especies de cultivo, arvenses y ruderales, y que durante el estudio se han registrado como taxones mayoritarios.

1.4.2 Cultivos actuales en las fincas del norte de Caracoles

A día de hoy, los principales cultivos que se siguen realizando al norte, en las inmediaciones de la finca Caracoles y dentro de la misma unidad corológica, Marisma (Valdés *et al.* 1987, 2007), son también cereales de secano, representados mayoritariamente por trigo duro, cebada y avena, siendo asimismo posible la siembra con mezcla de las tres especies. Otros cultivos secundarios, en frecuencia y extensión, son la colza, las habas cochineras (probablemente alguna variedad de la especie *Vicia faba*) y, más al norte, el algodón. Algunas de las variedades mencionadas son: *Vitrón* (trigo duro), *Yécora* (trigo blando), *Rubia* y *Blanca* (avena) y de dos o tres carreras (cebada). En función de las subvenciones recibidas, los propietarios y agricultores se decantan por un cultivo u otro, intercalándolo con períodos de barbecho. Algunas fincas en barbecho se dedican a la ganadería, usando como pastos los brotes y plantas espontáneas que germinan del banco de semillas del suelo. A pesar de ello, recientemente la UE ha suprimido el barbecho obligatorio para aumentar la producción.

1.4.3 Información sobre cultivos en la finca Caracoles según la Delegación Territorial de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente de Huelva

La información recogida abarca los últimos 10 años de cultivo, desde el ciclo agrícola 1995-96 hasta el 2004-05. Los datos se han analizado tanto para la totalidad de Caracoles como, de manera segregada, para la superficie perfilada del Caño Travieso y para el resto de la finca, sobre la que no se realizó ninguna restitución topográfica, exceptuando el soterramiento de la red de drenaje.

Tabla 1.2. Especies cultivadas en la finca (2668 ha) desde 1995-96 hasta 2004-05.

Cultivo	Nombre científico
Trigo duro	<i>Triticum durum</i>
Trigo blando	<i>Triticum aestivum</i>
Avena	<i>Avena sativa</i>
Cebada	<i>Hordeum vulgare</i>
Veza	<i>Vicia sativa</i>
Girasol	<i>Helianthus annuus</i>
Colza	<i>Brassica napus</i>
Lino textil	<i>Linum usitatissimum</i>
Triticale	<i>Triticosecale spp.</i>
Alpiste	<i>Phalaris canariensis</i>
Taraje	<i>Tamarix canariensis</i>
Lino no textil	<i>Linum usitatissimum</i>
Retirada	-

En toda la superficie de la finca (2668 ha) se cultivaron 12 especies distintas desde 1995-96 hasta 2004-05 (Tabla 1.2). Con mucha diferencia, los cereales de secano en general, y trigo duro y avena en particular fueron los cultivos mayoritarios casi todos los años (Figura 1.13). Concretamente, el trigo duro fue el más empleado con una superficie cultivada que osciló dependiendo del año entre un 22 y un 45% hasta 2004. El cultivo de avena, segundo más extendido, entre un 4 y un 45%. Del resto de especies cultivadas con menor trascendencia, trigo blando fue la única utilizada, al igual que las dos anteriores, todos los años de los que se tienen registros, oscilando entre un 1 y un 4% de toda la superficie de la finca. La cebada, osciló entre un 1 y un 10% en los 6 años en los que se cultivó en este período. La colza, el girasol, la veza y el lino textil, la mayoría de los años estaban ausentes, y cuando se cultivaban, generalmente se hacía de manera poco extendida. Destacan de manera excepcional, veza en el ciclo 1995-96 con un 6%, lino textil en 1996-97 con un 8%, colza en 1997-98 con un 13% y girasol en 2000-01 con

un 6%. Finalmente, los cultivos minoritarios que aparecieron en un único año y en poca superficie fueron alpiste (3% en 2002-03), taraje (2% en 1997-98), triticale (1% en 1997-98) y lino no textil (menos de 1% en 1998-99). De todas ellas, el taraje es la única especie arbustiva (perenne) y aún permanece en las parcelas en las que se cultivó.

La superficie no cultivada (barbecho o retirada), osciló entre un 7 y un 45% de toda la finca hasta 2004. En 2004-05, a pesar de estar expropiado todo el terreno y estar terminadas las labores de restauración, casi una cuarta parte de la superficie de la finca se cultivó por última vez (16% de trigo duro, un 7% de avena y un 1% de trigo blando).

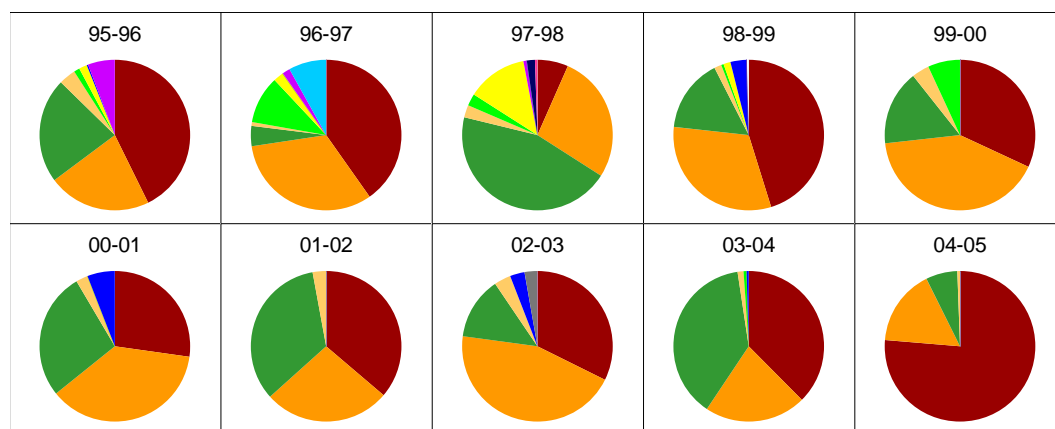


Figura 1.13. Proporción de la superficie de cada especie cultivada año a año en toda finca (2668 ha). En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.

La superficie relativa cultivada por las distintas especies quedó bien representada sobre los 270 puntos de la malla permanente de muestreo establecida por toda la finca, obteniéndose valores muy similares a los anteriores, reflejo de su buena distribución y del elevado número de puntos de los que consta la red de muestreo. De todas las especies, lino no textil, cultivada en menos de 1% sólo en el ciclo 1998-99, fue la única no recogida con esta aproximación.

Considerando los 213 puntos de la malla permanente de muestreo que se encuentran sobre la superficie no perfilada (2218 ha, aproximadamente que suponen el 83% de toda la finca), volvieron a darse porcentajes muy similares a los obtenidos respecto a la superficie total. Las 12 especies cultivadas registradas con los 270 puntos (salvo lino no textil) también lo fueron con estos 213 puntos (Figura 1.14).

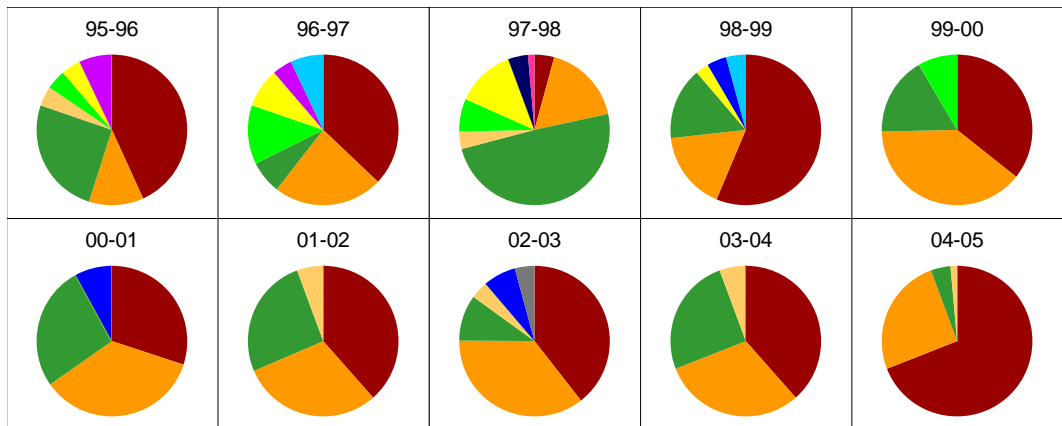


Figura 1.14. Proporción de puntos de muestreo en la zona no perfilada (213 puntos) para cada especie cultivada año a año. En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.

Finalmente, al considerar únicamente los 57 puntos de la malla permanente de muestreo que se encuentran sobre la superficie perfilada del Caño Travieso (450 ha aproximadamente que suponen el 17% de toda la finca), sí se dieron porcentajes bastante diferentes a los obtenidos en la superficie de toda la finca (Figura 1.15).

Sólo 5 especies fueron cultivadas donde se ubican los puntos de muestreo de esta zona. Al igual que antes trigo duro y avena fueron los cultivos más extendidos, aunque en esta ocasión, intercambiadas en orden de importancia. Avena osciló entre un 21 y un 75% de los 57 puntos ubicados sobre la zona perfilada y trigo duro osciló entre un 18 y un 47%. De los 3 cultivos puntuales (realizados en uno o dos años), a excepción del lino textil que se cultivó en un 33% de los puntos en 1996-97, los otros dos se realizaron de manera presencial: trigo blando (2% en 1997-98 y 2002-03) y girasol (2% en 2000-01 y 2002-03).

Tras la expropiación, las parcelas que ocupaban la superficie del Caño Travieso fueron cosechadas por última vez en 2004, antes de las actuaciones de perfilado del cauce.

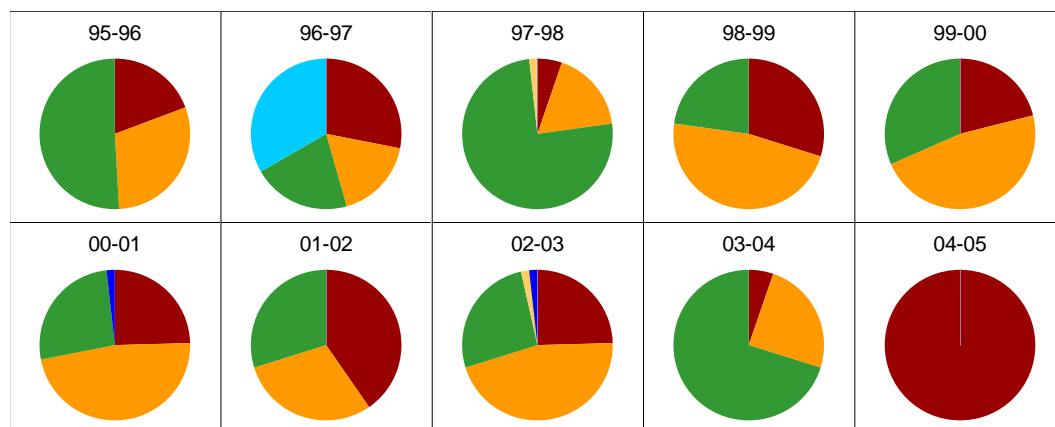


Figura 1.15. Proporción de puntos de muestreo en la zona perfilada del Travieso (57 puntos) con cada especie cultivada año a año. En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.

1.4.4 Análisis de imágenes y de índices de vegetación

Dada la escasa información aportada por los múltiples propietarios de la finca, para confirmar la variabilidad en el uso agrícola de las parcelas de cultivo que reflejaban los datos mostrados en el apartado anterior, se analizó el Índice de Vegetación Normalizado (NDVI) sobre series temporales de imágenes georreferenciadas de las últimas dos décadas de cultivos. Numerosos trabajos han mostrado que el NDVI está directamente relacionado con la capacidad fotosintética y por tanto, de la absorción energética del dosel vegetal (Tucker 1979; Myneni *et al.* 1995; Sellers 1985). Esta aproximación se realizó en colaboración con el Laboratorio de SIG y Teledetección de la Estación Biológica de Doñana (LAST-EBD).

Si bien se confirmó la elevada variabilidad espacio-temporal de la actividad agrícola (Figura 1.16), el patrón sólo coincidió parcialmente con el obtenido a partir de las variables calculadas con los datos aportados por la Administración. Las parcelas coincidentes con el antiguo Lucio del Cangrejo, al SE de la finca, fueron las que menos intensidad de uso tuvieron, tal como se aprecia con los índices CA y AA (Figura 1.18) y, en este caso, en consonancia con la información facilitada por los propietarios y gestores sobre las zonas preferentes para cumplir con el barbecho obligado por la PAC. De igual modo, el sector NE apareció como el más intensamente cultivado.

De cualquier modo, la elevada heterogeneidad espacial de los cultivos y de la intensidad de los usos agrícolas en Caracoles dificulta el seguimiento de los resultados de

la restauración, al incrementar la incertidumbre sobre la dirección de los procesos ecológicos tras el abandono de los cultivos.

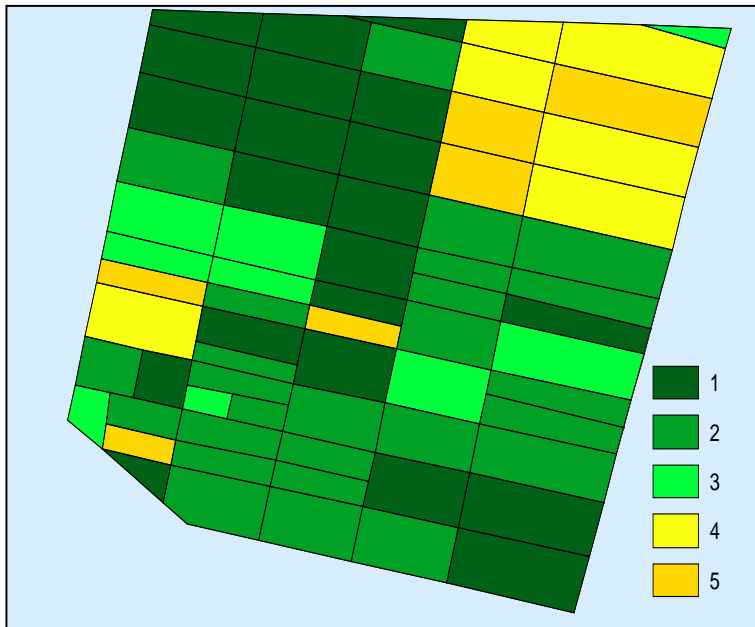


Figura 1.16. Intensidad del uso agrícola por parcelas en la finca Caracoles según la frecuencia de cultivo en cada parcela. Se muestra el número de veces cultivado para cada parcela (extraído de EBD-CSIC 2004).

1.5 Variables agrícolas a emplear

Gracias a los datos extraídos de la fuente anterior (Delegación Territorial de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente de Huelva), se pudieron calcular algunas variables de interés derivadas del uso agrícola, que pueden ser de utilidad para entender aspectos sucesionales de la vegetación tras el abandono de las tierras y tras las labores de restauración. Éstas fueron las siguientes:

- **CN**: número de cultivos diferentes ocurridos en un punto en la última década, para tener una estima de la variabilidad en los cultivos. En este período no se registraron más de 5 cultivos diferentes en un mismo punto y ninguno estuvo siempre en barbecho, por lo que los valores oscilaron de 1 a 5.

- **CA**: número de años en los que ha sido cultivado un punto en la última década, para tener una estima de la intensidad de uso agrícola. Además de que ningún punto estuvo siempre en barbecho, ninguno se cultivó siempre, oscilando estos valores entre 1 y 9.

- **CN/CA**: relación del número de cultivos diferentes en un punto y el número de años cultivado. Asocia la intensidad agrícola con la rotación de los cultivos, pudiendo tomar valores de 0.1 (sólo una especie fue cultivada durante todo el período) a 1 (todos los años que se cultivó fueron especies diferentes).

- **CU**: último cultivo llevado a cabo en un punto antes de su abandono. Sobre la malla de puntos permanentes, han sido 5 los cultivos emprendidos antes del abandono definitivo del terreno: trigo duro, trigo blando, avena, colza y taraje. Esta variable es empleada en otros estudios (Bonet 2004), para evaluar el efecto del uso del suelo previo en la dinámica de la vegetación tras el abandono.

- **AA**: último año que se cultiva en un punto o año del abandono. Las parcelas de la finca no se abandonaron todas a la vez, siendo las primeras en dejar de cultivarse definitivamente en 1997 y las últimas en 2005 tras la expropiación y las labores de restauración.

- **TA**: tiempo transcurrido en cada punto desde el año de abandono hasta cada uno de los años en que se muestrea la vegetación. Es una de las variables más utilizadas en la mayoría de los estudios ecológicos sobre cultivos abandonados (Bonet 2004; Buisson & Dutoit 2004; El-Sheikh 2005; Zhang 2005; Ejrnæs *et al.* 2008; Myster 2008; Martínez-Duro *et al.* 2010; Zhang & Dong 2010).

En la Figura 1.17 se recoge la proporción de puntos de la malla permanente de muestreo, agrupada por categorías, para cada una de estas variables (excepto TA).

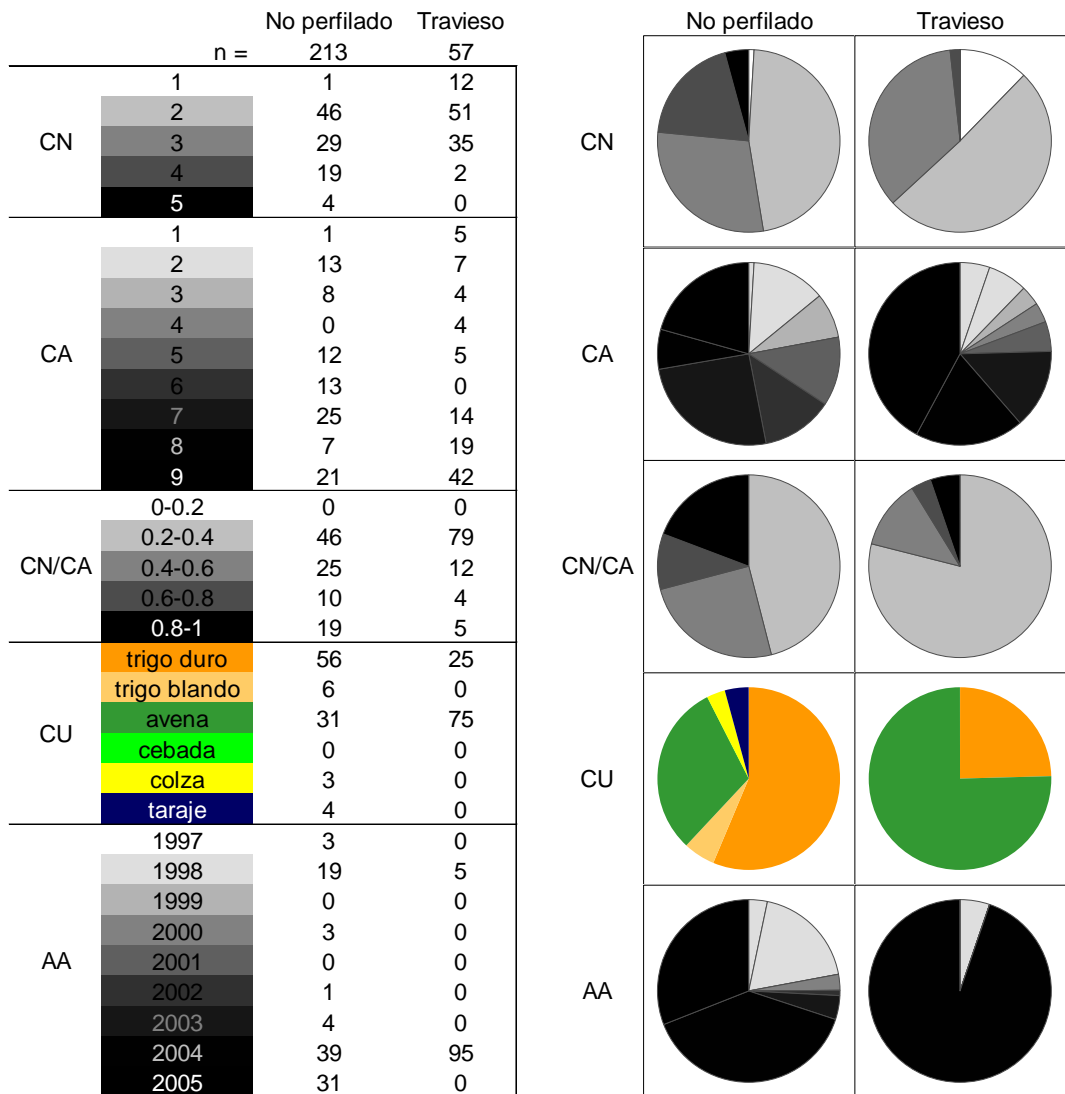


Figura 1.17. Proporción de puntos en la malla permanente de muestreo de la zona no perfilada (213 puntos) y del Travieso (57 puntos) por categorías para cada variable agrícola calculada.

Con respecto al número de cultivos diferentes ocurridos en un punto en la última década (CN), en el Travieso hubo una menor variabilidad que en el resto de la finca (Figura 1.18a). Así, aunque en aproximadamente la mitad de los puntos de ambas zonas

se llevaron a cabo únicamente dos cultivos diferentes, sólo en algo más de un tercio del Travieso (37% de los puntos) se utilizaron tres o cuatro especies diferentes y nunca se cultivaron cinco, mientras que en el resto de la finca se cultivaron de tres a cinco especies en más de la mitad de los puntos de muestreo (52%).

En cuanto al número de años en los que fue cultivado un punto en la última década (CA), en la zona no perfilada casi el 80% de los puntos se cultivaron al menos en cinco de los diez años y el 53% durante siete años o más. En el Travieso, la intensidad agrícola fue mayor y este valor (más de siete años con cultivos) ocurrió en el 75% de los casos, mientras que casi la mitad del caño (42% de los puntos de muestreo) estuvo cultivada prácticamente toda la década, durante nueve de los diez años, siendo sólo en 2004-05, realizadas ya las actuaciones de perfilado, cuando se prohíbe la actividad agrícola (Figura 1.18b).

En general, en el Travieso donde la intensidad agrícola fue mayor, se emplearon con frecuencia las mismas especies, como queda reflejado en valores CN/CA bajos (0.2-0.4) para el 79% de los puntos. En el resto de Caracoles, con una intensidad agrícola menor, la rotación de los cultivos fue más frecuente y el 54% de los puntos presentó valores superiores a 0.4 para este índice (Figura 1.18c).

Entre el Travieso y la zona no perfilada se dieron grandes diferencias en cuanto a la última especie cultivada (CU). Mientras que en el Travieso, en el 75% de los casos fue avena y en el resto trigo duro, en la zona no perfilada hubo más variedad: 56% de trigo duro, 31% de avena, 6% de trigo blando, 4% de taraje y 3% de colza. Cabe matizar en este apartado, que además de los 5 tipos de últimos cultivos dados sobre la malla de puntos permanentes, hubo una parcela sin puntos de muestreo, situada en el extremo este de la finca dividida entre la zona perfilada y la no perfilada, cuyo último cultivo fue de cebada (Figura 1.18e).

Finalmente, las mayores diferencias entre el Travieso y la zona no perfilada se dieron en cuanto al año en que dejaron de cultivarse las parcelas (AA), aunque fue 2004 el año en el que se produjeron mayor número de abandono de cultivos en toda la finca, forzados por la expropiación. En el Travieso, sólo en un 5% de los puntos en 1998 cesaron las labores agrícolas, en el extremo SE de Caracoles, seguramente por tratarse de una de las zonas más encharcables; para el restante 95%, el abandono fue obligado en 2004, al llevarse a cabo las obras de perfilado del caño. En el resto de la finca, aunque el 70% de la actividad agrícola se abandonó entre 2004 (39% de los puntos) y 2005 (31%), en una cuarta parte de las parcelas muestreadas ya se había dejado de cultivar entre los años 1997 y 2000 (Figura 1.18d).

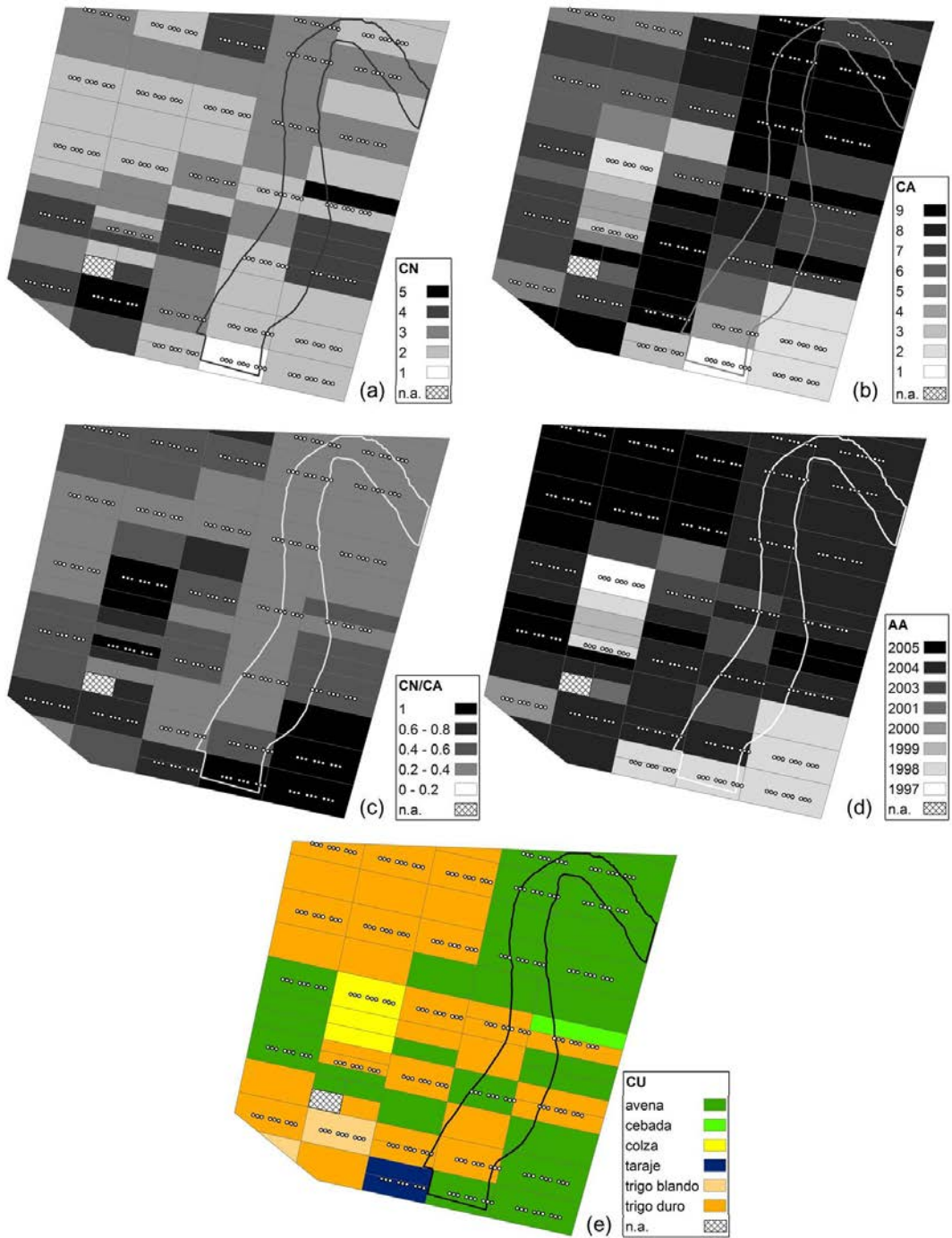


Figura 1.18. Distribución espacial de las distintas variables agrícolas: (a) CN, (b) CA, (c) CN/CA, (d) AA y (e) CU. La categoría n.a. indica una parcela de la que no se obtuvo información.

1.6 Limitaciones para manejar la información sobre taxones

Con la información obtenida, la dificultad para determinar algunos de los taxones más allá de género, que aparecen asociados tanto a los usos agrícolas como a hábitats presentes en las zonas de referencia, lleva a plantear las siguientes consideraciones para *Avena*, *Hordeum*, *Phalaris* y *Lolium*, que luego han resultado ser taxones relevantes cuantitativamente durante el período de estudio.

Avena se cultivó en todo Caracoles durante la última década antes de ser expropiada la finca, siendo el único género de estos cuatro que mostró una disminución significativa de su cobertura desde el abandono de los cultivos. Parecerían más probables *A. sativa* y *A. sterilis* (cultivadas, subespontáneas, arvenses y ruderales) y en menor medida *A. barbata* característica de pastizales.

Hordeum no se cultivó nunca desde 1995 en el cauce del Travieso, pero sí en el resto de la finca hasta el año 2000, según la información facilitada por la Administración, aunque se observaron parcelas monoespecíficas de cebada en 2003 y 2004. El género fue registrado en todos los muestreos desde 2003 pudiéndose tratar, una vez abandonados los cultivos, tanto de *H. murinum* como de *H. geniculatum* (malas hierbas, ruderales, debido a barbecho), pues sería razonable pensar que eran las poblaciones establecidas durante décadas de cultivo-barbecho las que se mantienen en años posteriores. El perfilado del caño (suelo desnudo) puede haber permitido que también aparezca *H. marinum*, frecuente en el entorno (pastizales salobres), en particular en la esquina SE de la finca que formaba parte del antiguo Lucio del Cangrejo.

Phalaris sólo aparece cultivada de manera puntual en 2003-04. Se registró durante todos los años de muestreo por lo que parece estar asociada al uso agrícola y al abandono posterior de los cultivos. En particular, *Phalaris minor* es una de las malas hierbas más extendidas y resistentes a herbicidas en cultivos de cereales de invierno (Das *et al.* 2014; Srivastava & Singh 2014).

El género *Lolium*, frecuente en la finca y también en todo el entorno, agrupa a algunas de las especies ruderales y arvenses más extendidas, en particular *L. rigidum*, es especialmente conocida por su resistencia a los herbicidas (Cousens & Mokhtari 1998; Vilà *et al.* 2004; Owen *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2013). Podrían ser también *L. multiflorum* y *L. perenne*.

1.7 Objetivos generales

El fin último de esta tesis doctoral es evaluar los cambios producidos a corto y medio plazo en los principales factores ambientales y en las comunidades vegetales presentes en la finca Caracoles tras las labores de restauración que fueron llevadas a cabo en 2004 enmarcadas dentro del Proyecto Doñana 2005.

Para poder alcanzar dicho objetivo general, se plantearon los siguientes objetivos parciales:

1º Caracterizar espacial y temporalmente los principales factores ambientales y las distintas comunidades vegetales en las zonas de referencia seleccionadas (Capítulo 2).

2º Analizar los procesos de sucesión espontánea que ocurren en la zona no perfilada de la finca Caracoles tras el abandono de los cultivos y las actuaciones de restauración (Capítulo 3).

3º Determinar los principales factores ambientales implicados en la recolonización vegetal del Caño Travieso tras su perfilado, con especial énfasis en lo referente a la comunidad de helófitos (Capítulo 4).

4º Diagnosticar el estado del banco de semillas en cuanto a su estructura y su composición de especies para poder evaluar su importancia en el proceso de sucesión tras las actuaciones de restauración (Capítulo 5).

1.8 Bibliografía

- Adam, P. (1993). *Saltmarsh Ecology*. Paperback edition. Cambridge University Press, Cambridge. 461 p.
- AYESA (2001). Proyecto “Doñana 2005”. *Estudio para el Desarrollo de la Actuación nº 6. Recuperación del Caño Travieso*. Tomo único. Documento nº 1. Memoria y anejos. 58 p.
- Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Un proyecto para la regeneración de Doñana*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 52 p.
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213-233.
- Bravo, M.A. & Chans, J.J. (2003). Fotointerpretación del estado de la finca Los Caracoles antes de ser polderizada: topografía de los lucios, quebradas y mapa de vegetación. Documento de trabajo. Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana-CSIC. 4 p.
- Buisson, E. & Dutoit, T. (2004). Colonisation by Native Species of Abandoned Farmland Adjacent to a Remnant Patch of Mediterranean Steppe. *Plant Ecology*, 174: 371-384.
- Clewell, A. F. & Aronson, J. (2007). *Ecological Restoration: Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*. Society for Ecological Resoration & Island Press, Washington, USA.
- Cobo, M.D., Sánchez-Gullón, E. & García-Murillo, P. (2003). Datos acerca de la presencia y gestión de especies invasoras y xenófitas en un espacio protegido europeo paradigmático. En *Contribuciones al conocimiento de las especies invasoras en España* G.E.I., Serie Técnica. Capdevilla Argüelles, L.; Zilletti, B. & Pérez Hidalgo, N. (Coords.). León. pp 38-41.
- Cousens, R.D. & Mokhtari, S. (1998). Seasonal and site variability in the tolerance of wheat cultivars to interference from *Lolium rigidum*. *Weed Research*, 38: 301-307.
- Das, T.K, Ahlawat, I.P.S. & Yaduraju, N.T. (2014). Littleseed canarygrass (*Phalaris minor*) resistance to clodinafop-propargyl in wheat fields in north-western India: Appraisal and management. *Weed Biology and Management*, 14: 11-20.
- Díaz-Delgado, R. (2003a). *Protocolo de seguimiento de cambios en el paisaje en el marco del proyecto Doñana 2005-*. Documento de trabajo. LAST-EBD. 7 p.
- Díaz-Delgado, R. (2003b). *Variabilidad en los niveles de inundación en la finca de Caracoles (actuación nº 6 del proyecto Doñana 2005) mediante teledetección en los últimos 30 años*. Documento de trabajo. LAST-EBD. 8 p.
- Díaz-Delgado, R., Green, A., Santamaría, L., Grillas, P., Fernández-Delgado, C., Chans, J.J., Bravo, M.A., Castellanos, E., Urdiales, C. & Bayán, B. (2003). La teledetección como herramienta de restauración en la Actuación Nº 6 del Proyecto Doñana 2005 (Finca de Los

- Caracoles). En: *Actas de las VII Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre*. Ed. CREA. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Díaz-Delgado, R., Bustamante, J., Pacios, F. & Aragonés, D. (2006). Hydroperiod of Doñana marshes: Natural or anthropic origin of inundation regime? En: *Proceedings of the 1st Global Wetland Symposium*. ESA & Ramsar Convention (eds), Frascati, Italy.
- EBD-CSIC (2004). Plan Integrado de Evaluación Ambiental (vegetación, fauna y paisaje) del Proyecto Doñana 2005. Memoria del año hidrológico 2003-2004. Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales. EBD-CSIC. 253 p
- El-Sheikh, M.A. (2005). Plant succession on abandoned fields after 25 years of shifting cultivation in Assuit, Egypt. *Journal of Arid Environments*, 61: 461-481.
- Ejrnæs, R., Liira, J., Poulsen, R.S. & Nygaard, B. (2008). When has an abandoned field become a semi-natural grassland or heathland? *Environmental Management*, 42: 707-716.
- García, L.V., Marañón, T., Moreno, A. & Clemente, L. (1993). Above ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 4: 417-424.
- García-Murillo, P., Bernues, M. & Montes, C. (1993). Los macrófitos acuáticos del Parque Nacional de Doñana (SW ESPAÑA). Aspectos florísticos. En: *Actas VI Congreso Español de Limnología*. Granada, pp 261-267.
- Grillas, P., Charpentier, A. & Mauchamp, A. (2001). Aportaciones científicas a la restauración de humedales. ¿Es necesaria la Restauración Ecológica para la restauración de humedales? En: *II Reunión Internacional de Expertos sobre la Regeneración Hídrica de Doñana*, pp. 53-60. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Grillas, P., Mauchamp, A., Chauvelon, P., Rosecchi, E. & Hafner, H. (2002). Restoration of coastal mediterranean marshes on former agricultural polders: the Vistre marshes (Gard), France. En: *Restoration of Mediterranean wetlands*, pp. 179-192. Hellenic Ministry of the Environment, Physical Planning and Public Works & Greek Biotope/Wetland Centre, Athens.
- Hinkle, R.L. & Mitsch, W.J. (2005). Salt marsh vegetation recovery at salt hay farm wetland restoration sites on Delaware Bay. *Ecological Engineering*, 25: 240-251.
- Izquierdo, J., Bastida, F., Lezaún, J.M., Sánchez del Arco, M.J. & González-Andújar, J.L. (2013). Development and evaluation of a model for predicting *Lolium rigidum* emergence in winter cereal crops in the Mediterranean area. *Weed Research*, 53: 269-278.
- Lee, C.S., You, Y.H. & Robinson, G.R. (2002). Secondary Succession and Natural Habitat Restoration in Abandoned Rice Fields of Central Korea. *Restoration Ecology*, 10: 306-314.
- Marañón, T., García, L.V., Murillo, J.M. & Clemente, L. (1989). Las Marismas del Guadalquivir, reserva biogenética de plantas tolerantes a la salinidad. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 48: 725-740.

- Martínez-Duro, E., Ferrandis, P., Escudero, A., Luzuriaga, A.L. & Herranz, J.M. (2010). Secondary old-field succession in an ecosystem with restrictive soils: does time from abandonment matter? *Applied Vegetation Science*, 13: 234-248.
- Mauchamp, A., Chauvelon, P. & Grillas, P. (2002). Restoration of floodplain wetlands: Opening polders along a coastal river in Mediterranean France, Vistre marshes. *Ecological Engineering*, 18: 619-632.
- Mesleard, F., Grillas, P. & Ham, L.T. (1995). Restoration of seasonally-flooded marshes in abandoned ricefields in the camargue (southern France) - preliminary-results on vegetation and use by ducks. *Ecological Engineering*, 5: 95-106.
- Mesleard, F., Grillas, P. & Lepart, J. (1991). Plant community succession in a coastal wetland after abandonment of cultivation - the example of the Rhone delta. *Vegetatio*, 94: 35-45.
- Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. (2007). *Wetlands*. 4th edition, New York, John Wiley and Sons, Inc., 600 p.
- Montes, C., Borja, F., Bravo, M.A. & Moreira, J.M. (1998). *Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos. Doñana: una aproximación ecosistémica*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. 311 p.
- Myneni, R.B., Hall, F.G., Sellers, P.J. & Marshak A.L. (1995). 'The interpretation of spectral vegetation indexes', *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 33: 481-486.
- Myster, R.W. (2008). *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, New York, New York.
- Owen, M.J., Walsh, M.J., Llewellyn, R.S. & Powles, S.B. (2007). Widespread occurrence of multiple herbicide resistance in Western Australian annual ryegrass (*Lolium rigidum*) populations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58: 711-718.
- Rivas-Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S. & Valdés, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-189.
- Sánchez, A. (1974). Sobre la Reproducción de la Focha Común (*Fulica atra* L.) en Las Marismas del Guadalquivir. *Boletín Central de Ecología*, 3: 45-54.
- Santamaría, L., Green, A.J., Díaz-Delgado, R., Bravo, M.A. & Castellanos, E.M. (2005). La finca de Caracoles: un nuevo laboratorio para la Ciencia y la Restauración de Humedales. En: *Doñana: Agua y Biosfera* (Eds. Cabrera C. & García Novo F), pp 313-315. Confederación Hidrográfica del Guadalquivir, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Saura, J., Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Documento Marco para el Desarrollo del Proyecto Doñana 2005*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 201 p.
- Sellers, P.J. (1985). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. *International Journal of Remote Sensing*, 6: 1335-1372.

- Siljeström, P., García, L.V, Clemente, L. & Segura, F.J. (1990). Estudio multitemporal de las Marismas del Guadalquivir. Reconocimiento de patrones del medio físico. En: *III Reunión del Grupo de Trabajo de Teledetección*. Madrid, Octubre 1989. AET. pp. 51-58.
- Soriguer, R.C., Delibes, J.R., Fandos, P., Zamora, R. & Rodríguez, A. (2001). Evaluación de la capacidad de carga de la Marisma del Parque Nacional de Doñana. En: *Análisis de la incidencia de los grandes herbívoros en la Marisma y en la Vera del Parque Nacional de Doñana*. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Srivastava, R. & Singh, K.P. (2014). Diversity in weed seed production and the soil seed bank: Contrasting responses between two agroecosystems. *Weed Biology and Management*, 14: 21-30.
- Teal, J.M. & Weishar, L. (2005). Ecological engineering, adaptive management, and restoration management in Delaware Bay salt marsh restoration. *Ecological Engineering*, 25: 304-314.
- Tucker, C.J. (1979). Red and Photographic Infrared Linear Combinations for Monitoring Vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8: 127-150.
- Tratamientos y Proyectos Medioambientales, S.L. -TyP- (1996). Criterios y bases ecológicas para la regeneración de la Marisma Gallega. Informe Técnico. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Valdés, B., Talavera, S. & Galiano, E.F. (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Ketres Editora, S.A. Barcelona.
- Valdés, B., Girón, V., Sánchez-Gullón, E. & Carmona, I. (2007). Catálogo florístico del Espacio Natural de Doñana (SO de España). Plantas vasculares. *Lagascalia*, 27: 73-362.
- Valverde, J.A. (1960). Vertebrados de la Marisma del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería*, 9: 1-168.
- Vilà, M., Williamson, M. & Lonsdale, M. (2004). Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasions*, 6: 59-69.
- WWF (2009). Caudales ecológicos en la marisma del Parque Nacional de Doñana y su área de influencia. Documento de síntesis.
- Zhang, J.T. (2005). Succession analysis of plant communities in abandoned croplands in the eastern Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments*, 63: 458-474.
- Zhang, J.T. & Dong, Y. (2010). Factors affecting species diversity of plant communities and the restoration process in the loess area of China. *Ecological Engineering*, 36: 345-350.

CAPÍTULO 2

DEFINING REFERENCE CONDITION FOR THE RESTORATION OF WETLAND VEGETATION: AIMING AT MULTIPLE, MOVING TARGETS IN THE DOÑANA NATIONAL PARK



Este capítulo está basado en el artículo homónimo enviado a la revista *Biological Conservation*. Autores Vélez-Martín, A., Davy, A., Luque, C.J. y Castellanos, E.M.

2.1 Introduction

Defining an undamaged or reference condition is fundamental to ecological restoration, as it informs the design of restoration programmes, goal-setting and assessment of eventual success (Clewell & Aronson 2007). Historical condition is seldom known adequately (Balaguer *et al.* 2014) and the usual alternative is undamaged reference sites that are analogues of a site to be restored. Spatially heterogeneous landscapes, unfortunately, may obscure the identification of a good match, and both reference and restoration sites are susceptible to change with time (White & Walker 1997). The design of large-scale, heterogeneous wetland restorations is inevitably complex (Hughes *et al.* 2011) but analysis of the drivers of spatial and temporal variation should aid the identification of good matches and improve interpolation among multiple reference sites (White & Walker 1997; Weinstein *et al.* 2001). For wetlands, hydrology and hydrochemistry are typically major determinants of the spatio-temporal heterogeneity (Weishar *et al.* 2005).

Little is known about the restoration of the non-tidal coastal wetlands of the Mediterranean region, whose fluctuating hydrology is dominated by erratic rainfall and strongly seasonal evapotranspiration (Mitsch & Gosselink 2007). Such temporal variation is superimposed on variations in elevation and access to natural drainage channels to create spatial hydrological heterogeneity at a range of scales. Long-term studies are needed to understand whether these drivers of vegetational heterogeneity could define a mosaic of reference states for degraded wetlands. The extensive coastal wetlands of the Doñana National Park (S.W. Spain) exemplify these restoration problems well. Harbours unique biodiversity, they have been designated a World Heritage Site, a Biosphere Reserve and a Ramsar site (García-Novo & Marín 2006).

The ‘Doñana 2005 Project’ provided an opportunity for the restoration of a large non-tidal marshland within the Guadalquivir Marshes. Caracoles Estate had been drained for the production of forage and, mainly, wheat crops in 1970s. Agricultural use ceased by 2004 and a more natural flooding regime was reinstated as part of the integrated water regeneration scheme of the Guadalquivir Marshes (Saura *et al.* 2001). Within this, 2668 ha have been designated for eventual restoration to wetland. Several surrounding areas had escaped conversion to agriculture and were therefore candidates for reference sites but it was not known to what extent their fluctuating environments would represent a moving target and whether, severally or collectively, they could represent the restoration potential of the different zones of Caracoles Estate.

Our aim was to examine five candidate reference sites and establish a methodology for the definition of reference conditions in changing, heterogeneous wetland landscapes. The approach was to examine the relationships between their plant communities and surface hydrology/hydrochemistry over a seven-year period that encompassed a range of annual and seasonal fluctuations in rainfall. Specific objectives were: (1) to characterize spatial variation in surface elevation, and temporal changes in flooding regime and salinity at the reference sites; (2) to examine spatial and temporal changes in the composition of the perennial and annual components of the plant communities at reference sites; (3) to compare changes in the flooding and salinity regimes at Caracoles Estate with those at candidate reference sites; and (4) to assess the extent to which one or more individual reference sites, or combinations of their constituent areas, could provide an appropriate target for the restoration of a mosaic of wetland vegetation at Caracoles Estate.

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Study site

The marshlands of the Doñana National Park occupy 25000 ha in the south of the Guadalquivir estuary (Figure 2.1). Originally they functioned as the floodplain of the river but land-claim for agriculture in the 20th century involved the construction of embankments that virtually removed tidal influence and capacity for flood-water storage. Consequently rainfall became the principal water source and the primary driver of the flooding pattern throughout most of the Doñana marshes (Díaz-Delgado *et al.* 2006). The climate is Mediterranean; summers are hot with virtually no rainfall but the remainder of the year is temperate with very variable rainfall. Average annual rainfall is 552 mm and average annual temperature is 17 °C. The vegetation broadly comprises three components: first, perennial, woody species, mainly halophytic Chenopodiaceae; second, annual and herbaceous species dependent on a seed bank; third submerged aquatic macrophytes in temporarily flooded areas (Rivas-Martínez *et al.* 1980; Marañón *et al.* 1989; García *et al.* 1993; Espinar 2009).

Caracoles Estate is situated at the northeast boundary of the Doñana National Park (Figure 2.1). It was part of the floodplain of the Caño Travieso (hereafter, Travieso), a stream connected to the Guadiamar River, itself a tributary of the Guadalquivir. In the early 1970s, 2668 ha had been claimed for agriculture by the construction of perimeter embankments, excavation of a drainage system and blocking the Travieso, which had previously supplied large amounts of water to the marsh. In 2004 work began to reinstate the original water-supply regime, by damming the drainage ditches, partially removing the perimeter embankments and re-excavating the original course of Travieso to a depth of c. 7 cm (Chapter 4). The restoration sites thus comprise Caracoles (main area) and Travieso.

The five reference sites (Chapter 1) were: Lucio del Cangrejo y Marilópez (hereafter, Cangrejo), c. 1200 ha; Reserva Biológica del Guadiamar (hereafter, Reserva Guadiamar), 1300 ha; Entremuros, 500 ha; Huerta Tejada, 50 ha; and El Matochal (hereafter, Matochal), 530 ha (Figure 2.1). After the restoration works only Cangrejo and Reserva Guadiamar are directly connected to the restoration area, as the other sites are still separated from it by embankments. Huerta Tejada had been partially drained for land-claim but was never cultivated. Entremuros is a 1-km wide strip, along which the Travieso had been channelled to prevent it flooding Caracoles Estate during the agricultural era.

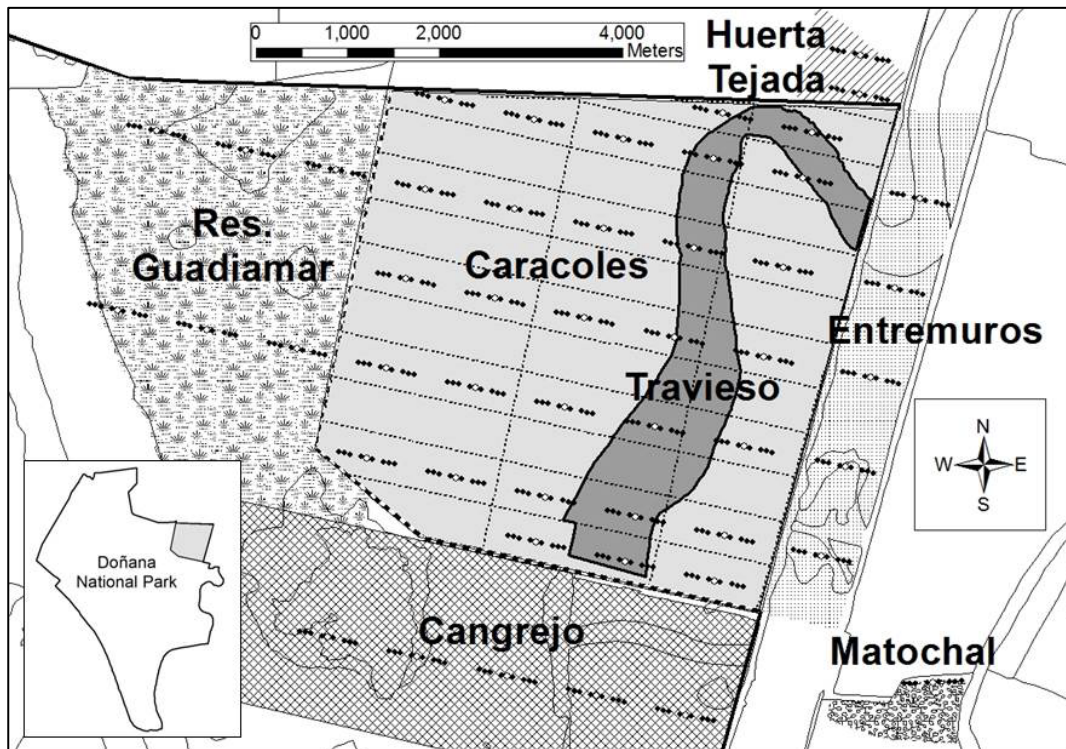


Figure 2.1. Location of the Caracoles Estate (including Caracoles and Travieso restoration sites) and the surrounding reference sites (Cangrejo, Reserva Guadiamar, Huerta Tejada, Entremuros and Matochal) in the Doñana National Park. Travieso is the re-excavated channel within Caracoles Estate. Dots indicate the permanent sampling points; open dots represent the subset of soil-sampling points; thin dotted lines across Caracoles indicate blocked drainage ditches; thick dotted lines indicate where embankments have been removed; remaining embankments are represented by thick continuous lines.

2.2.2 Plant and soil measurements

A grid of permanent sampling points that spanned both the restoration and the reference sites was established in 2004. They were aggregated in linear groups of nine, approximately aligned with the long, central axes of rectangular compartments at Caracoles Estate but the same pattern was projected into the reference sites (Figure 2.1). Sampling points were spaced at least 62.5 m apart, representing each site approximately in proportion to its area, and spanned their elevational ranges. The distribution of 441 sampling points was: 270 in Caracoles Estate (including 57 in the re-excavated channel of the Travieso) and 171 in the reference sites (45 in Cangrejo, 54 in Reserva Guadiamar, 45 in Entremuros, 18 in Huerta Tejada and 9 in Matochal).

At each sampling point we placed two replicate 2 x 2-m quadrats 10 m apart (Figure 2.2a). We recorded the distribution of plant species and bare ground using a six-point Braun Blanquet cover-abundance scale (0-1, 1-5, 5-25, 25-50, 50-75 and 75-100%). Mean scores for the two quadrats were used in statistical analyses. Recording was carried out annually from 2004-2010 during the dry season (June-July). However, only a third of the points (144) was sampled in 2004, and Matochal was sampled for first time in 2006. Hence a total of 1071 vegetation samples over the 7 years was analyzed.



Figure 2.2. Photo of (a) recording the plant species distribution in a 2 x 2-m quadrat and (b) material used to take the soil samples immediately outside the quadrats.

Soil samples were taken from the central point of each aggregate of nine grid points annually in the dry season from 2004-2010, except 2005. Matochal was sampled only from 2008-2010. This yielded a total of 130 samples from Caracoles Estate and 101 samples from reference sites, from each depth. Three replicate subsamples of c. 100 ml (c. 1 m apart) were taken from surface (0-2 cm) and subsurface (8-10 cm deep) layers (Figure 2.2b). Soil was air-dried under laboratory conditions, crushed and sieved to <2 mm. Electrical conductivity (E.C.) and pH were measured in 1:1 (by volume) soil-water mixtures after equilibration; the means of the three replicate measurements were taken.

Annual and seasonal rainfall data throughout the study period were obtained from the Palacio de Doñana Weather Station (36°59'N, 6°26'W), approximately 14 km southwest of the centre of Caracoles Estate.

Surface elevation for each sampling point in both Caracoles (main area) and the five reference sites was obtained from LIDAR data (precision >0.5 m horizontally and >0.15 m vertically). The flight was commissioned by the Confederación Hidrográfica del Guadalquivir in September 2002 for the whole Doñana marsh. A raster file with a pixel size was 2 x 2 m, provided by the Estación Biológica de Doñana, was processed using Arcgis 10.0 (ESRI®ArcMap™ 10.0). After topsoil removal at Travieso in 2004, the new elevation was measured at each permanent sampling point using a high-resolution (± 2 cm) differential GPS (Leica 1200).

The extent and duration of surface flooding was monitored by remote sensing. We examined successive false-colour images (250-m pixel size) from MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, aboard Aqua (EOS PM) satellites). These were compared with LANDSAT imagery from a narrower span of dates but with a higher precision (30-m pixel size) from the Landsat images online server (LAST-EBD, CSIC). False colour compositions of both datasets indicated flooded areas (Figure 2.3). Inundated areas were ground-truthed by field observation. For each grid point, the annual period of inundation (hydroperiod) and the periods of inundation during autumn (September-August), winter (December-February), spring (March-May) and summer (June-August) were estimated, assuming that inundation was continuous between consecutive images (Díaz-Delgado *et al.* 2010).



Figure 2.3. False colour compositions from (a) LANDSAT and (b) MODIS.

2.2.3 Data analysis

Hierarchical cluster analyses were carried out separately for annual and perennial species to establish the different communities of each present across all the reference sites, using the VEGAN package within ‘R’ version 3.0.0 (R Core Team 2013). Bray-

Curtis similarity matrices were calculated from $\log(x+1)$ -transformed species abundance data. These procedures included all the points sampled, over the seven years, in all five reference sites (1071 samples).

The taxonomic composition and species abundance of the resulting plant communities were examined by a permutation-based test with a nonparametric one-way analysis of similarity (ANOSIM) to detect significant differences between communities. The relative contribution of each species to site dissimilarities was quantified using similarity percentages analysis (SIMPER), with a cut-off criterion of 90%, to identify subsets of the most important species (Clarke & Warwick 1994). This was to identify those species that characterize each group and those responsible for discriminating between them. The software PAST 2.14 (Hammer *et al.* 2001) was used for these analyses.

The statistical significance of differences in environmental factors among perennial communities was determined using one-way ANOVA or Kruskal-Wallis tests, depending on whether assumptions of normality and homoscedasticity were fulfilled. When significance differences were detected, Tukey or Mann-Whitney post-hoc comparisons were performed, as appropriate. Associations between annual and perennial communities were analysed using a contingency table and a χ^2 test. These tests were carried out in SPSS 21.0 (IBM Corp. 2012).

The overall relationships between community structure and the environmental variables were examined with the BIO-ENV analytical procedure of Clarke & Ainsworth (1993), which estimates independent effects where there are multiple collinear relationships. Analyses were carried out separately for perennial and annual species with 15 candidate environmental variables (elevation, surface E.C., subsurface E.C., surface pH, subsurface pH, annual rainfall, autumn, winter, spring and summer rainfalls, annual hydroperiod, and autumn, winter, spring and summer hydroperiods). The procedure used Spearman correlations between a Bray-Curtis dissimilarity matrix for species and a normalized Euclidean distance matrix for environmental variables to establish the subset of environmental variables whose dissimilarities are best correlated with the species dissimilarities. The significances of correlations were determined by Mantel tests. Analysis was carried out using the VEGAN package within 'R' version 3.0.0.

Changes in vegetation from year to year over the 7 years were visualised using non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination plots of the perennial and annual species separately, using 'R' version 3.0.0. Transition matrices were also computed, separately for the perennial and annual communities.

2.3 Results

- *Abiotic environment*

- *Surface elevation*

The range of surface elevation after completion of ground works at the restoration site varied by more than 1.1 m; unsurprisingly, the main area of Caracoles (Figure 2.4a) was generally at higher elevation than the re-excavated Travieso (Figure 2.4b). Among the reference sites, Cangrejo (Figure 2.4c) and Reserva Guadiamar (Figure 2.4d) had low elevational ranges similar to that of Travieso. Matochal (Figure 2.4e) and Huerta Tejada (Figure 2.4f) occupied the middle to upper ranges, whereas Entremuros (Figure 2.4g) showed the full range, albeit over a small area. Thus, none of the reference sites individually replicated the full elevational range of the restoration site but collectively they represented that range well.

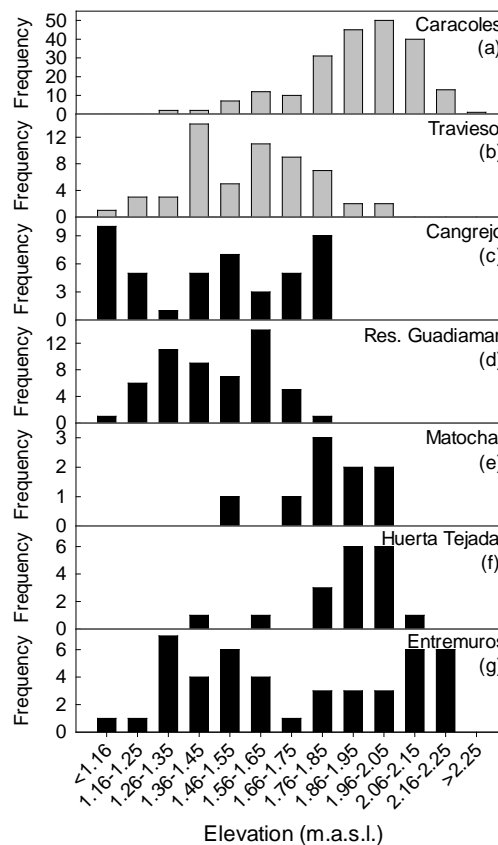


Figure 2.4. Distribution of elevational range for the sampling points in the restoration (□) and candidate reference sites (■). Restoration sites: (a) Caracoles (main area) and (b) Travieso (after re-excavation in 2004). Reference sites: (c) Cangrejo, (d) Res. Guadiamar, (e) Matochal, (f) Huerta Tejada and (g) Entremuros.

– Hydrology and hydrochemistry

There were consistent differences both between the sites and also from year to year in mean salinity (expressed as E.C.) and annual hydroperiod (Figure 2.5). Surface salinity was greater than at depth, and three of the reference sites (Cangrejo, Entremuros and Reserva Guadiamar) were consistently more saline than the restoration site, whereas salinities at Matochal and Huerta Tejada were generally comparable with those at the restoration site (Figure 2.5a,c). The mean annual hydroperiod varied in tandem at all sites from year to year and was clearly related to the rainfall totals, particularly for autumn and winter, with longer flooding in the wetter years (Figure 2.5b,d). Cangrejo, Entremuros and Reserva Guadiamar generally experienced much longer flooding than the restoration site, in contrast to Matochal and Huerta Tejada, which were again similar in flooding regime to it. Within the restoration area, the lower-lying Travieso experienced generally longer flooding that the main area of Caracoles.

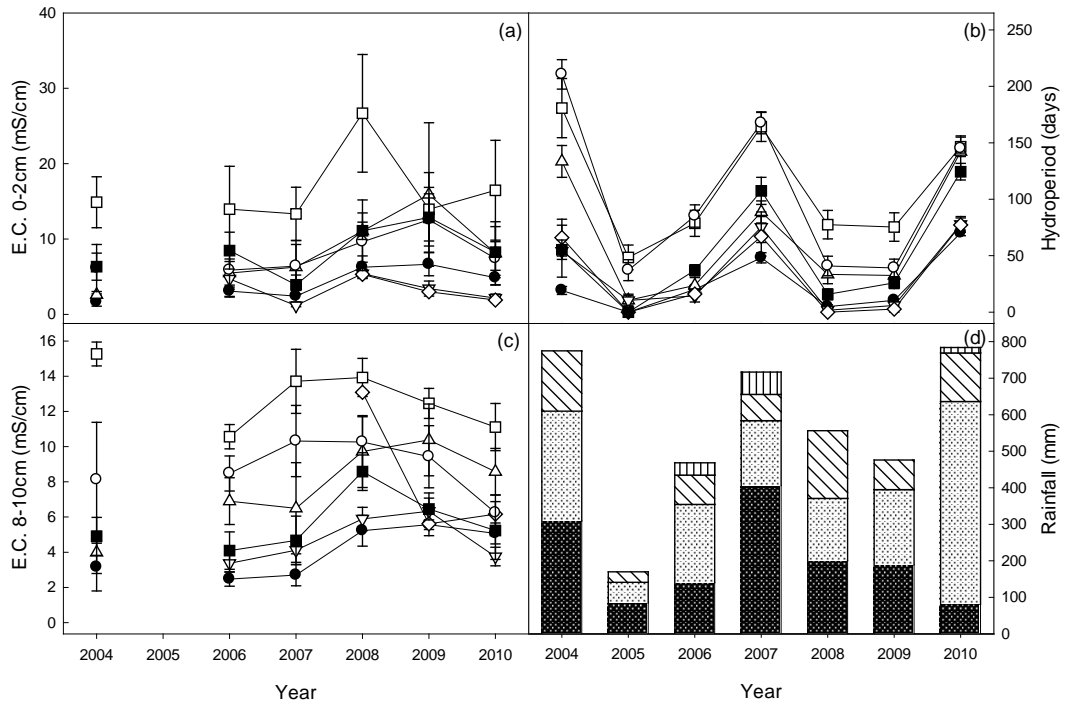


Figure 2.5. Annual trends of (a) salinity (electrical conductivity) in surface (E.C. 0-2) and (c) subsurface (E.C. 8-10) soils, (b) annual hydroperiod and (d) seasonal rainfall. Restoration sites: ● Caracoles (main area), ■ Travieso. Candidate reference sites: □ Cangrejo, △ Entremuros, ▽ Huerta Tejada, ◇ Matochal and ○ Reserva Guadiamar. Error bars represent ±SE. Rainfall: ■ Autumn, □ Winter, ▨ Spring and Summer.

- *Vegetation*

- *Spatial variation*

The matrix of perennial vegetation included 16 species across all reference sites in the 7-year period of study. Cluster analysis (Table 2.1a) yielded four main species groupings (communities) that were highly significant (global R, one-way ANOSIM, 0.702, $p < 0.0001$). The most frequent community was strongly dominated by *Arthrocnemum macrostachyum* (Figure 2.6c). The second most abundant was dominated by *A. macrostachyum* in association with *Juncus subulatus* and *Scirpus maritimus* (Figure 2.6b). A third perennial community was strongly dominated by *Suaeda vera* (Figure 2.6d). The least abundant community was a virtual monoculture of *Scirpus litoralis*, associated with the natural lagoons (Figure 2.6a). These perennial communities were represented very differently at the five reference sites (Figure 2.7). Only Cangrejo and Res. Guadiamar supported the *S. litoralis* community; these sites along with Entremuros, also had the only significant areas devoid of perennial vegetation. Most of the samples representing the *Suaeda vera* community were found at Matochal or Huerta Tejada.

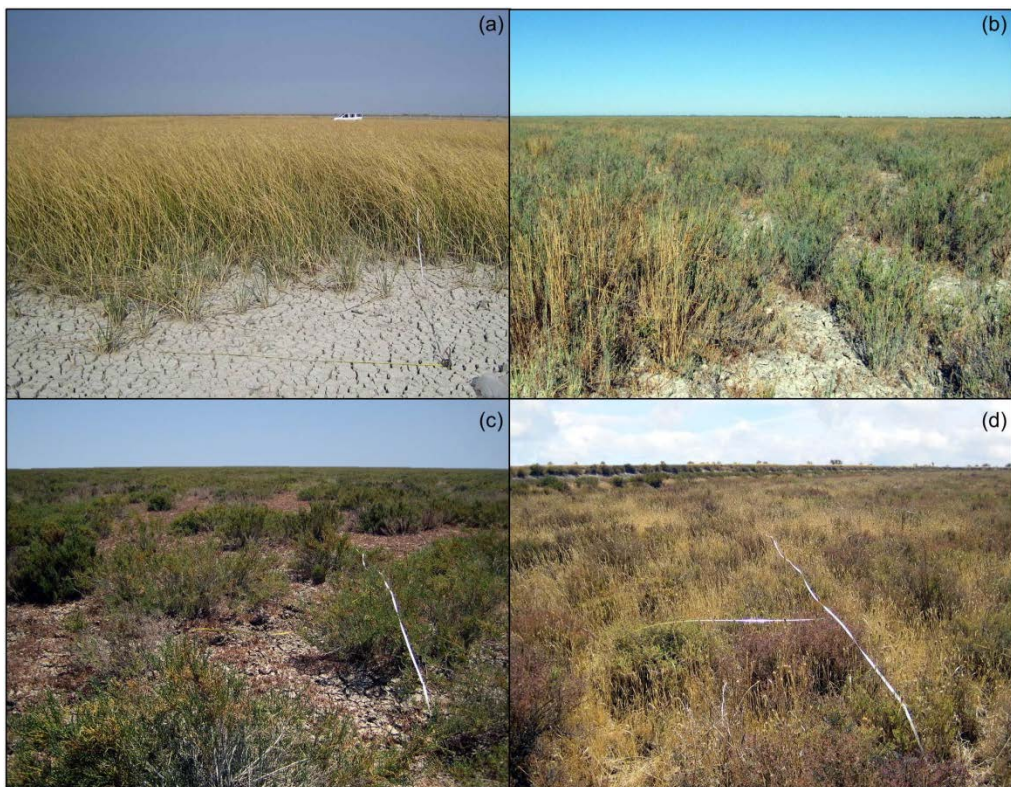


Figure 2.6. Photo of the perennial community dominated by (a) *Scirpus litoralis*, (b) *Arthrocnemum macrostachyum* in association with *Juncus subulatus* and *Scirpus maritimus*, (c) *Arthrocnemum macrostachyum* and (d) *Suaeda vera*.

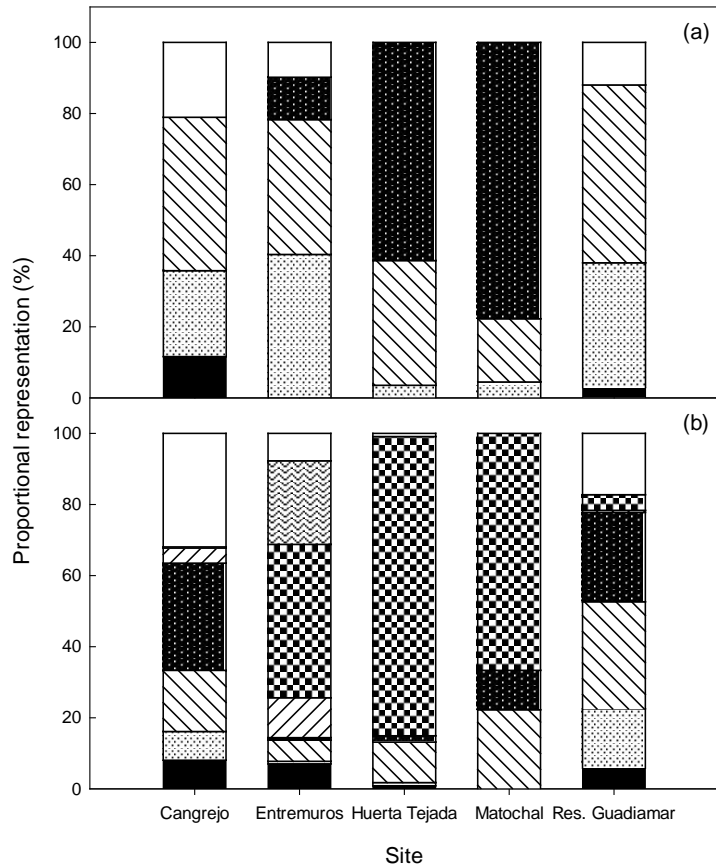


Figure 2.7. The proportional distribution of (a) perennial and (b) annual communities at the five reference sites. Perennial communities dominated by: *Scirpus litoralis* (■), *Arthrocnemum macrostachyum* with helophytes (▨), *Arthrocnemum macrostachyum* (▩), *Suaeda vera* (◼) and no perennials (□). Annual communities dominated by: *Hordeum marinum* (■), *Damasonium alisma* (▨), *Polypogon maritimus* (▩), *Medicago polymorpha* (◼), *Salicornia ramosissima* and *Salsola soda* (▨), *Plantago coronopus* (■), *Lolium rigidum* (▩) and no annuals (□). See Table 2.2 for details of communities.

The data for the reference sites collectively showed that the areas occupied by the perennial communities could be differentiated by their local environmental conditions. The best model obtained from BIO-ENV analysis for the perennial species, using the 90 samples that included any perennial species, included four environmental variables: elevation, surface E.C., subsurface pH and summer hydroperiod ($\rho=0.502$; $p<0.001$). The *Scirpus litoralis* community was found consistently at the lowest elevations, where it experienced prolonged flooding and relatively high surface salinities. The *Arthrocnemum* with helophytes, *Arthrocnemum* and *Suaeda* communities occupied successively higher

ranges of local elevation, with concomitantly shorter flooding periods, and all experienced significantly lower surface salinities (E.C.) than the *Scirpus* or bare areas (Figure 2.8). Paradoxically, when considered in isolation, neither surface nor subsurface pH varied significantly between communities (Figure 2.8e,f). However, subsurface pH was the last variable to be entered into the BIO-ENV model and only resulted in a slight increase in previous ρ of 0.487.

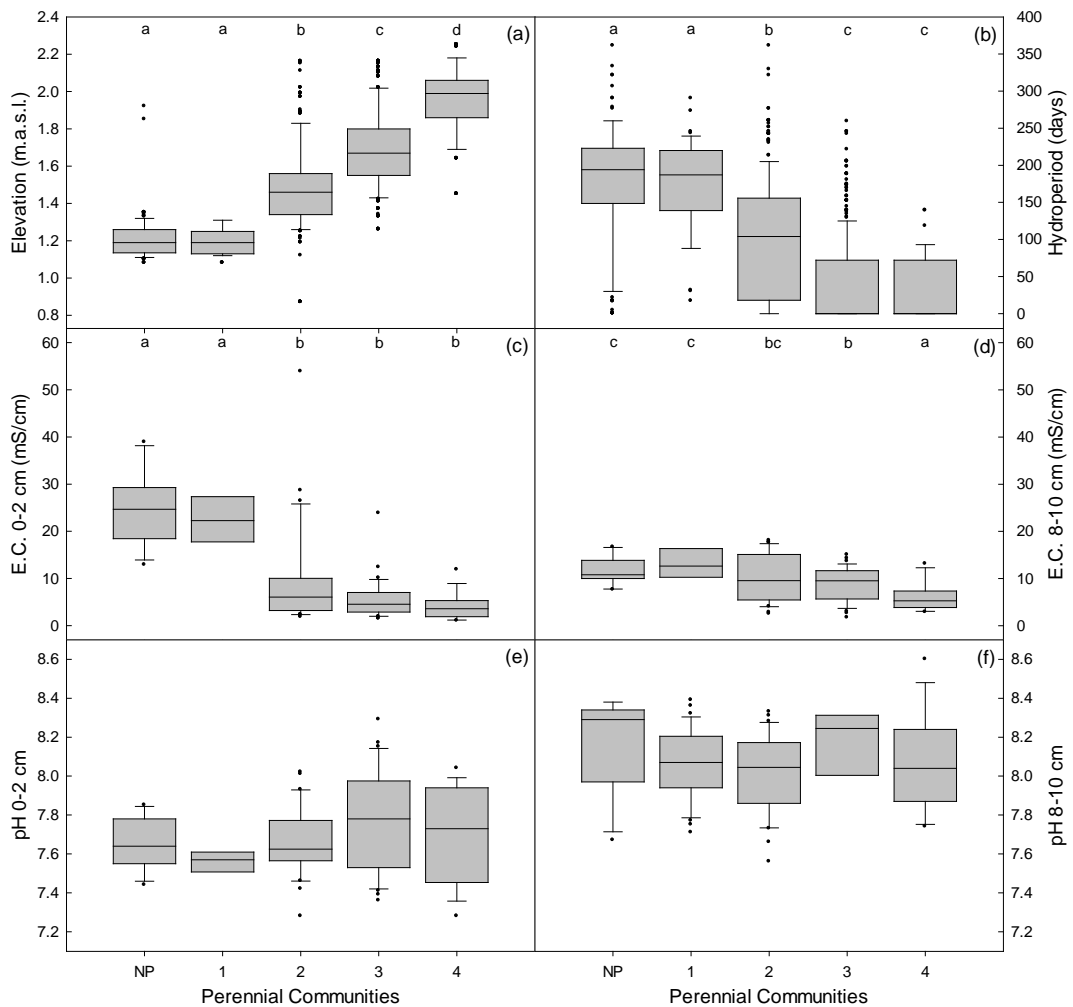


Figure 2.8. Boxplots of values of (a) elevation, (b) annual hydroperiod, (c) surface salinity (E.C. 0-2), (d) subsurface salinity (E.C. 8-10), (e) surface pH and (f) subsurface pH associated with the 4 perennial communities. Communities dominated by: no perennials (NP), *Scirpus litoralis* (1), *Arthrocnemum macrostachyum* with helpophytes (2), *Arthrocnemum macrostachyum* (3) and *Suaeda vera* (4). Bars not sharing the same letters are significantly different ($p < 0.05$; Kruskal-Wallis test for elevation, hydroperiod and EC; ANOVA for pH).

Table 2.1. Relative frequency and mean cover (in parenthesis) of species present in the clusters identified at the reference sites. (a) perennial and (b) annual species. Species are ordered by their weight in the SIMPER analysis (only the 20 most important annuals are shown). The dominant species in each cluster are highlighted in bold. Asterisks indicate <1% cover.

(a)

	Cluster			
	1	2	3	4
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>		87 (12)	100 (27)	60 (4)
<i>Suaeda vera</i>		2 *	3 *	100 (21)
<i>Juncus subulatus</i>		55 (4)	9 *	2 *
<i>Scirpus maritimus</i>	2 *	48 (2)	1 *	3 *
<i>Scirpus litoralis</i>	100 (18)	2 *		
<i>Sarcocornia perennis</i> ssp. <i>perennis</i>		19 (1)	1 *	5 *
<i>Phragmites australis</i>		8 *		
<i>Polygonum equisetiforme</i>		4 *		1 *
<i>Aeluropus litoralis</i>		4 *		
<i>Rumex pulcher</i> ssp. <i>divaricatus</i>			<1 *	2 *
<i>Frankenia laevis</i>				3 *
<i>Tamarix canariensis</i>		1 *		
<i>Spartina densiflora</i>		1 *		
<i>Inula crithmoides</i>		<1 *		
<i>Allium</i> cf. <i>ampeloprasum</i>			<1 *	2 *
<i>Oenanthe fistulosa</i>		<1 *		
Frequency	43	310	450	139

(b)

	Cluster						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Damasonium alisma</i>	9 *	100 (37)	72 (3)	3 *		6 *	
<i>Medicago</i> cf. <i>polymorpha</i>	52 (1)		11 *	96 (20)		39 *	66 (6)
<i>Leontodon longirostris</i>	78 (1)		42 (1)	87 (6)		72 (4)	76 (7)
<i>Plantago coronopus</i>	36 *	1 *	28 *	73 (3)	7 *	91 (7)	36 *
<i>Polypogon maritimus</i> ssp. <i>maritimus</i>	17 *	8 *	78 (5)	77 (3)	2 *	66 (3)	19 *
<i>Hordeum</i> cf. <i>marinum</i>	100 (13)	5 *	24 *	73 (2)		42 *	78 (4)
<i>Rumex dentatus</i> ssp. <i>halacsyi</i>	56 *	33 *	78 (3)	88 (3)		48 *	48 *
<i>Lolium</i> cf. <i>rigidum</i>	3 *		6 *	7 *		43 (1)	100 (48)
<i>Lythrum</i> cf. <i>tribracteatum</i>	8 *	78 (4)	60 (2)	13 *	2 *	17 *	6 *
<i>Beta macrocarpa</i>	61 (1)	2 *	15 *	88 (4)	2 *	32 *	27 *
<i>Plantago lanceolata</i>	11 *		11 *	27 *		63 (3)	66 (3)
<i>Juncus bufonius</i>	13 *		29 *	72 (2)		43 (1)	10 *
<i>Phalaris</i> cf. <i>minor</i>	14 *	1 *	19 *	43 *		47 (2)	34 *
<i>Parapholis pycnantha</i>	5 *	2 *	27 *	54 (2)		34 *	19 *
<i>Chamaemelum mixtum</i>			16 *	72 (4)		20 *	1 *
<i>Spergularia</i> cf. <i>nicaeensis</i>	9 *	1 *	40 *	82 (2)	2 *	29 *	9 *
<i>Coronopus squamatus</i>	31 *	7 *	44 *	52 *	2 *	19 *	6 *
<i>Salsola soda</i>	2 *	8 *	9 *		98 (3)	16 *	3 *
<i>Salicornia ramosissima</i>			4 *	1 *	61 (3)	8 *	
<i>Bromus</i> cf. <i>lanceolatus</i>			2 *	3 *		33 (1)	27 *
Frequency	64	83	192	181	46	265	67

The annual and ephemeral species that colonized the interstices of the perennial vegetation were much more numerous. Cluster analysis grouped 69 species into seven communities (Table 2.1b) with a highly significant global R (one-way ANOSIM, 0.5694; $p < 0.001$). The most frequent community was characterized by *Plantago coronopus*, *Leontodon longirostris*, *Polypogon maritimus* and *Plantago lanceolata*. *Polypogon maritimus* was the dominant in the second most abundant grouping, followed by a community clearly dominated by *Medicago polymorpha*. Three other groups with considerably lower frequency were dominated by *Damasonium alisma*, *Lolium rigidum* and *Hordeum marinum*, respectively. The final group comprised *Salsola soda* and *Salicornia ramosissima* coexisting at low abundance.

Some but not all of the annual communities were associated with particular perennial communities (Table 2.2). The *Scirpus litoralis* community generally lacked annual species and areas devoid of perennials also tended to lack annuals. The most diverse annual community, dominated by *Plantago coronopus* and *Leontodon longirostris* was strongly associated with the *Suaeda* perennial community. The *Medicago*-dominated annual community was associated particularly with *Arthrocnemum* perennial community. However, a wider range of annual communities was associated with the community dominated by *Arthrocnemum* with helohytes but the *Polypogon*-dominated one was most prominent.

Table 2.2. The fraction of annual communities associated with each perennial community. Data for individual sampling points were aggregated for the five reference sites from 2004-2010. Association between perennial and annual communities: $\chi^2=1246.5$, d.f.=28, $p < 0.0001$. The greatest fraction in each row is in bold. Marginal and total frequencies are also shown. Communities represent the clusters described in Table 2.1. Key to community names: perennial communities dominated by (1) *Scirpus litoralis*, (2) *Arthrocnemum macrostachyum* with helophytes, (3) *A. macrostachyum*, (4) *Suaeda vera* and (NP) no perennials; annual communities dominated by (1) *Hordeum marinum*, (2) *Damasonium alisma*, (3) *Polypogon maritimus*, (4) *Medicago polymorpha*, (5) *Salicornia ramosissima* and *Salsola soda*, (6) *Plantago coronopus*, (7) *Lolium rigidum* and (NA) no annuals.

Community	Annuals								Frequency	
	1	2	3	4	5	6	7	NA		
Perennials	1	0	0	0	0.233	0	0	0.767	43	
	2	0.006	0.223	0.332	0.045	0.042	0.181	0.081	0.09	310
	3	0.122	0.031	0.173	0.36	0.002	0.222	0.069	0.02	450
	4	0.043	0	0.065	0.029	0	0.777	0.079	0.007	139
	NP	0.008	0	0.016	0.008	0.171	0.008	0	0.791	129
Frequency	64	83	192	181	46	265	67	173	1071	

BIO-ENV analysis of the annual species, using the 80 samples containing any annual species, identified the most significant subset of environmental factors associated with their community structure. The best model included four environmental variables: elevation, surface E.C., winter hydroperiod and spring hydroperiod ($\rho=0.617$; $p<0.001$).

– *Temporal variation*

As expected, perennial communities were more stable than the annual ones. Comparison of the annual transitions of community classification for individual sampling points showed that overall c. 80% remained the same (Table 2.3a). The annual communities were more labile, with considerable variation in annual transition probability (Table 2.3b). However, most communities were more likely to stay the same than change annually; exceptions were the *Hordeum* and the *Damasonium*-dominated communities that typically evolved into the *Medicago* and *Polypogon* ones, respectively.

Table 2.3. Transition matrixes for (a) perennial and (b) annual communities over the whole study period. Values indicate the probability of changing from a community at year n to a community at year n+1. Values in bold indicate the probability of a community not changing. Marginal and total frequencies are also shown. For the key to community numbers see Table 2.2.

(a)

		Year n+1					Frequency
Community		NP	1	2	3	4	
Year n	NP	0.777	0.089	0.107	0.027	0	112
	1	0.206	0.794	0	0	0	34
	2	0.032	0.014	0.807	0.147	0	218
	3	0.002	0	0.227	0.744	0.026	418
	4	0	0	0.017	0.085	0.898	118
Frequency		102	40	285	356	117	900

(b)

		Year n+1							Frequency	
Community		NA	1	2	3	4	5	6		7
Year n	NA	0.809	0	0	0.078	0	0.078	0.028	0.007	141
	1	0	0.156	0	0.016	0.547	0	0.219	0.063	64
	2	0	0.031	0.031	0.719	0.188	0	0.031	0	32
	3	0.02	0.013	0.258	0.411	0.179	0	0.119	0	151
	4	0.006	0	0.149	0.254	0.497	0	0.094	0	181
	5	0.4	0	0	0	0	0.556	0.044	0	45
	6	0	0	0.027	0.118	0.036	0.009	0.714	0.095	220
	7	0	0.076	0	0	0	0	0.379	0.545	66
Frequency		136	18	73	169	166	38	238	62	900

Although there was year-to-year variation in community type at any location, there was little evidence of successional or other directional change. Separate multivariate analyses of perennial and annual species composition by NMDS (Figure 2.9) showed that the centroids for neither the communities nor the reference sites migrated systematically from year to year between 2004 and 2010.

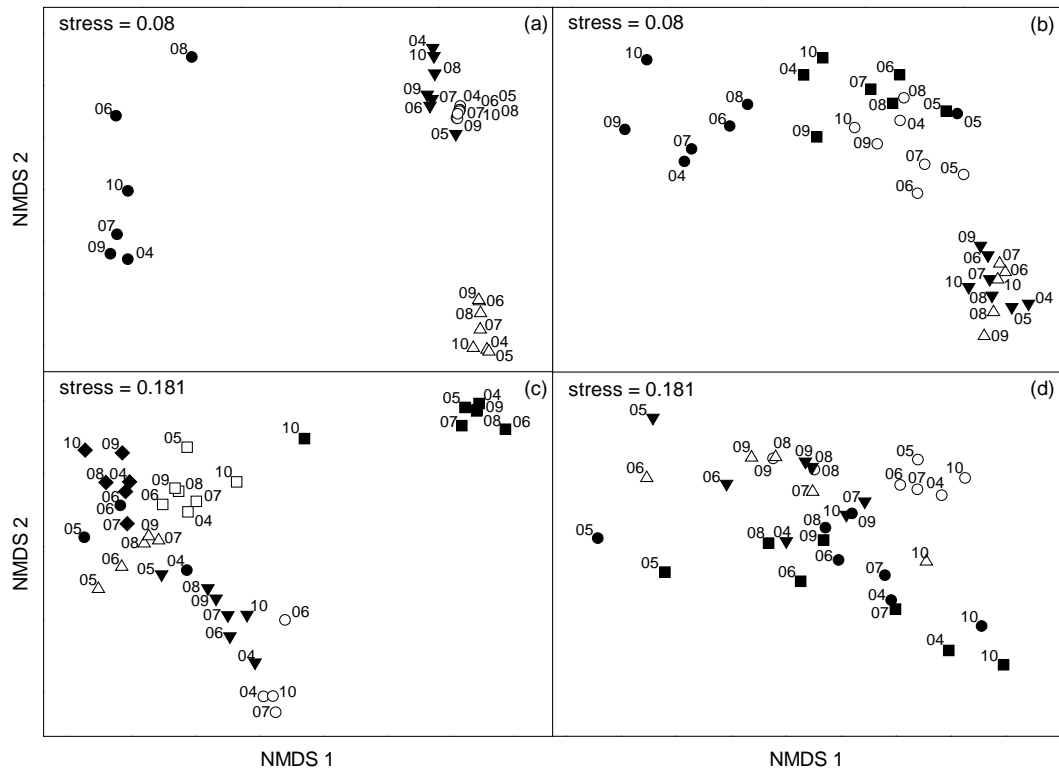


Figure 2.9. NMDS based on the perennial and annual species separately: (a) 27 centroids resulting from combinations of 4 perennial communities and 7 years (community 1 not represented in 2005); (b) 33 centroids resulting from combinations of 5 reference sites and 7 years based on perennials (Matochal was not sampled in 2004 and 2005); (c) 39 centroids resulting from combinations of 7 annual communities and 7 years (some communities were not represented certain years); (d) 33 centroids resulting from combinations of 5 reference sites and 7 years based on annuals. Key to communities dominated by perennials: *Scirpus litoralis* (●), *Arthrocnemum macrostachyum* (○), *A. macrostachyum* with helophytes (▼) and *Suaeda vera* (△). Key to communities dominated by annuals: *Hordeum marinum*. (●), *Damasonium alisma* (○), *Polypogon maritimus* (▼), *Medicago sp.* (△), *Salicornia ramosissima* and *Salsola soda* (■), *Plantago coronopus* (□) and *Lolium rigidum* (◆). Key to reference sites: Cangrejo (●), Entremuros (○), Huerta Tejada (▼), Matochal (△) and Reserva Guadiamar (■). Years 2004-2010 are indicated by 04-10.

2.4 Discussion

Large heterogeneous wetlands present particular problems for restoration (Hughes *et al.* 2011) and the shrub-dominated marshlands of Doñana National Park are no exception. Historical information informed the reinstatement of their hydrological regimes but provided little insight into prior vegetation structure. Furthermore, historical reference points may no longer represent the restoration potential of a site (Palmer *et al.* 2013; Balaguer *et al.* 2014). Novel starting points, climatic unpredictability and environment heterogeneity can combine to engender considerable uncertainty about trajectories of change in the plant communities (Zedler & Callaway 1999; Matthews & Spyreas 2010). It has been argued that such circumstances demand ‘open-ended’ restoration, where natural processes are promoted, and with no specific reference system (Hughes *et al.* 2012). However, where suitable reference sites can be identified, they are valuable both as a target and for evaluating progress towards it (Clewell & Aronson 2007). Long-term monitoring of candidate sites, as at Doñana, allows the definition of a dynamic reference, or ‘moving target’, that accommodates environmental change (Hiers *et al.* 2012). Heterogeneity can be addressed by a similarly detailed examination of its underlying environmental drivers, assuming that one or more candidate reference sites encompass the environmental variation of the restoration site (Weinstein *et al.* 2001).

Hydroperiod is a driver that has been shown to differ between multiple reference sites for particular wetland restorations, and also fluctuate from year to year within among them (Barton *et al.* 2008; O’Connell *et al.* 2013). Similarly, the heterogeneity of the Doñana wetlands was structured principally by hydrological and hydrochemical factors. Surface elevation, despite for the most part varying by little more than 1 m, underpinned these factors; although no individual reference site displayed the full range of elevation, collectively they were representative. The vegetation of the five reference sites, taken together, was represented by four communities of perennial species and seven communities of annuals. The perennial communities were strongly differentiated by elevational range, which resulted in differences in hydroperiod and salinity between their locations. The BIO-ENV analysis identified these same factors as the most significant correlates of community structure: the best models included elevation, surface salinity, subsurface pH and summer hydroperiod for perennials, and elevation, surface salinity, winter hydroperiod and spring hydroperiod for annuals. The consequences of elevation on these non-tidal marshes presumably would be similar to those on tidal marshes, where flooding, soil waterlogging (and hence redox potential and reduced toxins) or water stress (and salinity) are widely recognised as a determinants of species (Davy *et al.* 2011) and community distribution (Mossman *et al.* 2012a,b). The main difference is in the dominant periodicity of flooding, which is annual in these Doñana marshlands, rather than semi-

diurnal. Surface salinity was higher at low elevation/longer hydroperiod because of salt deposition after inundation events. The overall result was a series of perennial communities dominated sequentially by *Suaeda vera*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *A. macrostachyum* with helophytes and *Scirpus litoralis*, with decreasing elevation and increasing hydroperiod, irrespective of the actual reference site. These broadly correspond with the communities ‘Almajar fino’, ‘Almajar’, ‘Almajar mixto’ and ‘Bayuncar halófilo’, respectively, described by García-Viñas *et al.* (2005). The communities of annuals, occupying the interstices of the matrix of perennial species, tended to show associations with particular perennial communities. This is likely to have reflected environmental tolerances in common to the two life histories but might also have been the result of either interference from, or facilitation by, the perennials in such a severe environment; *Arthrocnemum subterminale* had both effects on winter annuals in the upper zones of a Californian salt marsh (Callaway 1994). Bare ground was a feature of the mosaic in our reference areas, and annual communities rarely occurred where there were no perennials. Comparison of the NMDS ordinations of the species composition for the reference sites with those for the communities abstracted from them indicated more coherent and consistent groupings for the communities than for the sites; this suggests that the communities would be the more precise basis for defining reference condition at Caracoles Estate.

These ordinations also highlighted changes with time. Although the composition of perennial and annual species in both the sites and the communities fluctuated from year to year, there was no evidence of directional change over the 7 years. Hence they serve to define dynamic ranges of reference state, as suggested by Hiers *et al.* (2012), which is more realistic than using static, fixed points. Another approach to a dynamic reference emerges from the annual transition probabilities between community types at any sampling point. Perennial communities had high fidelity, as might be expected for long-lived plants, but nevertheless with a dynamic element. Predictably, the annual communities were more labile: for instance, on average the *Damasonium* community had a high probability of transition to the *Polypogon* community in the following year, the *Lolium* community quite frequently changed to the *Plantago* community, and the *Salsola/Salicornia* community had a high probability of losing all annual species. Such fluctuations, and those in annual community composition, are likely to be related to annual differences in hydroperiod, themselves largely driven by fluctuations in rainfall. Dramatic fluctuations in water level resulted in cyclic changes in the composition of lake-shore vegetation associated with annual draw-down of regulated rivers in China (Liu *et al.* 2006). Callaway & Sabraw (1994) documented large effects of varying rainfall on the abundance and elevational distribution of winter-annual species in a Californian salt marsh, both from natural precipitation and experimental manipulations; increased salinity

and water stress were implicated at lower elevational limits, and flooding at upper ones. Annual halophytes, such as *Salicornia europaea*, show negatively density-dependent seed production and high intrinsic rates of population growth (Jefferies *et al.* 1981) which can allow rapid recovery of populations from seed banks after years with heavy mortality. Relationships with rainfall may be complex, however, because different species are likely to be sensitive to different aspects of hydroperiod and at different times in their life cycles.

The Doñana National park is a wetland of almost unrivalled conservation importance in Europe (García-Novo & Marín 2006) and the opportunity to restore a large area after previous conversion to agricultural use is an important opportunity. The approach taken here to defining the reference state for restoration was designed to take account of its dynamic nature in both space and time (White & Walker 1997). The vegetation of its important marshlands is essentially a spatial mosaic that is primarily determined by subtle variations in elevation that have larger effects on hydroperiod; a difference in elevation of about 80 cm was associated with a difference in annual inundation of up to 200 days. Similar LIDAR digital terrain modelling has been used previously to predict hydroperiod within a narrow range of elevation and thus the development of intertidal habitat after managed coastal realignment (Blott & Pye 2004). For purposes of restoration at Caracoles Estate, the broad community distributions may be predicted from average elevation: <130 cm above sea level, the *Scirpus litoralis* community is likely to dominate; 130-155 cm, the *Arthrocnemum macrostachyum* mixed community; 155-182 cm, the *A. macrostachyum*-dominated community; and >182 cm, the *Suaeda vera* community. The interstitial annual communities are less predictable, but their associations with perennials provide insight into likely distribution. Variations in the timing and distribution of flooding modulate plant distribution across the elevational mosaic, particularly of the annuals, and contribute to the definition of a dynamic envelope of reference state (Hiers *et al.* 2012). Clearly restoration targets based on survey in a single year would be unable to capture the dynamic nature of these communities and the extent to which they depend on fluctuating environmental conditions. Although the candidate reference sites virtually encircle the proposed restoration site, none of them individually could provide an adequate definition of restoration objectives for the wetlands comprising the Caracoles Estate but collectively, because they encompass the relevant spatial and temporal variation in environmental conditions, they can provide a detailed predictive model. This hydrology-based approach should be applicable broadly to large, heterogeneous wetlands.

2.5 References

- Balaguer, L., Escudero, A., Martín-Duque, J.F., Mola, I. & Aronson, J. (2014). The historical reference in restoration ecology: Re-defining a cornerstone concept. *Biological Conservation*, 176: 12-120.
- Barton, C.D., Andrews, D.M. & Kolka, R.K. (2008). Evaluating hydroperiod response in restored Carolina Bay wetlands using soil physicochemical properties. *Restoration Ecology*, 16: 668-677.
- Blott, S.J. & Pye, K. (2004). Application of Lidar digital terrain modelling to predict intertidal habitat development at a managed retreat site: Abbots Hall, Essex, UK. *Earth Surface Processes and Landforms*, 29: 893-905.
- Callaway, R.M. (1994). Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology*, 75: 681-686.
- Callaway, R.M., & Sabraw, C.S. (1994). Effects of variable precipitation on the structure and diversity of a California salt marsh community. *Journal of Vegetation Science*, 5: 433-438.
- Clarke, K.R. & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92: 205-219.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council, Plymouth, UK.
- Clewell, A. F. & Aronson, J. (2007). *Ecological Restoration: Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*. Society for Ecological Resoration & Island Press, Washington, USA.
- Davy, A.J., Brown, M.J., Mossman, H.L. & Grant, A. (2011). Colonization of a newly developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential on halophytes. *Journal of Ecology*, 99: 1350-1357.
- Díaz-Delgado, R., Bustamante, J., Pacios, F. & Aragonés, D. (2006). Hydroperiod of Doñana marshes: Natural or anthropic origin of inundation regime? ESA & Ramsar Convention (eds) Proceedings of the 1st Global Wetland Symposium., Frascati, Italy.
- Díaz-Delgado, R., Aragonés, D., Ameztoy, I. & Bustamante, J. (2010). Monitoring marsh dynamics through remote sensing. *Conservation Monitoring in Freshwater Habitats: A Practical Guide and Case Studies* (eds C. Hurford, M. Schneider & I. Cowx), pp. 375-386. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Espinar, J.L. (2009). 1410 Pastizales salinos mediterráneos (*Juncetalia maritimi*). VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. Spain.
- García, L.V., Clemente, L., Marañón, T. & Moreno, A. (1993). Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 4: 417-424.

- García-Novo, F. & Marín, C. (2006). *Doñana: Water and Biosphere*. Doñana 2005, Confederación Hidrográfica del Guadalquivir, Ministerio Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- García-Viñas, J.I., Mintegui, J.A. & Robredo, J.C. (2005). *La Vegetación en la Marisma del Parque Nacional de Doñana en Relación a su Régimen Hidráulico*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Hiers, J.K., Mitchell, R.J., Barnett, A., Walters, J.R., Mack, M., Williams, B. & Sutter, R. (2012). The dynamic reference concept: measuring restoration success in a rapidly changing non-analogue future. *Ecological Restoration*, 30: 27-36.
- Hughes, F.M., Stroh, P.A., Adams, W.M., Kirby, K.J., Mountford, J.O. & Warrington, S. (2011). Monitoring and evaluating large-scale, 'open-ended' habitat creation projects: A journey rather than a destination. *Journal for Nature Conservation*, 19: 245-253.
- Hughes, F.M., Adams, W.M. & Stroh, P.A. (2012). When is Open-endedness Desirable in Restoration Projects?. *Restoration Ecology*, 20: 291-295.
- IBM Corp. Released (2012). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0*. Armonk, NY: IBM Corp.
- Jefferies, R.L., Davy, A.J. & Rudmik, T. (1981). Population biology of the salt marsh annual *Salicornia europaea* agg. *Journal of Ecology*, 69: 17-31.
- Liu, G.H., Li, W., Zhou, J., Liu, W.Z., Yang, D. & Davy, A.J. (2006). How does the propagule bank contribute to cyclic vegetation change in a lakeshore marsh with seasonal drawdown? *Aquatic Botany*, 84: 137-143.
- Marañón, T., García, L.V., Murillo, J.M. & Clemente, L. (1989). Las Marismas del Guadalquivir, reserva biogenética de plantas tolerantes a la salinidad. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 48: 725-740.
- Matthews, J.W. & Spyreas, G. (2010). Convergence and divergence in plant community trajectories as a framework for monitoring wetland restoration progress. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1128-1136.
- Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. (2007). *Wetlands*. 4rd edition, New York, John Wiley and Sons, Inc., 600 p.
- Mossman, H.L., Davy, A.J. & Grant, A. (2012a). Does managed coastal realignment create saltmarshes with 'equivalent biological characteristics' to natural reference sites?. *Journal of Applied Ecology*, 49: 1446-1456.
- Mossman, H.L., Brown, M.J., Davy, A.J. & Grant, A. (2012b). Constraints on salt marsh development following managed coastal realignment: dispersal limitation or environmental tolerance? *Restoration Ecology*, 20: 65-75.

Defining reference condition for the restoration of wetland vegetation: aiming at multiple, moving targets in the Doñana National Park

- O'Connell, J.J., Johnson, L.A., Beas, B.B., Smith, L.M., McMurry, S.T. & Haukos, D.A. (2013). Predicting dispersal-limitation in plants: Optimizing planting decisions for isolated wetland restoration in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 159: 343-354.
- Palmer, M.E., Keller, W. & Yan, N.D. (2013). Gauging recovery of zooplankton from historical acid and metal contamination: the influence of temporal changes in restoration targets. *Journal of Applied Ecology*, 50: 107-118.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rivas-Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S. & Valdés, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-189.
- Saura, J., Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Documento Marco para el Desarrollo del Proyecto Doñana 2005*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Weinstein, M.P., Teal, J.M., Balletto, J.H. & Strait, K.A. (2001). Restoration principles emerging from one of the world's largest tidal marsh restoration projects. *Wetlands Ecology and Management*, 9: 387-407.
- Weishar, L.L., Teal, J.M. & Hinkle, R. (2005). Designing large-scale wetland restoration for Delaware Bay. *Ecological Engineering*, 25: 231-239.
- White, P.S. & Walker, J.L. (1997). Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5: 338-349.
- Zedler, J.B. & Callaway, R.C. (1999). Tracking wetland restoration: do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration Ecology*, 7: 69-73.

CAPÍTULO 3

CAMBIOS EN LA VEGETACIÓN Y EN LOS FACTORES AMBIENTALES DE LA ZONA NO PERFILADA DE LA FINCA CARACOLES TRAS LAS OBRAS DE RESTAURACIÓN Y EL ABANDONO DE LOS CULTIVOS



3.1 Introducción

De entre todas las actividades humanas, la agricultura ha sido una de las más extendidas por todo el mundo desde hace miles de años y sus severas repercusiones sobre el medio natural son ampliamente conocidas (Rey-Benayas *et al.* 2007): transformación o destrucción de hábitats, eliminación de la vegetación natural, introducción de especies exóticas, contaminación, etc. Actualmente, las tierras de cultivo y los pastizales se han convertido en el mayor bioma terrestre, representando aproximadamente un 40% de la superficie terrestre del planeta (Asner *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005). En numerosas ocasiones el abandono de estas prácticas y, por tanto, de grandes extensiones de cultivos, puede estar motivada por cambios socio-económicos, como ha ocurrido durante la segunda mitad del siglo XX debido al trascendente éxodo rural (Aide & Grau 2005; Pausas *et al.* 2006), pero también derivada de iniciativas conservacionistas más recientes cuya finalidad es la restauración ecológica de estos lugares, como es el caso del Proyecto Doñana 2005 (Saura *et al.* 2001). Consecuentemente, hoy en día los campos de cultivo abandonados aparecen distribuidos por una gran variedad de ambientes en todo el mundo (Walker *et al.* 2007) y los procesos ecológicos que en ellos tienen lugar están siendo ampliamente estudiados (Lee *et al.* 2002; Mauchamp *et al.* 2002; El-Sheikh 2005; Pugnaire *et al.* 2006; Zhang & Dong 2010).

La sucesión ecológica que se da en los campos de cultivos abandonados es considerada un tipo de sucesión secundaria (Zhang 2005; Lepš *et al.* 2007; Martínez-Duro *et al.* 2010) ya que parte de un terreno previamente ocupado por vegetación. Este concepto está intrínsecamente vinculado con el de restauración ecológica (Walker *et al.* 2007) cuya finalidad es ayudar al restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER 2004). A pesar del cese y abandono de los cultivos, algunos factores inherentes a ellos como la persistencia de especies exóticas (Stylinski & Allen 1999; Cramer *et al.* 2008; Reinhardt & Galatowitsch 2008; Standish *et al.* 2008) o la limitada disponibilidad y dispersión de semillas de especies nativas (Warren *et al.* 2002; Foster *et al.* 2007; Standish *et al.* 2007) pueden retardar, limitar o incluso inhibir la recuperación de su comunidad original a pesar de la restauración de las condiciones abióticas naturales (Bakker & Berendse 1999; Van der Putten *et al.* 2000), pudiendo degenerar en un estado de sucesión arrestada (Prach & Pysek 2001; Myster 2008). Se ha demostrado que las condiciones iniciales en el momento del abandono pueden resultar determinantes para la posterior trayectoria sucesional de la comunidad vegetal (Pickett 1982; Myster & Pickett 1990). En este sentido, la intensidad, la frecuencia y la duración de los usos agrícolas, el año de abandono, la última especie cultivada, los tratamientos físico-químicos empleados o el tipo de labores realizadas por los agricultores, son otros

de los factores que caracterizan el grado de perturbación de partida (Bonet 2004; Cramer *et al.* 2008; Myster 2008).

El desafío de la restauración de un ecosistema degradado, como son los campos de cultivo abandonados, se puede abordar tanto desde enfoques activos como pasivos. En el primer caso, se pretenden acelerar los procesos de sucesión secundaria por medio de la intervención humana, como por ejemplo sería la introducción de especies de estadíos sucesionales tardíos (Lepš *et al.* 2007) o el control de especies exóticas persistentes por medio de herbicidas o con ganado controlado (Bonet 2004; Standish *et al.* 2007). La alternativa, un enfoque de restauración pasiva, confía en la revegetación natural basada en la sucesión espontánea (Prach & Hobbs 2008). A pesar de ser una opción que conlleva menores costes económicos, sobre todo para grandes superficies, suele ser un proceso bastante lento (Buisson & Dutoit 2004; Midoko-Iponga *et al.* 2005; Pugnaire *et al.* 2006; Rey-Benayas *et al.* 2007; Fagan *et al.* 2008) ya que se requiere más tiempo para superar las limitaciones anteriormente citadas, resultando primordial la cercanía y conexión con poblaciones de estadíos sucesionales tardíos que puedan actuar como de fuente de propágulos (Stylinski & Allen 1999; Bonet 2004). Es por ello que, para evaluar correctamente el grado de restauración, resulta imprescindible el seguimiento de la vegetación a largo plazo, donde el empleo de parcelas de muestreo permanente es muy conveniente (Pickett 1982; Prach *et al.* 2001; Myster 2008). La revegetación pasiva como medida de restauración ha sido frecuentemente documentada en marismas mareales una vez recuperada la funcionalidad hidrológica (Mauchamp *et al.* 2002; Garbutt & Wolters 2008; Mossman *et al.* 2012a,b), mientras que todavía se sabe muy poco de sus resultados en terrenos de marismas no mareales.

Una de las actuaciones más ambiciosas del Proyecto Doñana 2005 (Saura *et al.* 2001) pretende restaurar las 2668 ha de la finca Caracoles, un terreno de marisma transformado y cultivado durante 30 años. En 2004, además de su expropiación, se emprendieron una serie de actuaciones de restauración encaminadas a la recuperación de su hidrología, lo que permitiría a su vez una revegetación natural en las parcelas agrícolas ahora abandonadas. En este contexto, desde entonces se han estudiado los procesos ecológicos derivados tanto del abandono de los cultivos como de las actuaciones de restauración. De este modo, los objetivos que se plantearon para este capítulo, referido a la zona no perfilada de la finca, fueron (a) caracterizar ambientalmente el área de estudio y su variación temporal, para así poder evaluar el grado de perturbación inicial, (b) describir los cambios en la comunidad vegetal anual y perenne, durante los primeros años de sucesión secundaria, (c) relacionar esos cambios con los factores ambientales, y (d) evaluar el grado de recuperación de las comunidades originales y la velocidad de los procesos ecológicos, comparando la vegetación con la descrita en las zonas de referencia.

3.2 Material y Método

3.2.1 Área de estudio

Con una superficie aproximada de 2218 ha, la zona no perfilada de la finca Caracoles supone el 83% de la totalidad de la extensión que se pretende restaurar (Figura 3.1).

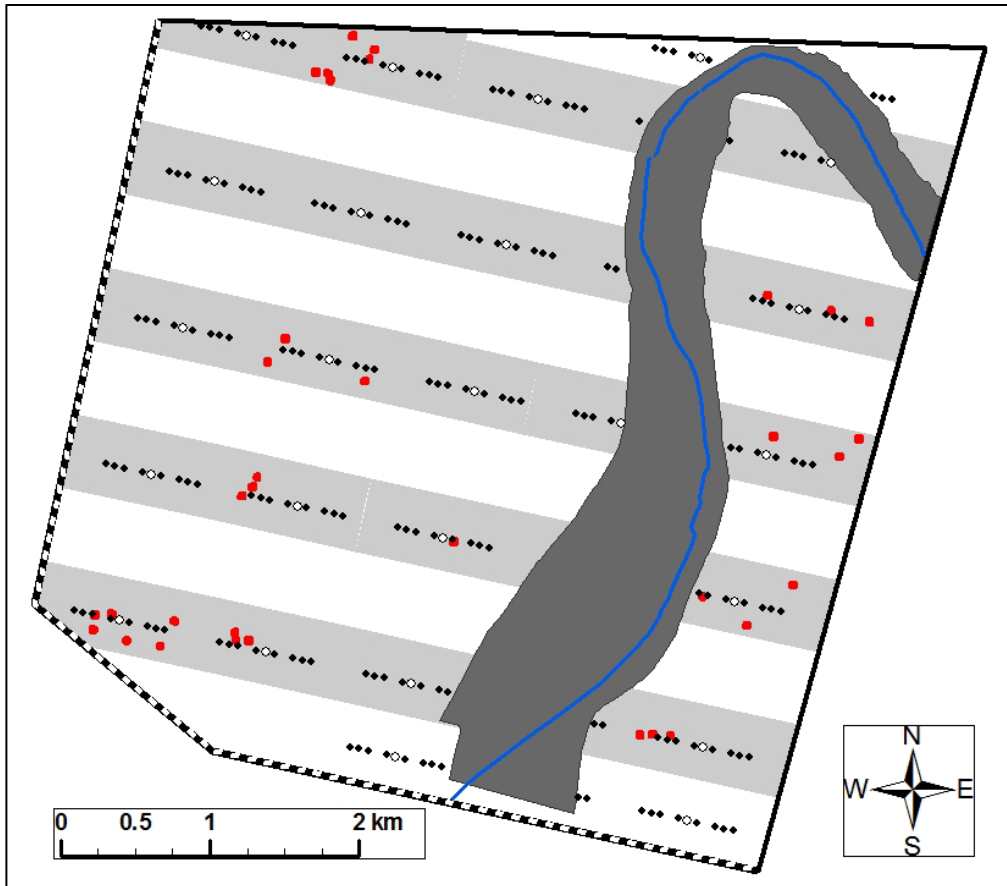


Figura 3.1. Localización de los 213 puntos de muestreo ubicados sobre la zona no perfilada de la finca Caracoles; de ellos, los 24 puntos blancos se corresponden con aquellos lugares donde se tomaron muestras de suelo para medir posteriormente pH y conductividad eléctrica. La superficie perfilada (objeto de estudio del Capítulo 4) aparece en gris oscuro y la línea azul que la atraviesa es el centro del cauce del Caño Travieso. La superficie en gris claro abarca las parcelas agrícolas donde se realizó el seguimiento de poblaciones arbustivas perennes autóctonas en 2007, y los 34 cuadrados rojos, los cuadros de 30x30 metros donde se focalizó dicho seguimiento en 2009 y 2011. La ubicación actual de diques en los límites E y N se indica con líneas negras continuas, y los límites S y W de la finca, donde se retiraron los diques en 2004, aparecen con líneas negras discontinuas.

El 50% de la zona no perfilada se encuentra tan sólo en un rango elevacional de 25 cm (181-206 cm.s.n.m.) siendo su elevación media de 191 cm.s.n.m. Unas 187 ha (8% de esa superficie) se corresponden con zonas localmente más deprimidas asociadas a lucios o lagunas temporales antiguamente conectadas por un complejo sistema de drenaje natural, cuya elevación oscila entre los 120 y 160 cm.s.n.m. y que se encuentran tanto en el extremo suroeste de la finca (parte del antiguo Lucio del Cangrejo) como en las proximidades del límite oeste hacia la Reserva del Guadiamar. En cambio, las zonas más elevadas están asociadas al *levée* del Caño Travieso (elevación natural longitudinal que recorre sus márgenes), donde se pueden alcanzar cotas de hasta 240 cm.s.n.m. y se extienden por unas 500 ha (23%).

Como ya se ha descrito de manera pormenorizada en el Capítulo 1, durante la década previa a las actuaciones de restauración, en la zona no perfilada de Caracoles la variabilidad espacial de los cultivos fue bastante elevada en cuanto a la intensidad, rotación y momento del abandono de los mismos. Con mucha diferencia, los cereales de secano en general, y trigo duro y avena en particular, fueron los cultivos mayoritarios casi todos los años, siendo además los más extendidos justo antes del abandono. Éste se produjo principalmente durante 2004, aunque las últimas parcelas se abandonaron en 2005 tras la expropiación y las labores de restauración.

3.2.2 Descripción de comunidades potenciales

No se conocen con mucho detalle las comunidades existentes en Caracoles antes de su transformación, por un lado, debido a la escasez de referencias sobre su vegetación y por otro, a la dificultad para identificar con precisión algunas comunidades vegetales en las ortofotos del vuelo americano de 1956. La zona de Caracoles se encuentra en la ecosección Marisma Interna Antigua (Montes *et al.* 1998) que se corresponde con el área norte y centro de la marisma del Parque y coincidiendo con la superficie de topografías más altas de la misma. Se trata, en definitiva, de una marisma de caracteres residuales, prácticamente ajena desde hace cientos de años al régimen de marea, y con ciertos síntomas de continentalización. A grandes rasgos, Valverde (1960) clasifica a partes aproximadamente iguales la marisma alta de Caracoles, en marisma de suaeda y marisma de almajo. Basándonos en García-Viñas *et al.* 2005, la primera de ellas, dentro de la asociación *Suaedion verae* (Rivas-Martínez, Lousã, T.E. Díaz, Fernández-González & J.C. Costa 1990) Rivas-Martínez, Fernández-González & Loidi 1999, podría corresponderse con el “almajar fino”, agrupación dominada principalmente por el arbusto *Suaeda vera* y vinculada a las zonas más elevadas, menos saladas y generalmente nunca

inundadas de la marisma. La segunda, se referiría a dos agrupaciones dominadas por el arbusto *Arthrocnemum macrostachyum* o almajo salado, y correspondientes, en parte, a la asociación *Arthrocnemo glauci-Juncetum subulati* Brullo & Furnari 1976. Una de ellas, el “almajar”, donde *Arthrocnemum macrostachyum* aparece únicamente acompañada por un estrato de especies anuales en diferente proporción, forma el matorral más típico de los paciles o zonas relativamente elevadas que dominan la marisma y cuyo período de encharcamiento temporal es reducido. La otra agrupación, el “almajar mixto”, dominada por *Arthrocnemum macrostachyum* junto con el helófito *Juncus subulatus* en proporciones variables, aparece en zonas con cotas algo inferiores a la anterior, donde se puede disfrutar de un período más prolongado de inundación.

Rivas-Martínez *et al.* 1980 aporta una posible disposición catenal de la vegetación desde el Caño Travieso hasta las vetas o zonas más elevadas de la marisma, pasando por algún lucio, donde aparecen otras 4 asociaciones caracterizadas por multitud de especies anuales, que podrían aparecer en la zona del este estudio. De ellas, la asociación *Scolymo maculati-Silybetum mariani* aparece en las zonas más elevadas y está compuesta principalmente por los cardos *Scolymus maculatus*, *Silybum marianum* y *Carduus bourgeanus* entre otros. En la siguiente asociación inmediatamente inferior en cuanto a la cota topográfica, *Hainardio-Lophochloetum hispidae*, abundan *Rostrario phleoides*, *Leontodon maroccanus* e *Hainardia cylindrica*, acompañadas de muchas otras de los géneros *Trifolium*, *Plantago*, *Hordeum*, *Beta*, *Lythrum*, *Spergularia*, *Polypogon*, *Chamaemelum*, *Phalaris*, *Juncus*, *Coronopus* o *Sphenopus*. En la asociación *Puccinellio-Arthrocnemetum perennis* que se encuentra en cotas algo más inferiores que la anterior, predomina *Sarcocornia perennis subsp. alpini* sobre otras. Y por último, la asociación *Parapholi-Frankenietum pulverulentae*, vinculada a las zonas más deprimidas o a lucios someros, está caracterizada por especies de pequeño porte como *Sphenopus divaricatus*, *Parapholis incurva*, *Frankenia pulverulenta*, *Hordeum marinum*, *Beta macrocarpa*, *Hainardia cylindrica*, *Suaeda splendens* o *Cressa cretica*, pudiendo aparecer en ocasiones *Sarcocornia perennis subsp. alpini*.

La vegetación de la marisma ha sido descrita por Rivas-Martínez *et al.* (1980), y su relación con los factores ambientales por Marañón *et al.* (1989), García *et al.* (1993) y García-Viñas *et al.* (2005).

3.2.3 Muestreos, toma de datos y procesamiento

Una gran parte de la información se ha obtenido sobre 213 puntos fijos de la malla permanente de muestreo (Figura 3.1) establecida para el seguimiento de la vegetación en toda la finca Caracoles (Capítulo 1).

- *Factores ambientales*

Para la caracterización ambiental del caño, se han considerado los factores físico-químicos más determinantes en este tipo de ambientes extremófilos estacionales, como la pluviometría (García-Viñas *et al.* 2005), la cota topográfica (Espinar *et al.* 2002; García-Viñas *et al.* 2005), el hidroperíodo (Armentano 1990; Lugo *et al.* 1990; Bustamante 2006), el pH (Beefink *et al.* 1982; Rozema *et al.* 1990; Luque *et al.* 1998) y la conductividad eléctrica del suelo (Ungar 1978; Woodell 1985; Clemente *et al.* 1998; Rubio-Casal *et al.* 2003; Khan & Gul 2006).

La información pluviométrica fue obtenida de la Estación Meteorológica del Palacio de Doñana (36°59'N, 6°26'W). Por la elevada estacionalidad de las lluvias características en este ecosistema, se ha considerado tanto la precipitación acumulada en cada ciclo hidrológico (PT) como en cada estación del ciclo (otoño, PO; invierno, PI; primavera, PP y verano, PV).

La cota topográfica (de ahora en adelante COTA), medida en centímetros sobre el nivel del mar (cm.s.n.m), fue obtenida gracias a un modelo digital del terreno generado a partir de los datos del vuelo LIDAR de septiembre de 2002 de la marisma de Doñana. El modelo proporcionó una precisión en plano de 50 cm y en alto de 10 cm.

Para estimar el hidroperíodo en la malla de puntos permanentes se emplearon series de imágenes diarias del área de estudio con una resolución de 250 metros obtenidas de MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer), un instrumento abordo del satélite Aqua (EOS PM). La información obtenida se contrastó con imágenes LANDSAT, con menor número de fechas pero con mayor precisión (resolución de 30 m), y con observaciones de campo. De este modo, se cuantificó el hidroperíodo de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO) y, a su vez, al igual que para la pluviometría, de cada estación del ciclo (otoño, HO; invierno, HI; primavera, HP y verano, HV).

Las medidas de conductividad eléctrica y pH del suelo se realizaron a partir de muestras recogidas desde 2004 a 2010 (excepto en 2005) en 24 de los puntos permanentes, repartidos a lo largo de toda la zona no perfilada de Caracoles (en 2004 sólo

en 10 puntos). En cada punto se tomaron 3 réplicas separadas un metro entre sí. La toma de muestras se realizó una vez al año, al final del ciclo hidrológico durante los meses de junio y julio, tanto en superficie, de 0 a 2 cm, como en profundidad, de 8 a 10 cm. La práctica totalidad de los sistemas radiculares de las plantas anuales se concentran en los primeros 10 cm (Clemente *et al.* 1998). En el laboratorio, los suelos fueron triturados y tamizados para facilitar su disolución. Tras esto se prepararon disoluciones 1:1 volumen con agua destilada en las que se midió la conductividad eléctrica y el pH utilizando un conductímetro Basic 30 CRISON y un pH-metro Basic 20 CRISON, previamente calibrados. En total, durante todo el período de estudio, se obtuvieron 130 medidas para cada parámetro y profundidad (EC_0.2, EC_8.10, pH_0.2 y pH_8.10).

- *Muestreo de la vegetación*

Se realizaron dos aproximaciones a la vegetación. Una general, sobre la malla de puntos permanentes, donde se registraron todas las especies presentes en cada muestreo, y otra específica dirigida a las poblaciones arbustivas de especies perennes autóctonas, algunas presentes desde antes de la restauración tras el abandono de los terrenos.

La malla de 213 puntos permanentes (Figura 3.1) se siguió anualmente desde 2004 a 2010 y siempre en época estival, cuando el terreno no estaba inundado y las plantas halófilas anuales presentan su mayor cobertura. En 2004 sólo se muestrearon 73 puntos, de los que 22 fueron descartados al encontrarse en lugares que volvieron a ser cultivados un año más hasta 2005; por tanto, para ese año, sólo se consideraron los 51 puntos abandonados definitivamente. En 2005, de los 213 hubo un punto que no fue muestreado. En cada punto se dispusieron dos cuadros de 4 m² (réplicas) separados 10 metros entre sí. En cada cuadro se registró la composición y abundancia de todas las plantas vasculares usando la escala de Braun-Blanquet modificada (donde los valores 0, +, 1, 2, 3, 4 y 5 significan un rango de cobertura de 0, 0-1, 1-5, 5-25, 25-50, 50-75 y 75-100% respectivamente). La composición permitió calcular cada año la frecuencia relativa de cada uno de los taxones. Nos basamos en Valdés *et al.* (1987) para la identificación de las especies y en Valdés *et al.* (2007) para clasificarlas según su hábitat característico en el Espacio Natural de Doñana. También se registró para cada punto de muestreo: la proporción de suelo desnudo (SUELO) como medida de su disponibilidad para la vegetación; la distancia mínima al centro del caño (de ahora en adelante “distancia al centro del Caño” o DIST.TRAV), al ser ésta la zona de cota mínima, con mayor período de inundación; y la distancia mínima en línea recta hasta el límite sur u oeste de la finca, frontera entre la zona restaurada y las comunidades naturales no sometidas a uso agrícola (de ahora en adelante “distancia a los límites sur u oeste” o DIST.SW). Estas tres

variables, junto con el tiempo transcurrido desde la restauración (T), las descritas en el apartado anterior (precipitación acumulada, cota topográfica, hidroperíodo, conductividad eléctrica y pH) y las 5 derivadas de la actividad agrícola (CN, CA, CN/CA, CU y TA, según el Capítulo 1), se emplearon para conocer la influencia de los factores ambientales sobre la comunidad vegetal.

En la segunda aproximación, se estudiaron las poblaciones arbustivas autóctonas aparecidas en el área de estudio y su dinámica a lo largo del tiempo, para así detectar posibles incrementos (reclutamientos) o decrementos (mortalidad) en el número de individuos (N) y conocer los factores ambientales que intervinieron en dichos procesos. Algunas de estas poblaciones, según pudimos constatar con fotografías aéreas, ya estaban presentes antes de que las actuaciones de restauración se ejecutaran, pudiendo estar asociadas a las parcelas que más tiempo llevan abandonadas. Para este tipo de especies, que constituyen un estrato perenne, estable y en cierta forma más independiente de los acontecimientos climáticos que las especies anuales, no es aplicable el método habitualmente utilizado en el estudio de herbáceas (Soriguer *et al.* 2001). Para el seguimiento de dichas poblaciones por toda la finca, en primer lugar, se priorizaron las zonas de muestreo debido a la gran extensión de la misma. Por esa razón, limitamos el muestreo a 25 de las 30 parcelas agrícolas donde se ubica la malla de puntos permanentes. En dicho muestreo, fueron descartados todos aquellos individuos en torno a los canales de drenaje soterrados o a los bordes de caminos que atraviesan la finca.

El primer muestreo y más extensivo, se realizó en otoño de 2007 y mediante recorridos de campo de al menos dos personas, y según la zona, a pie o en coche, se batió toda esa superficie en búsqueda de individuos de las 3 especies de interés: *Arthrocnemum machrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*. Con la finalidad de obtener información acerca de la estructura poblacional de dichas especies, una vez marcados con el GPS, a todos los individuos encontrados se les midió el diámetro mayor de la copa de arbusto, el diámetro menor de la copa (perpendicular al diámetro mayor) y la altura de la planta. Usando como límites los percentiles 33 y 66 de la superficie de los arbustos de las 3 especies por separado, se pudieron clasificar sus individuos según su tamaño en pequeños, medianos y grandes. Además, se valoró su estado de manera subjetiva, siguiendo una escala de 0 a 5 según la proporción de la parte fotosintéticamente activa de la planta (donde los valores 0, 1, 2, 3, 4 y 5 significan un rango de dicha proporción de 0, 1-25, 26-50, 51-75 y 76-100% respectivamente). Finalmente, con 321 cuadros de vegetación (como los anteriormente descritos), se identificaron las especies anuales asociadas a ellos, y en 208 localidades, se tomaron muestras de suelo (3 réplicas como mínimo) a 0-2 cm y a 8-10 cm de profundidad para su posterior caracterización físico-química (pH y conductividad eléctrica).

En 2009 y 2011 se realizaron el segundo y el tercer muestreo de las poblaciones arbustivas autóctonas, donde se redujo el área a muestrear, focalizando el seguimiento en lugares donde en 2007 se habían registrado diversas densidades de las 3 especies. Para ello, se ubicaron 34 cuadros de 30x30 metros, lo más repartidos posible por toda la superficie muestreada en 2007 (Figura 3.1). El procedimiento seguido con los individuos detectados en todos ellos fue igual que en 2007, con la salvedad de que, debido a que el seguimiento de 2011 se retrasó hasta diciembre (tras unas precipitaciones otoñales de 177.7 mm), ese año no se tomaron ni muestras de suelo ni se realizaron cuadros de vegetación para conocer las especies anuales asociadas.

Para conocer el efecto de los factores ambientales sobre la variación del número de individuos en cada uno de los cuadros de 30x30 metros, se tuvieron en cuenta las variables derivadas del uso agrícola (CN, CA, CN/CA, CU y TA), la COTA (valor medio de la cota topográfica de los individuos presentes), la DIST.TRAV, la DIST.SW y el HIDRO. Arcgis 10.0 (ESRI®ArcMap™ 10.0) se empleó para el cálculo de éstas. El número total de individuos de cada especie detectados en cada uno de los cuadros durante el recuento del año anterior (NA), fue considerado para contemplar una variable que pudiera informar sobre la disponibilidad cercana de propágulos y sobre la que relativizar el número de nuevos individuos encontrados.

- *Comparación con la vegetación de las zonas de referencia*

Para evaluar finalmente el grado de recuperación de la vegetación en la zona no perfilada de Caracoles, se comparó ésta con la existente en las zonas de referencia elegidas para este estudio (Capítulo 2). En primer lugar, se clasificaron los 213 puntos de la zona no perfilada de Caracoles según la comunidad de especies perennes encontrada en las zonas de referencia que potencialmente podría albergar, usando como criterio su cota topográfica, por ser la variable que mejor discriminó las comunidades de perennes de las zonas de referencia. Las cuatro comunidades posibles eran las dominadas por *Scirpus litoralis* (Scilit, cota<130 cm), *Arthrocnemum macrostachyum* con helófitos acompañantes como *Juncus subulatus* o *Scirpus maritimus* (Artmac+hel, cota 130-155 cm), *Arthrocnemum macrostachyum* (Artmac, cota 156-182 cm) y *Suaeda vera* (Suaver, cota>183 cm).

De los 1071 muestreos realizados desde 2004 a 2010 sobre los 171 puntos de la malla permanente de seguimiento en las zonas de referencia (Capítulo 2), se consideraron los 861 casos en los que aparecieron tanto especies perennes como anuales, excluyéndose aquellos muestreos sin vegetación (102 casos), que presentaron sólo especies anuales (27

casos) o bien sólo perennes (71 casos), así como los que presentaron una comunidad de *Scirpus litoralis* (10 casos) al no existir puntos en la zona no perfilada de Caracoles con una cota similar (<130 cm). Por otro lado, de los 1350 muestreos realizados desde 2004 a 2010 sobre los 213 puntos de la malla permanente en la zona no perfilada de Caracoles, se consideraron 1326 casos, tras excluir los 2 casos en los que no apareció ninguna especie y los 22 muestreos realizados en 2004 sobre puntos de la finca de parcelas aún en cultivo.

3.2.4 Análisis estadístico

Para comprobar diferencias interanuales en los factores ambientales, se usó el test de Friedman (para los hidroperíodos) o bien, cuando se cumplieron los criterios de normalidad y de homogeneidad de varianzas entre los grupos, ANOVA con muestras repetidas (para los pH y las conductividades). Cuando estas pruebas fueron significativas se llevaron a cabo análisis *post-hoc* para hacer la comparación par a par entre los grupos. Además, se calculó el coeficiente de Spearman o de Pearson para comprobar la correlación entre factores ambientales.

Diferencias en la composición taxonómica y la abundancia de especies de las comunidades vegetales entre años fueron examinadas mediante el Análisis de Similaridad (ANOSIM), y el Análisis del Porcentaje de Similitud (SIMPER) fue usado para calcular la contribución relativa de cada especie en las diferencias establecidas (Clarke & Warwick 1994). Con un criterio de corte del 90% sobre la contribución total, se identificaron las 33 especies más importantes por su mayor capacidad explicativa. La medida de asociación usada en ambos casos fue el coeficiente de Bray-Curtis.

Tanto para detectar patrones espacio-temporales en la comunidad vegetal (variables respuesta) y en los factores ambientales (variables explicativas), como para determinar la existencia de relaciones entre los mismos, con la información obtenida en la malla de puntos, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA; Ter Braak 1986). Para ello, de las 130 muestras de suelo recogidas durante todo el período de estudio, únicamente se tuvieron en cuenta aquellas tomadas una vez los cultivos fueron abandonados definitivamente (127). Se emplearon los datos de abundancia $\log(x+1)$ transformados de las 33 especies más contribuyentes; mientras que de las 17 variables ambientales consideradas, sólo a algunas se les aplicó una transformación: $\sqrt[4]{x}$ a DIST.TRAV, DIST.SW, SUELO y EC_8.10, $\log(x)$ a EC_0.2., $\sqrt[3]{x}$ a TA y $\arccos(x)$ a CA. CU fue incluida en el análisis como 4 variables *dummy* por tratarse de una variable con 5 categorías (trigo duro, trigo blando, avena, colza y taraje). Ni HIDRO ni HV se

incluyeron en este análisis; la primera, para evitar problemas de colinealidad con los hidroperíodos estacionales (a mayor HI o HP, mayor HIDRO); y la segunda, al ser constante en los 127 casos empleados. Con el test de Monte Carlo (con 499 permutaciones) se comprobó la significación estadística de los dos primeros ejes y de la suma de todos los autovalores del CCA.

Para descomponer la variación de la comunidad vegetal explicada por las variables ambientales se empleó un Análisis de Correspondencia Canónica Parcial (pCCA; Ter Braak 1988; Økland & Eilertsen 1994). Para ello, éstas se clasificaron en 3 grupos según su naturaleza: un grupo con 4 variables de carácter estrictamente espacio-temporal (COTA, DIST.SW, DIST.TRAV y T), otro con 8 variables relacionadas con las condiciones físico-químicas del suelo (HO, HI, HP, EC_0.2, EC_8.10, pH_0.2, pH_8.10 y SUELO) y, un último grupo con las 5 variables vinculadas a la actividad agrícola (CN, CA, CN/CA, CU y TA). El procedimiento de cálculo es una extensión directa del método de Borcard *et al.* 1992. Todos estos análisis parciales fueron también examinados usando el test de Monte Carlo (con 499 permutaciones).

No sólo se analizó la vegetación en base al tiempo transcurrido desde las actuaciones de restauración en 2004, sino que también se hizo desde otra perspectiva, la del tiempo transcurrido desde el abandono de la actividad agrícola. Esto ha sido posible gracias a la gran variabilidad encontrada al inicio del estudio referente al año de abandono de las parcelas cultivadas, lo que permitió abarcar, a lo largo de los 7 años de muestreo, un mayor intervalo de tiempo de abandono, registrando información desde lugares recién abandonados hasta otros con 13 años desde el cese de los cultivos. Para ello, primero se clasificó dicha variable en 5 niveles agrupándola de 3 en 3 años (0-2, 3-5, 6-8, 9-11 y 12-13). Para determinar posibles asociaciones entre las 33 especies más importantes según SIMPER y el tiempo desde el abandono se realizó un Análisis de Correspondencia (AC; Hill & Gauch 1980; Ter Braak 1995) y la comprobación de diferencias significativas entre la vegetación de esos 5 niveles se realizó mediante un Análisis de Similaridad (ANOSIM). Posteriormente, para obtener información acerca del grado de diversidad de la comunidad en cada uno de esos 5 niveles, se calcularon varios parámetros para los principales grupos funcionales encontrados (monocotiledóneas anuales, dicotiledóneas anuales y dicotiledóneas bienales): la riqueza media y acumulada, la cobertura media relativa, el índice de diversidad de Shannon y la proporción media de suelo desnudo. La clasificación de grupos funcionales empleada fue similar a las empleadas por Bonet 2004 y El-Sheikh 2005.

La información resultante del seguimiento de poblaciones arbustivas autóctonas se analizó con Modelos Lineales Generalizados (GLM; McCullagh & Nelder 1989). La

variable respuesta analizada fue la variación del número de individuos de cada una de las 3 especies estudiadas en un mismo cuadro entre dos muestreos consecutivos (2007-2009 y 2009-2011). Al tratarse de una variable de conteo, tuvieron que descartarse aquellos casos en los que se produjo una variación negativa, quedándonos únicamente con lugares donde se mantuvo o se incrementó el número de individuos. Debido a la elevada proporción de ceros en la variable respuesta (lugares sin incremento) y a que las varianzas fueron mucho mayores que las medias para las 3 especies, los errores se ajustaron a una distribución binomial negativa con una función de enlace de logaritmo (Crawley 2007). Las variables predictoras empleadas en los modelos fueron 8 (NA, CN, CA, CU, TA, COTA, DIST.TRAV y DIST.SW). CN/CA fue descartada por presentar una elevada correlación con CA. Para introducirlas en los modelos algunas fueron transformadas para mejorar su distribución y todas fueron z-transformadas para facilitar la comparación y la interpretación de los coeficientes. También se consideraron todas las interacciones entre dichas variables predictoras para cubrir el posible efecto combinado entre ellas. La simplificación de los modelos se basó en el procedimiento descrito por Crawley 2007. Para comprobar la estabilidad de los modelos se utilizaron varias pruebas de diagnóstico. La significancia de los modelos se estableció con la prueba de razón de verosimilitud, y la selección del mejor modelo se basó en el Criterio de Información de Akaike (AIC). Este análisis fue ejecutado en R versión 3.0.0 (R Core Team 2013). Los modelos GLM Binomial Negativo fueron ajustados usando la función 'glm.nb' del paquete 'MASS' (Venables & Ripley 2002) y representados gráficamente con el paquete 'visreg' (Breheny & Burchett 2013).

Para comprobar la existencia de diferencias significativas entre la vegetación de la zona no perfilada de Caracoles y de las zonas de referencia se realizaron comparaciones interanuales mediante un Análisis de Similitud (ANOSIM). Posteriormente se omitieron de los análisis las especies perennes, evaluando así el peso de las especies anuales. Los valores se agruparon y ordenaron mediante un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) y un Análisis del Porcentaje de Similitud (SIMPER) permitió identificar las especies que más contribuyeron a las diferencias encontradas. En todos los análisis se utilizó la cobertura relativa media de las especies log transformada.

En todos los casos se fijó un nivel de significación de 0.05. Para los análisis estadísticos se usaron los programas informáticos IBM SPSS 21.0 (IBM Corp. 2012), Canoco v.4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002), PAST 2.14 (Hammer *et al.* 2001) y R versión 3.0.0 (R Core Team 2013).

3.3 Resultados

- *Caracterización ambiental*

- *Precipitación, cota e hidroperíodos*

El hidroperíodo de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO), considerando la totalidad de puntos de muestreo sobre la zona no perfilada, fue muy variable ($\chi^2=695.56$, $p<0.001$) y sólo entre los ciclos 2003-04 y 2005-06 no se detectaron diferencias significativas (Figura 3.2b). Su valor medio para cada ciclo desde 2003-04 a 2009-10 fue de 19 ± 4 , 0 ± 0 , 20 ± 2 , 48 ± 4 , 5 ± 2 , 10 ± 1 y 70 ± 2 días respectivamente y, en conjunto, para todo el período transcurrido tras las actuaciones de restauración, de 25 ± 1 días/ciclo. Los hidroperíodos estuvieron muy relacionados con las precipitaciones. Así los mayores hidroperíodos coincidieron con los ciclos más húmedos (2006-07 y 2009-10) y al contrario, las inundaciones menos duraderas ocurrieron durante los ciclos relativamente secos (2005-06 y 2008-09). El ciclo 2004-05 (primero tras las labores de restauración) fue el más seco en los últimos 30 años, no llegándose a inundar ningún punto de muestreo. Un análisis temporal de los hidroperíodos evidencia el efecto positivo de las actuaciones de restauración sobre la recuperación de la hidrología de la zona. De este modo, existe una correlación positiva significativa entre el tiempo transcurrido desde la restauración y el hidroperíodo (coeficiente de Spearman=0.4; $p<0.05$). Además, la comparación del hidroperíodo antes de las obras de restauración (ciclo 2003-04) con el de otros ciclos con precipitaciones similares (2006-07 y 2009-10) muestra que fueron mayores los de años posteriores a las obras de restauración.

A nivel estacional, los hidroperíodos más importantes por su duración fueron los invernales (HI) seguidos, dependiendo del año, por los otoñales (HO) o los primaverales (HP), y por último, los de verano (HV) que normalmente son inexistentes. Las habituales diferencias interanuales entre ellos vinieron marcadas por la distribución temporal de las precipitaciones. En este sentido, cabe destacar que los hidroperíodos estacionales del ciclo 2009-10 fueron especialmente elevados en invierno, primavera y verano, teniendo en cuenta que durante el otoño no se llegaron a producir inundaciones.

La cota topográfica y el hidroperíodo, por lo general, estuvieron débilmente correlacionadas de manera negativa, aunque dicha relación varió con el tiempo según las condiciones climáticas, siendo máxima durante el ciclo 2009-10, el más húmedo de la serie (coeficiente de Spearman=-0.6; $p<0.05$), y mínima en un ciclo con precipitaciones próximas a la media como el 2007-08 (coeficiente de Spearman=-0.1; $p<0.05$). Esto indica que el estrecho rango elevacional que presenta la zona de estudio (la mayor parte se encuentra entre 181-206 cm.s.n.m.; Figura 3.2a), y que le confiere un aspecto de

llanura, es insuficiente para que se aprecie una inundación gradual desde las zonas más deprimidas a las más elevadas en un terreno tan vasto. Este hecho se constata a su vez con la débil correlación registrada año a año entre el hidroperíodo y las distancias tanto a los límites sur u oeste de la finca como al Travieso, que indica que la inundación se produce de manera homogénea y generalizada por toda la superficie no perfilada. La ausencia de barreras en el interior de la finca y la recuperación de la topografía original como consecuencia de la eliminación de los antiguos canales de drenaje permiten que el proceso de inundación ocurra de este modo.

– *Conductividad eléctrica y pH del suelo*

El análisis de la conductividad reveló diferencias significativas entre los primeros y los últimos años tras las actuaciones de restauración (Figura 3.2c,d). Así, se registraron mayores conductividades, tanto en superficie (ANOVA con medidas repetidas: $F=24.30$; $p<0.01$) como en profundidad (ANOVA con medidas repetidas: $F=37.26$; $p<0.01$), en 2008, 2009 y 2010 que en 2006 y 2007. La menor conductividad en 2006 y 2007 no difirió de la de 2004, último registro antes de la restauración. Por otro lado, se comprobó que sólo en los ciclos más secos (2005-06, 2007-08 y 2008-09) la conductividad media en superficie resultó ser ligeramente mayor que en profundidad, mientras que en el resto ocurría lo contrario. Este perfil salino invertido podría explicarse por una mayor evaporación del agua freática surgente en la superficie del suelo producido tras el cese de las breves inundaciones de los años más secos, que incrementa el ascenso capilar de sales que se concentran en la superficie. Tanto el incremento de salinidad desde las actuaciones de restauración como los mayores valores alcanzados en superficie durante los años más secos podrían incidir en la colonización de especies halófitas, regulando el establecimiento y ensamblaje de las nuevas comunidades vegetales.

En cuanto al pH, también se han observado variaciones en superficie y profundidad (ANOVA con medidas repetidas: $F=19.52$; $p<0.01$ y $F=12.42$; $p<0.01$, respectivamente), aunque en este caso, a diferencia de la conductividad, sin una aparente tendencia temporal definida (Figura 3.2e,f). El pH superficial, tras un continuo descenso anual de 8.12 ± 0.04 a 7.57 ± 0.04 entre 2004 y 2009, en 2010 experimentó un incremento significativo, recuperando los niveles iniciales. En profundidad, al igual que en superficie pero con valores más altos y más estables, se produce un significativo descenso del pH de 8.33 ± 0.03 a 8.02 ± 0.04 entre 2006 y 2007, pero desde entonces en este caso, se produce un incremento paulatino hasta que en 2010 se vuelve alcanzar el nivel de 2004 y 2006.

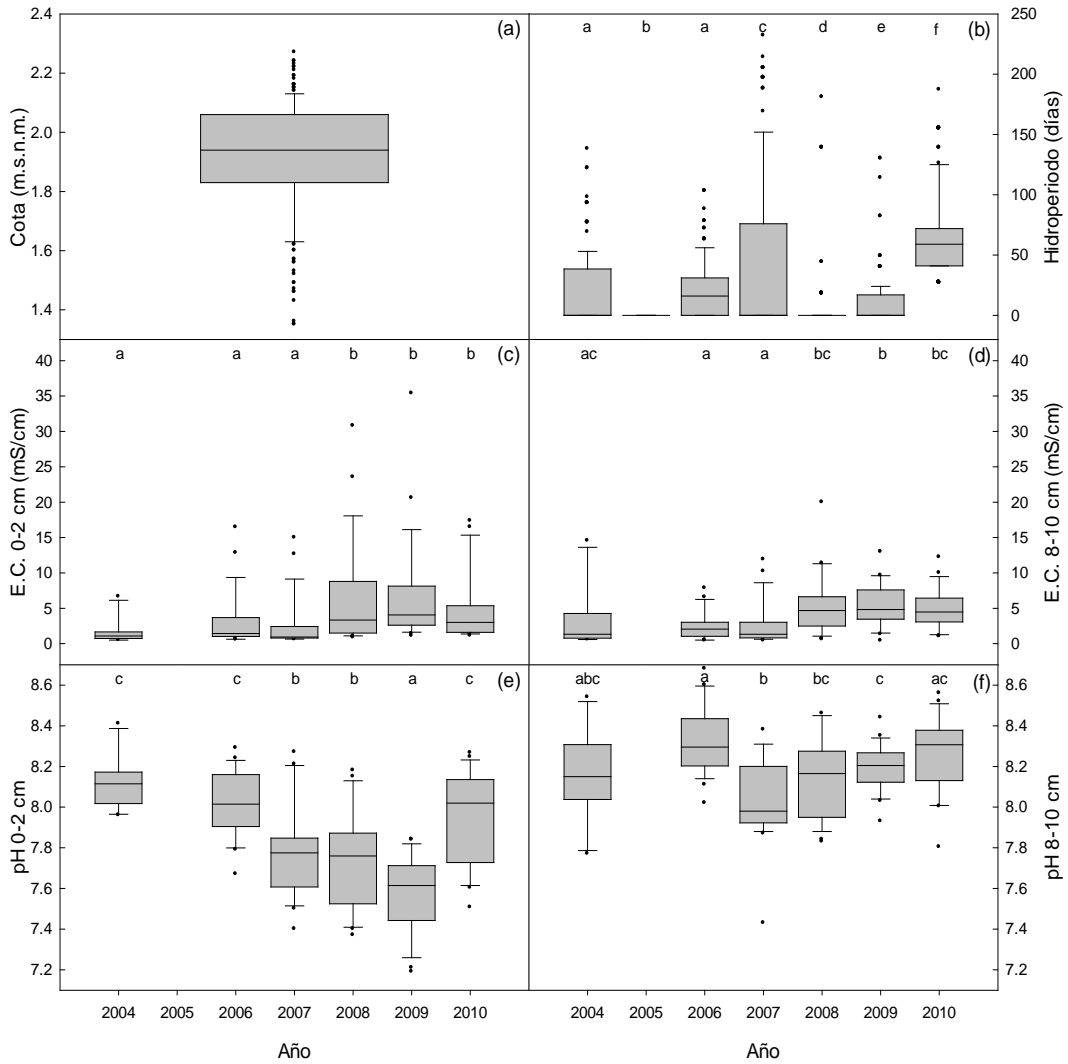


Figura 3.2. Diagramas de caja con la distribución de (a) la cota topográfica (n=213) y, para cada ciclo hidrológico, (b) el hidroperíodo completo (n=213 por año), (c) la conductividad superficial, (d) la conductividad en profundidad, (e) el pH superficial y (f) el pH en profundidad. En estas últimas cuatro gráficas, n=10 para 2004 y n=24 para el resto de años. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

- *Análisis de la comunidad vegetal y de los factores ambientales asociados sobre la malla de puntos permanente*

Durante el período de estudio se contabilizaron 112 especies diferentes en los 7 muestreos realizados sobre la malla de puntos permanentes en la zona no perfilada de Caracoles. 2004 fue el año de menor riqueza (57 especies; Tabla 3.2) debido principalmente al uso agrícola de la finca. Ese verano se produjo la última cosecha y el comienzo de las labores de restauración. En 2005, una vez eliminados muros y canales de drenaje, el valor no fue muy diferente (59 especies) aun con un mayor número de muestreos realizados (212 frente a 51). En los años sucesivos, la riqueza acumulada fue mayor tras ciclos relativamente secos (2006, 2008 y 2009) rondando las 80 especies, mientras que en los dos años más húmedos el número total de especies cayó a 63 (2007 y 2010). Todos los años, se inventariaron taxones característicos de varios hábitats diferentes, siendo las especies ruderales o arvenses las más numerosas (54 en total), seguidas por aquellas típicas de pastizales o herbazales (33) y por último, las de marismas, de suelos salobres o de zonas húmedas como lugares temporalmente encharcados (24). La inmensa mayoría de las especies fueron anuales tanto dicotiledóneas (80 en total y entre 41 y 61 por año) como monocotiledóneas (14 en total y entre 9 y 12 por año). Aunque muy inferiores en número, también se encontraron algunas dicotiledóneas bienales o perennes y, de manera testimonial, monocotiledóneas perennes, especies de porte arbustivo y helófitos. Todas las especies encontradas pertenecen a 29 familias, en su mayoría compuestas (Asteráceas), gramíneas (Poáceas), leguminosas (Fabáceas) y quenopodiáceas (Figura 3.6).

Las 33 especies más importantes en la composición de la comunidad vegetal según SIMPER (Tabla 3.2) aparecen agrupadas en relación a los factores ambientales mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (Figura 3.3; Tabla 3.1), que consiguió explicar un 38.31% de la varianza de la comunidad vegetal, aunque los dos primeros ejes de ordenación sólo explicaron el 15.7%. Esto pone de manifiesto una gran homogeneidad en todo el terreno y la ausencia de marcados gradientes ambientales que expliquen las variaciones en la abundancia de muchas de las especies aparecidas. En cualquier caso, el eje 1 de manera muy significativa ($p < 0.001$) tuvo una fuerte correlación positiva con los hidroperíodos de invierno (0.6855) y de primavera (0.6104), y en menor medida con la proporción de suelo desnudo (0.4821), con el tiempo transcurrido desde la restauración (0.5145) y desde el abandono (0.3761) así como con la conductividad en superficie (0.2879) y en profundidad (0.4074). En cambio, estuvo negativamente correlacionado con el número de años cultivado (-0.1743). El eje 2 estuvo correlacionado positivamente con ambas conductividades (0.3366 y 0.4303), con la distancia al Travieso (0.3902), con el hidroperíodo de otoño (0.1980) y con aquellos lugares donde el último cultivo fue de trigo duro (0.3578). En cambio, estuvo negativamente correlacionado con la cota (-

0.3363), con el pH en profundidad (-0.2530) y también con el número de años cultivado (-0.2380). La validez estadística del análisis fue probada tanto para el primer eje de ordenación como para todos los ejes canónicos por el test de Monte Carlo ($F=10.85$ y 3.29 respectivamente, $p<0.01$).

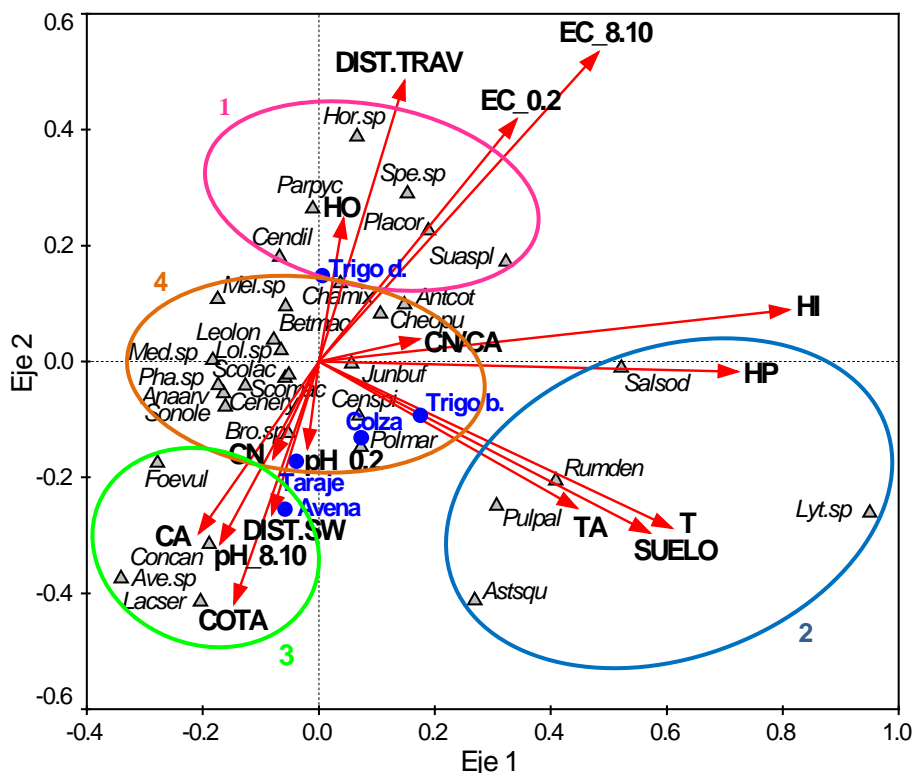


Figura 3.3. Biplot CCA de especies y variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenación para los 127 muestreos donde se realizaron tomas de suelo. Se representan: con flechas rojas, las 16 variables ambientales cuantitativas; con puntos azules, los centroides de la variable ambiental categórica CU; con triángulos, los centroides de las 33 especies (abreviaturas en cursiva; su nombre completo aparece registrado en el Listado de abreviaturas); y con circunferencias de colores aparecen las 4 agrupaciones de especies que se mencionan en el texto.

Tabla 3.1. Resultados del CCA para los puntos con muestras de suelo (n=127). Para cada eje se indican los autovalores, porcentajes de varianza de las especies y de las relaciones especie-factores ambientales, correlaciones ponderadas entre especies y los ejes ambientales (Correlaciones E/F), y correlaciones ponderadas entre factores ambientales y los ejes canónicos de las especies. Las correlaciones significativas están señaladas con * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Eje 1	Eje 2
Autovalor	0.237	0.162
Correlaciones E/F	0.847	0.807
% de la variación de las especies	9.3	6.4
% de la variación de la relación E-F	24.3	40.9
<i>Correlación con factores ambientales</i>		
T	0.5145***	-0.2314**
COTA	-0.1230**	-0.3363***
HO	0.0356	0.1980***
HI	0.6855***	0.0721
HP	0.6104***	-0.0139
EC_0.2	0.2879***	0.3366***
EC_8.10	0.4074***	0.4303***
pH_0.2	-0.0165	-0.1199*
pH_8.10	-0.1437	-0.2530***
DIST.TRAV	0.1248*	0.3902***
DIST.SW	-0.0681	-0.2117*
CN	-0.0659*	-0.1339**
CA	-0.1743***	-0.2380***
CN/CA	0.1458**	0.0314
TA	0.3761***	-0.2036**
SUELO	0.4821***	-0.2381*
Trigo duro	0.0163	0.3578***
Trigo blando	0.0951	-0.0480
Avena	-0.0764	-0.3191**
Colza	0.0311	-0.0533
Taraje	-0.0150	-0.0634

Según el pCCA (Figura 3.4), la totalidad de la varianza explicada de la comunidad vegetal (38.31%) estuvo bastante repartida entre los 3 grupos de factores ambientales considerados. De ellos, el compuesto por factores mayoritariamente físico-químicos resultó ser el de más importancia al explicar la mayor proporción de dicha varianza (13.89%), seguido de los factores agrícolas (9.85%) y, por último, de los espacio-temporales (5.02%). Sin embargo, la proporción de varianza explicada conjuntamente entre parejas de esos grupos y entre todos ellos fue bastante inferior (2-3%).

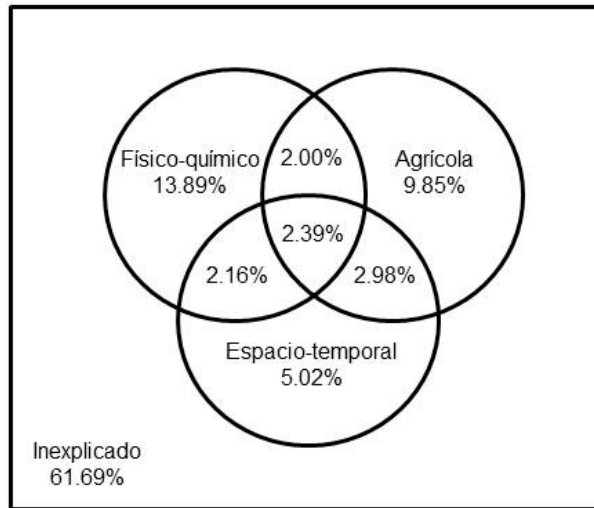


Figura 3.4. Diagrama de Venn que muestra el resumen del análisis pCCA con la partición de la varianza de acuerdo con 3 grupos de variables independientes: agrícola, físico-químico y espacio-temporal. El área del rectángulo se corresponde con la varianza total en las variables dependientes (especies). Cada área de superposición de los 3 círculos representa la intersección de los 3 conjuntos en términos de su varianza explicada. La superficie que queda dentro del rectángulo pero fuera de los círculos representa la varianza inexplicada.

De las 4 agrupaciones de especies distinguidas en el biplot CCA (Figura 3.3), en la agrupación 1 abundan especies que se ven favorecidas por suelos con altos valores de salinidad, cercanos al Travieso y donde por última vez se cultivó trigo duro. Bajo estas condiciones apareció *Hordeum sp.*, el taxón más contribuyente de todo el estudio, que bien pudo tratarse en los muestreos de 2004 de la especie cultivada hasta entonces *Hordeum vulgare*, siendo posteriormente desplazada por *Hordeum marinum*, especie de menor porte y que suele aparecer en pastizales sobre suelos salobres. Otras especies características de pastizales, como *Plantago coronopus*, *Parapholis pycnantha* y *Chamaemelum mixtum*, y de marisma, como *Spergularia sp.* y *Suaeda splendens*, también frecuentaron estos lugares.

En la agrupación 2 (Figura 3.3) se dan inundaciones duraderas en invierno y primavera, con una mayor proporción de suelo desnudo y menor cubierta vegetal, lo que ha ocurrido con más intensidad desde la restauración y el abandono. Éstas resultaron ser favorables para la mayor abundancia de especies de hábitats húmedos o encharcados, como *Salsola soda* y *Lythrum sp.*, de suelos salinos como *Rumex dentatus subsp. halacsyi* o ruderales como *Pulicaria paludosa* y *Aster squamatus*. Ésta última, exótica procedente

del continente americano, característica mala hierba de cultivos de regadío y muy invasora de medios ruderalizados y humedales en general salobres, apareció asociada a las zonas más elevadas de este grupo dada su creciente frecuencia y abundancia.

En la agrupación 3 (Figura 3.3) se encuentran las especies aparecidas en las zonas más elevadas, lejos de los límites sur u oeste de la finca, sobre suelos más básicos y con mayor intensidad agrícola. Estas condiciones han favorecido la presencia de especies ruderales o arvenses, como *Conyza canadensis*, *Foeniculum vulgare subsp. piperitum* (especie ausente en las zonas de referencia), *Lactuca serriola* y *Avena sp.*. Ésta última, además fue cultivada en todo Caracoles durante la última década antes de ser expropiada la finca (*A. sativa*) y podría haber coexistido en años posteriores con *A. sterilis* y *A. barbata*, arvenses y ruderales y frecuentes en pastizales de todo el entorno. A pesar de ello, éste es el grupo de menor importancia formado por especies con escasa contribución explicativa a los cambios interanuales en la comunidad vegetal, según SIMPER.

La agrupación 4 (Figura 3.3) reúne un gran número de especies ruderales/arvenses o de pastizales de amplia distribución y con elevada variabilidad topográfica en el rango estudiado. Entre ellas se incluyen algunas gramíneas asociadas al uso agrícola y al abandono posterior de los cultivos como las de los géneros *Lolium sp.* y *Phalaris sp.*, algunas leguminosas de los géneros *Melilotus sp.* y *Medicago sp.* o las compuestas *Scorzonera laciniata*, *Leontodon longirostris*, *Sonchus oleraceus*, *Anthemis cotula* y *Scolymus maculatus* (especie de cardo ausente en las zonas de referencia); también fue generalizada la presencia de especies asociadas a marismas o a lugares húmedos como *Beta macrocarpa*, *Polypogon maritimus subsp. maritimus* y *Juncus bufonius*.

– *Según el tiempo transcurrido desde las actuaciones de restauración*

Los resultados del Análisis de Similaridad (ANOSIM) indicaron continuas variaciones interanuales en la composición de la comunidad vegetal ($p=0.0001$), de tal modo que las comparaciones par a par entre años resultaron ser todas diferentes de manera significativa. Esto es reflejo de que la abundancia de las especies anuales, dominantes en todo el área de estudio, está altamente influenciada por la alta variabilidad entre ciclos del clima Mediterráneo.

Los cambios temporales más relevantes tanto a nivel de especies como a nivel de familias pueden observarse en la Tabla 3.2 y en la Figura 3.6 respectivamente. En 2004, antes de realizarse las actuaciones de restauración, las gramíneas dominaron con una cobertura relativa media del 50% (Figura 3.6), algunas por ser cultivadas como la cebada

del género *Hordeum sp.* (probablemente *Hordeum vulgare*), y otras por actuar como malas hierbas como *Lolium sp.* (probablemente *L. rigidum*) y *Phalaris sp.* (probablemente *P. minor*), de las más extendidas y resistentes en cultivos de cereales de invierno. Las dos primeras fueron las especies más contribuyentes según SIMPER. Otras especies cultivadas extensamente por toda la finca durante muchos años, como algunas variedades de trigo duro y trigo blando, no aparecieron en los muestreos salvo de manera testimonial en lugares recién abandonados en 2004 y 2005; sin embargo, *Avena sp.* apareció todos los años de manera muy reducida (<1% cobertura). A partir de 2004 (Tabla 3.2), el género *Hordeum sp.*, mayoritariamente representado por *H. marinum*, una especie característica de pastizales salobres (Figura 3.5a), ha seguido siendo una de las de mayor abundancia (mínima en 2006 con 9.8% y máxima en 2008 con 21.8%) y frecuencia relativa (superior al 50%), hasta que en 2010 ambos parámetros cayeron drásticamente (hasta 31% la frecuencia y hasta 1.1% la cobertura). Algo parecido ocurre con *Lolium sp.* que, aunque también fue de las más abundantes, tuvo una notoria tendencia creciente desde 2005 a 2009 (su frecuencia pasó del 25 al 85% y su cobertura del 1.4 al 28.3%), cayendo igualmente en 2010 no tanto la frecuencia, que se mantuvo bastante alta (59%), como la cobertura (4%). En cambio, el género *Phalaris sp.* salvo en 2007 que alcanzó un 7.1% de cobertura relativa media, el resto de años no llegó al 4%, aunque normalmente con una frecuencia elevada. Otras especies de pastizal, como la compuesta *Scorzonera laciniata*, siempre muy frecuente (entre 51 y 86%), han experimentado tendencias similares a *Lolium sp.* con una creciente abundancia hasta 2009, año relativamente seco en el que alcanzaron sus máximos de cobertura. El continuo incremento de la cobertura vegetal en la zona estudiada desde 2005 a 2009 y su brusca caída en 2010, está muy relacionado con la evolución de gramíneas y compuestas, familias que alcanzaron su máximo de abundancia en 2009 (Figura 3.6).

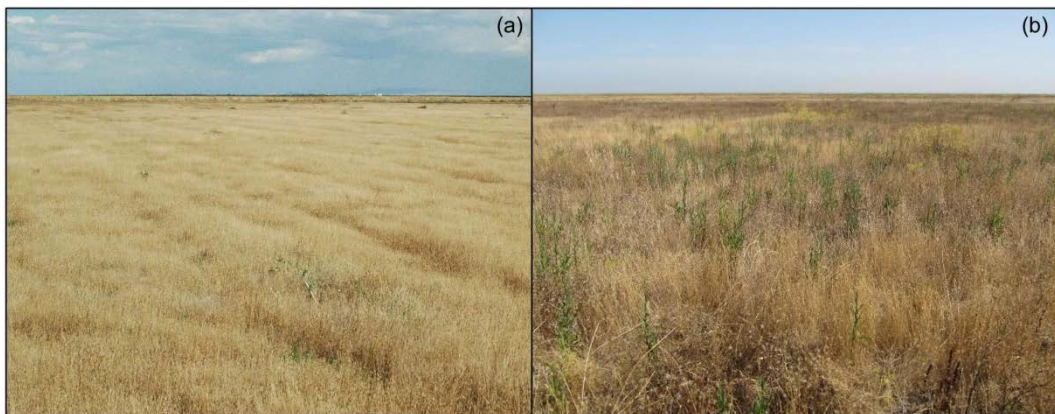


Figura 3.5. Fotografía de (a) vegetación dominada por la gramínea *Hordeum marinum* y (b) vegetación dominada por especies ruderales-arvenses, como *Lolium sp.*, *Leontodon longirostris* y *Aster squamatus*.

Tabla 3.2. Listado de las 33 especies más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. La segunda columna indica el hábitat preferente de cada especie según Valdés *et al.* 2007: B, bordes de arroyos y ríos; C, cultivo; HS, suelos húmedos salobres; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. La tercera columna indica el % de contribución acumulado con cada especie según el análisis SIMPER. En las siguientes columnas, para cada año y especie se indica la frecuencia relativa (%) y la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la última fila se indica la riqueza específica de cada año.

Especie	Hábitat	2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010						
		n=51	n=212	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213	n=213					
<i>Hor.sp</i>	C, PS, RA	7	59	17.0	± 1.6	58	9.8	± 1.3	63	21.0	± 2.1	56	21.8	± 2.2	53	16.6	± 2.1	31	1.1	± 0.3
<i>Lol.sp</i>	RA	13	47	15.1	± 4.0	25	1.4	± 0.4	73	19.1	± 1.6	79	15.1	± 1.5	85	28.3	± 1.9	59	4.0	± 0.6
<i>Salicod</i>	HS	19	31	1.0	± 0.4	36	0.7	± 0.1	58	5.8	± 0.8	60	3.8	± 0.6	76	6.9	± 0.7	96	30.2	± 1.5
<i>Scoliac</i>	P	24	10	0.4	± 0.3	51	7.4	± 0.9	85	6.5	± 0.7	84	22.4	± 1.6	86	26.2	± 1.6	59	1.5	± 0.2
<i>Bermac</i>	M	30	55	4.9	± 1.2	76	13.1	± 1.2	93	13.5	± 0.8	86	13.6	± 0.9	83	9.4	± 0.8	38	1.6	± 0.3
<i>Polmar</i>	PH	35	69	5.5	± 1.4	21	0.8	± 0.2	58	4.4	± 0.6	77	14.2	± 1.3	57	6.1	± 0.8	77	17.4	± 1.3
<i>Leolon</i>	RA	40	63	5.6	± 1.5	36	1.2	± 0.3	78	6.0	± 0.8	67	6.7	± 0.7	62	5.4	± 0.7	77	10.1	± 1.0
<i>Mei.sp</i>	RA	43	55	4.9	± 1.4	14	0.3	± 0.1	66	10.2	± 1.2	33	2.1	± 0.5	72	6.5	± 0.8	65	11.5	± 1.4
<i>Placor</i>	P	47	47	4.5	± 1.3	18	0.9	± 0.3	30	3.7	± 0.8	48	7.5	± 1.0	46	7.4	± 1.2	46	7.0	± 1.1
<i>Junbuf</i>	TE	51	65	2.1	± 0.7	3	0.0	± 0.3	82	21.3	± 1.5	8	2.1	± 0.7	40	1.2	± 0.2	46	2.2	± 0.4
<i>Cenery</i>	P	54	59	8.8	± 2.1	40	1.7	± 0.3	67	6.6	± 0.7	69	6.4	± 0.8	68	5.1	± 0.6	17	0.3	± 0.1
<i>Sonole</i>	RA	57	57	2.6	± 0.8	3	0.0	± 0.5	38	1.7	± 0.3	67	3.0	± 0.3	71	2.3	± 0.2	36	0.7	± 0.1
<i>Pha.sp</i>	P, RA	60	51	6.6	± 2.0	26	1.1	± 0.3	50	1.3	± 0.2	61	7.1	± 0.8	45	1.7	± 0.3	63	3.8	± 0.6
<i>Med.sp</i>	P	63	24	5.5	± 2.6	18	1.2	± 0.3	46	9.1	± 1.1	13	2.2	± 0.7	39	7.1	± 1.1	31	6.9	± 1.2
<i>Anaarv</i>	RA	65	16	0.3	± 0.2	9	0.2	± 0.1	54	6.0	± 0.8	7	0.3	± 0.1	43	2.6	± 0.5	42	5.0	± 0.7
<i>Astisqu</i>	RA	67	6	0.0	± 0.0	2	0.0	± 0.0	14	0.5	± 0.1	29	4.9	± 1.0	36	3.6	± 0.8	59	5.8	± 0.8
<i>Parpyc</i>	PH	70	16	0.5	± 0.3	2	0.1	± 0.1	25	0.5	± 0.1	42	5.2	± 0.7	24	1.5	± 0.4	52	4.9	± 0.8
<i>Antcot</i>	RA	72	33	1.6	± 0.8	31	2.3	± 0.5	33	2.6	± 0.8	10	0.2	± 0.1	27	1.9	± 0.4	31	2.6	± 0.7
<i>Bro.sp</i>	P	74	29	0.6	± 0.3	16	0.4	± 0.1	28	0.8	± 0.2	42	2.4	± 0.4	41	3.4	± 0.8	51	5.3	± 0.9
<i>Concan</i>	RA	76	8	0.6	± 0.4	3	0.0	± 0.0	11	0.6	± 0.2	27	1.8	± 0.4	37	4.7	± 0.7	45	4.4	± 0.7
<i>Lyt.sp</i>	PH	77	14	0.5	± 0.3	9	1.2	± 0.4	12	1.0	± 0.3	16	0.8	± 0.2	2	0.1	± 0.1	4	0.1	± 0.1
<i>Foetul</i>	RA	79	16	5.0	± 2.6	8	0.1	± 0.1	27	3.4	± 0.7	12	0.4	± 0.2	26	1.9	± 0.4	26	1.2	± 0.2
<i>Scornac</i>	RA	80	16	1.2	± 0.6	8	0.1	± 0.1	20	0.8	± 0.3	18	0.7	± 0.2	31	2.9	± 0.6	28	1.5	± 0.3
<i>Spe.sp</i>	S	81	41	0.8	± 0.2	3	0.0	± 0.0	25	0.9	± 0.3	31	0.9	± 0.2	14	1.2	± 0.4	11	0.6	± 0.3
<i>Rurnden</i>	M	83	20	0.1	± 0.1	2	0.0	± 0.0	23	0.5	± 0.1	20	0.5	± 0.1	13	0.3	± 0.1	27	0.9	± 0.2
<i>Censpi</i>	TE	84	8	0.1	± 0.0	1	0.0	± 0.0	5	0.1	± 0.1	35	0.8	± 0.1	18	0.6	± 0.2	44	1.0	± 0.1
<i>Pulpal</i>	RA	85	8	0.5	± 0.3	4	0.2	± 0.1	3	0.1	± 0.1	1	0.0	± 0.0	22	1.1	± 0.3	40	1.6	± 0.4
<i>Cheopu</i>	RA	86	4	0.0	± 0.0	4	0.2	± 0.1	9	0.1	± 0.0	17	1.1	± 0.3	19	1.3	± 0.3	18	1.0	± 0.2
<i>Chamix</i>	P	87	4	0.0	± 0.0	0	0.0	± 0.0	3	0.1	± 0.0	37	6.5	± 0.8	6	0.1	± 0.1	11	0.2	± 0.1
<i>Suespl</i>	M	88	18	0.6	± 0.3	13	0.3	± 0.1	9	0.2	± 0.1	13	0.2	± 0.1	9	0.6	± 0.2	5	0.1	± 0.0
<i>Lacser</i>	RA	89	6	0.1	± 0.0	0	0.0	± 0.0	17	0.7	± 0.2	18	0.6	± 0.2	34	0.9	± 0.2	28	0.6	± 0.1
<i>Ave.sp</i>	C, P, RA	90	37	3.8	± 1.5	13	0.2	± 0.1	23	0.3	± 0.1	12	0.2	± 0.1	20	0.9	± 0.4	16	0.5	± 0.1
<i>Cendil</i>	RA	90	5	0.5	± 0.3	4	0.3	± 0.2	12	1.1	± 0.3	7	0.2	± 0.1	15	1.7	± 0.4	8	0.7	± 0.2
	Riqueza específica			59		75		63		85		80		63		85		80		63

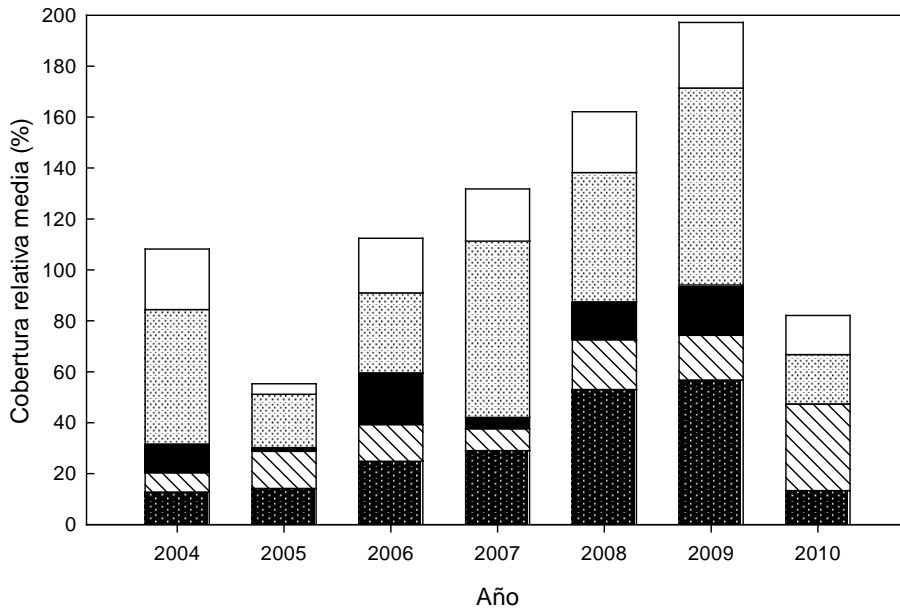


Figura 3.6. Cambios en la composición florística en la zona no perfilada de Caracoles durante el período de estudio. Para cada año, se muestra la cobertura relativa media (%) de cada una de las 4 familias más destacadas: Asteraceae (■), Chenopodiaceae (▨), Fabaceae (■) y Gramineae (E); la otra categoría engloba al resto de familias (□).

La mayor parte de las especies ruderales o arvenses se vieron especialmente favorecidas por ciclos hidrológicos relativamente secos (2005-06 y 2008-09) o con precipitaciones normales (2007-08). Así, especies como *Leontodon longirostris*, *Melilotus sp.*, *Sonchus oleraceus*, *Medicago sp.* o *Anagallis arvensis*, aparecieron asociadas a tales muestreos. Dentro de este tipo de especies, el carácter bienal de la anteriormente comentada *Aster squamatus*, le ha permitido asentarse a lo largo del tiempo con cierta independencia climática, pasando desde su completa ausencia en 2005 hasta poder superar en 2010 el 50% de frecuencia relativa y el 5% de cobertura relativa media (Figura 3.5b).

En los muestreos realizados tras los ciclos hidrológicos más húmedos (2006-2007 y 2009-2010), se registraron las mayores abundancias de especies como *Salsola soda*, *Polypogon maritimus*, *Lythrum sp.*, *Rumex dentatus*, *Juncus bufonius*, *Spergularia sp.* o *Suaeda splendens*, todas ellas frecuentes en hábitats como pastizales húmedos, marismas o suelos salobres. Resulta especialmente significativa la masiva ocupación de todo el espacio por *Salsola soda* en 2010, que apareció en el 96% de los puntos con una cobertura relativa media del 30.2%, la mayor registrada para una especie en todo el

estudio, y que motivó ese año el dominio de las quenopodiáceas sobre el resto de familias (Figura 3.6). De este modo, fue la única especie que tuvo una alta correlación significativa con el tiempo transcurrido desde la restauración (coeficiente de Spearman=0.6; $p<0.0001$).

Las tres especies perennes quenopodiáceas de arbustos autóctonos de interés (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*) aparecieron únicamente sobre la malla de puntos permanente en 2008, 2009 y 2010. *Arthrocnemum* apareció sólo en uno de los puntos muestreados en 2008, 2009 y 2010; por su parte, *Suaeda* también se detectó en un único punto en 2008 y 2010; y por último, *Sarcocornia* únicamente estuvo presente en un punto en 2009 y 2010. Además en todos esos casos la cobertura relativa media de las mismas fue muy baja, no pasando nunca de un 7.5%. En lo concerniente a los helófitos, su presencia fue también bastante limitada; *Scirpus litoralis* no apareció nunca; *Scirpus maritimus* apareció por primera vez en 2009 en 3 puntos mientras que en 2010 su frecuencia relativa ascendió hasta el 42% aunque con una baja cobertura relativa media (1.2%); y finalmente, *Juncus subulatus* tan solo apareció de manera presencial en 8 ocasiones repartidas entre 2006 y 2010.

– Según el tiempo transcurrido desde el abandono de los cultivos

En relación al tiempo transcurrido desde el abandono (TA), la variable agrícola con mayor incidencia, ésta estuvo correlacionada positivamente de manera muy significativa con los dos ejes principales resultantes del Análisis de Correspondencia, AC1 y AC2 (coeficiente de Spearman=0.223 y 0.431 respectivamente; $p<0.001$). A su vez, el análisis ANOSIM detectó diferencias significativas ($p=0.0001$) entre todas las comunidades asociadas a los 5 niveles una vez se agrupara esta variable de 3 en 3 años (0-2, 3-5, 6-8, 9-11 y 12-13). Resultó ser muy significativa la mayor asociación de especies frecuentes en hábitats como pastizales húmedos, marismas o suelos salobres, tales como *Salsola soda*, *Juncus bufonius*, *Lythrum sp.*, *Spergularia sp.*, *Rumex dentatus*, *Suaeda splendens*, *Polypogon maritimus* y *Centaurium spicatum*, con aquellos períodos más alejados desde el abandono de los cultivos. Mientras que por el contrario, durante los primeros años tras el abandono, abundaron la mayor parte de especies ruderales o arvenses, como *Lolium sp.*, *Leontodon longirostris*, *Melilotus sp.*, *Anagallis arvensis* y *Bromus sp.* (Figura 3.7). Desde los lugares recién abandonados (0-2 años) hasta aquellos comprendidos en el período de 3 a 5 años tras el abandono, se produjo un aumento muy importante en la diversidad, pasando de 1.35 a 1.78 (Figura 3.8); más de 80 especies aparecieron en esos primeros períodos, alcanzándose entre 3 y 5 años los niveles más elevados tanto de riqueza media (15 especies por punto) como de diversidad. A partir de

entonces, se produjo un decremento paulatino de la riqueza acumulada en cada período, a causa de la continua desaparición del número de especies anuales dicotiledóneas que pasaron de 64 en los dos primeros períodos, a 50, 43 y 32 en los sucesivos, habiéndose por tanto reducido a la mitad al final del estudio. La riqueza media por período siempre se mantuvo por encima de 10 especies por punto muestreado, mientras que el índice de diversidad de Shannon tras bajar en el período de 6 a 8 años (1.49) y volver a subir en el de 9 a 11 (1.64), alcanzó su valor más bajo en el último período de 12 a 13 años (1.31). En cuanto a la cobertura relativa media de los principales grupos funcionales encontrados (Figura 3.9), se observó cómo tanto las anuales monocotiledóneas, como las dicotiledóneas anuales y bienales, sufrieron desde el abandono una disminución progresiva, sólo mostrando ciertos incrementos en los períodos de 3 a 5 y de 9 a 11 años. Opuestamente, la proporción de suelo desnudo se fue incrementando con el tiempo hasta superar la cobertura relativa media de las dicotiledóneas bienales tras 6 años y a las monocotiledóneas anuales tras 12 años.

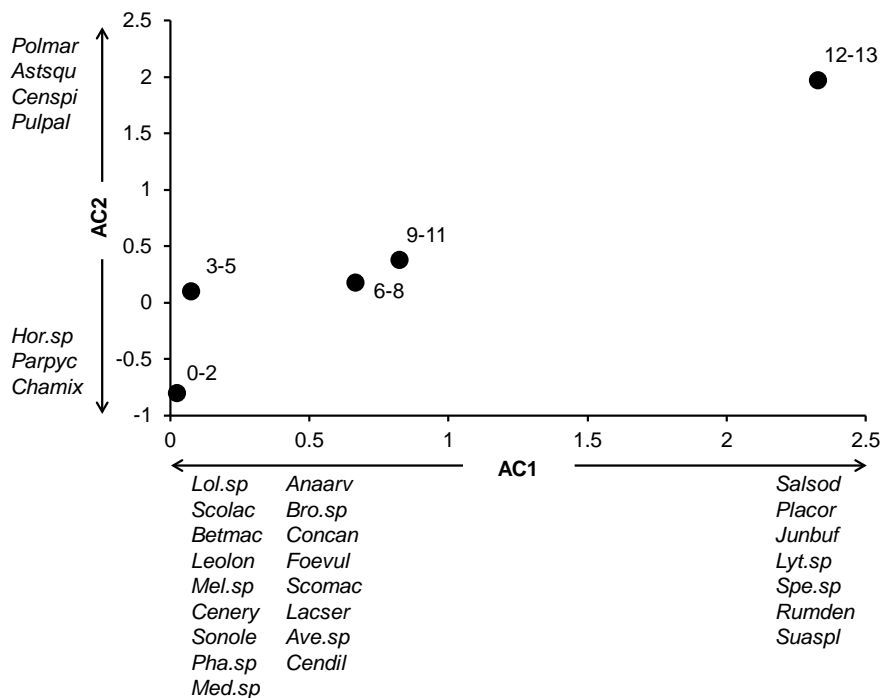


Figura 3.7. Biplot AC de especies con los dos primeros ejes de ordenación para 1326 muestreos realizados (descartando los 22 puntos que no se han abandonado aún y 2 puntos sin especies). Se representan los centroides de los puntos pertenecientes a las categorías de la variable TA agrupada de 3 en 3 años: 0-2, 3-5, 6-8, 9-11 y 12-13. Se incluye la interpretación ecológica de cada eje, identificando bajo flechas las especies con las que presenta una correlación muy significativa ($p < 0.001$); las especies correlacionadas con ambos ejes, aparecen asociadas a aquél con el que tengan mayor correlación.

Cambios en la vegetación y en los factores ambientales de la zona no perfilada de la finca Caracoles tras las obras de restauración y el abandono de los cultivos

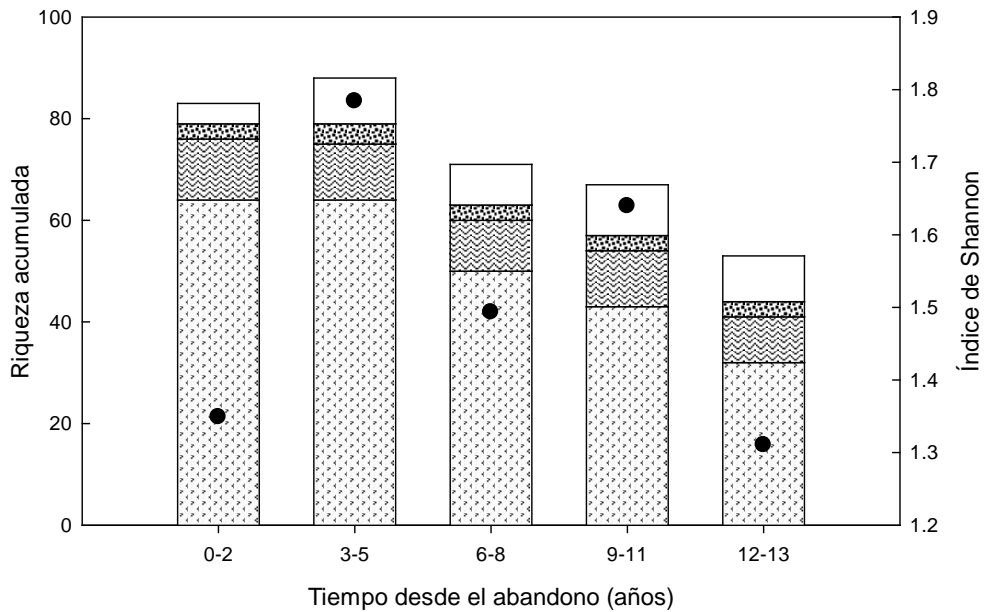


Figura 3.8. Riqueza acumulada de los 3 tipos de especies más destacados según su grupo funcional: monocotiledóneas anuales (▨), dicotiledóneas anuales (▩) y dicotiledóneas bienales (▧); la otra categoría engloba al resto de grupos funcionales (□). Se indica la media del índice de diversidad de Shannon (●) en cada uno de los 5 periodos de tiempo transcurrido desde el abandono.

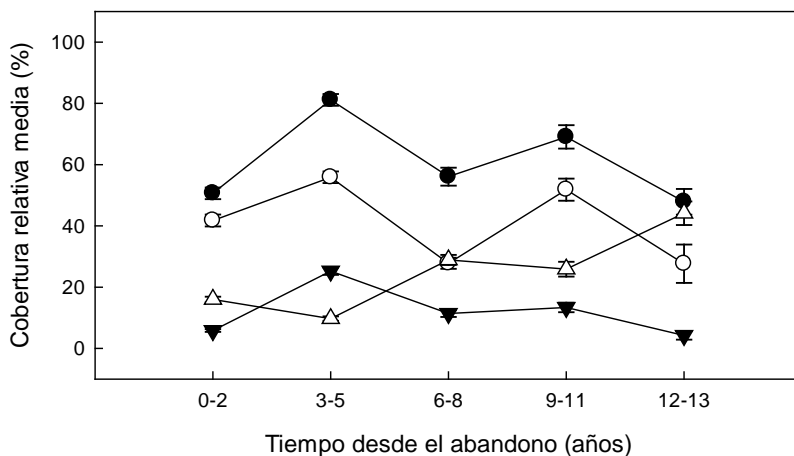


Figura 3.9. Cambios en el tiempo desde el abandono (TA) de la proporción de suelo desnudo (Δ) y de la cobertura relativa media de los 3 tipos de especies más destacados según su grupo funcional: monocotiledóneas anuales (○), dicotiledóneas anuales (●) y dicotiledóneas bienales (▼). El número de muestreos considerados para cada intervalo de TA fue: 405 en 0-2, 488 en 3-5, 228 en 6-8, 153 en 9-11 y 54 en 12-13.

- *Seguimiento de poblaciones arbustivas autóctonas*

- *Muestreo extensivo de 2007*

En total en 2007, a lo largo de toda la superficie batida se detectaron 3551 individuos de las 3 especies arbustivas autóctonas (Figura 3.11a): 973 de *Arthrocnemum macrostachyum* repartidos entre 10 de las antiguas parcelas agrícolas de 1000x500 metros, 437 de *Suaeda vera* en 14 parcelas y 2141 de *Sarcocornia perennis subsp. alpini* en 5 parcelas. El 86.3% de los individuos de *Arthrocnemum* se encontraron en terrenos que llevaban abandonados 8 ó 9 años (desde 1998 ó 1999) a una cota media de 179.84 ± 0.26 cm. En el caso de *Suaeda*, encontrados a una cota media de 185.61 ± 0.59 cm, el 43.7% apareció tras 3 años de abandono (2004) mientras que un 40.3% tras 7 u 8 años (1999 ó 2000). En ambos casos, la mayor parte de los arbustos estuvieron en lugares donde el último cultivo fue de trigo duro (76.5% para *Arthrocnemum* y 53.5% para *Suaeda*). En cambio, a una cota media de 159.86 ± 0.10 cm, los individuos de *Sarcocornia* estuvieron asociados a depresiones o lucios situados principalmente al suroeste y sureste de la finca, apareciendo el 92.4% de ellos en zonas abandonadas tan sólo 2 años antes de este muestreo (2005) y el 98.9% en terrenos donde se cultivó avena por última vez.

Casi la mitad de los arbustos encontrados de *Arthrocnemum* (45%) fueron de gran tamaño (diámetro medio de copa > 127 cm), con una altura media de 52 cm y un buen estado (4.8 sobre 5). También casi la mitad (46%) de los de *Suaeda* fueron individuos grandes (diámetro medio de copa > 128 cm), con una altura media de 57 cm y un estado bueno (4.3 sobre 5). Los de *Sarcocornia* fueron por lo general de tamaño bastante más reducido (el 45% con un diámetro medio de copa entre 11 y 23cm), con una altura media de tan sólo 19cm pero con muy buen estado (5 sobre 5).



Figura 3.10. Fotografía de un cuadro de 30x30 metros de *A. macrostachyum*.

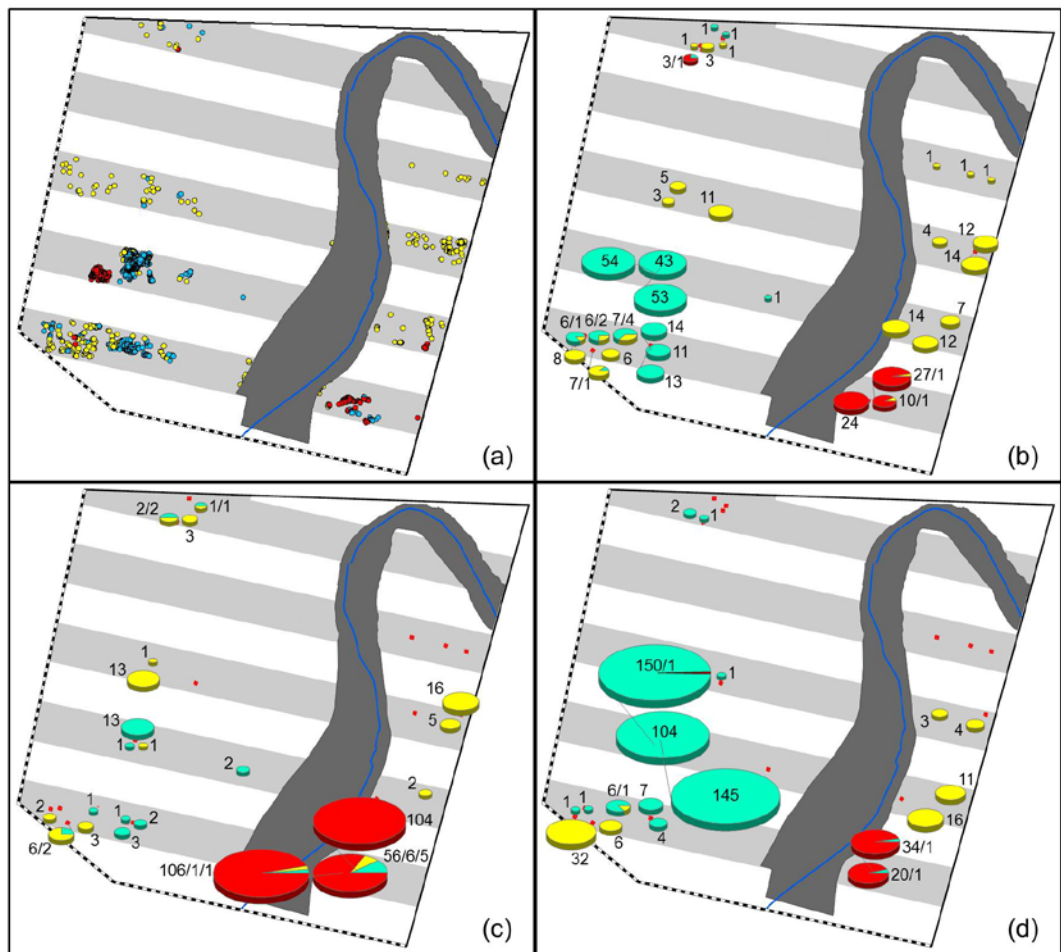


Figura 3.11. Distribución espacial de los individuos de *Arthrocnemum macrostachyum* (●), *Suaeda vera* (●) y *Sarcocornia perennis subsp. alpini* (●) detectados en los muestreos de campo de 2007, 2009 y 2011. En la figura (a), se representan las localizaciones de todos los individuos encontrados en el primer muestreo realizado en 2007 mediante recorridos de campo que cubrieron toda la superficie coloreada de gris claro. En la figura (b), se indica la cantidad de individuos aparecidos en 2007 que se encontraban dentro de cada uno de los 34 cuadros de 30x30 metros seleccionados para enfocar el seguimiento en los años posteriores. En las figuras (c) y (d) se representan aquellos cuadros donde aumentó el número de individuos, expresándose dicho incremento numéricamente. El tamaño de los diagramas de sectores es proporcional a la cantidad de individuos.

– *Dinámica sobre los cuadros de 30x30 metros*

De los 34 cuadros de 30x30 metros establecidos en 2007 para realizar el seguimiento en el tiempo de estas poblaciones (Figura 3.10; Tabla 3.3), en 14 se

localizaron 212 individuos de *Arthrocnemum* (albergando el 22% del total de individuos encontrados en toda la superficie), en 23 cuadros hubo 120 de *Suaeda* (27%) y en 4 se emplazaron 64 de *Sarcocornia* (3%).

Entre 2007 y 2009 se incrementó ligeramente el número total de individuos de *Arthrocnemum* en los cuadros de 30x30 metros, pasando de 212 en 14 cuadros (Figura 3.11b) a 236 en 17 (Tabla 3.3). Este incremento de 24 individuos se debió a un balance positivo del número de individuos entre cuadros donde habían muerto o desaparecido (11 en 2 cuadros) y aquellos donde se produjeron nuevos reclutamientos (26 repartidos entre 9 cuadros) o donde apareció por primera vez (9 en 3 cuadros; Figura 3.11c); en 3 cuadros se mantuvo el mismo número de individuos. Dos años más tarde, en 2011, el número total de individuos se incrementó drásticamente hasta 652 repartidos en 18 cuadros. Este balance positivo de 416 individuos con respecto a 2009 se produjo como resultado de 424 nuevas apariciones repartidas en 13 cuadros (de las que una fue en un cuadro nuevo y el 95% se concentró en los 3 cuadros que en 2009 hubo más de 45 individuos; Figura 3.11d), 8 ejemplares desaparecidos en 3 cuadros y 2 cuadros con el mismo número que el año anterior. Mientras que el estado medio se ha mantenido muy bien en torno a 4.8 durante los 3 años, el área total ocupada no ha dejado de aumentar (un 40% entre 2007 y 2009 y un 38% entre 2009 y 2011), alcanzando casi un 3% del área total muestreada con los cuadros de 30x30 metros. La alta proporción de arbustos de pequeño tamaño aparecidos en 2011 (51%) con respecto a 2009 (3%), parece indicar que tanto NA (número total de individuos de cada especie detectados en cada uno de los cuadros durante el recuento del muestreo anterior) como su interacción con TA (tiempo transcurrido desde el abandono de los cultivos), unido a unas condiciones climáticas posiblemente más favorables, han beneficiado la aparición de nuevos reclutamientos de esta especie.

El mejor modelo GLM Binomial Negativo, que permitió explicar un 89.68% de la variación en el tiempo del número de individuos de *Arthrocnemum* (AIC=167.23), resultó ser muy significativo ($\chi^2=83.08$, gl=7, $p<0.0001$) y estuvo compuesto por 6 variables predictoras significativas (Tabla 3.4). Así, los mayores valores de NA (coeficiente \pm SE=1.353 \pm 0.295, $z=4.587$, $p<0.001$), de COTA (1.038 \pm 0.494, $z=2.101$, $p<0.05$), de la intersección de NA con TA (0.511 \pm 0.252, $z=2.031$, $p<0.05$) y de la intersección de NA con COTA (1.451 \pm 0.425, $z=3.414$, $p<0.001$) favorecieron la aparición de nuevos reclutamientos de esta especie; por el contrario, fue en lugares con menores valores de CN o número de cultivos diferentes ocurridos en un lugar desde el ciclo 1995-96 al 2004-05 (-1.045 \pm 0.301, $z=-3.468$, $p<0.001$) y de DIST.SW o distancia a los límites sur u oeste de la finca (-1.133 \pm 0.548, $z=-2.069$, $p<0.05$) donde aumentaron sus poblaciones (Figura 3.12).

Tabla 3.3. Caracterización de los individuos de las 3 especies arbustivas autóctonas.

	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>			<i>Suaeda vera</i>			<i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>		
	2007	2009	2011	2007	2009	2011	2007	2009	2011
Nº arbustos (N)	212	236	652	120	169	199	64	327	381
Δ nº arbustos	-	24	416	-	49	30	-	263	54
Nº cuadros con arbustos	14	17	18	23	27	20	4	3	4
Nº cuadros donde aumenta N	-	12	13	-	14	7	-	3	3
Nº cuadros donde disminuye N	-	2	3	-	5	13	-	1	1
Superficie media (m ²)	2.21	2.77	1.38	1.44	2.17	1.79	0.04	0.16	0.19
% arbustos pequeños	44	3	51	33	20	41	16	45	0
% arbustos medianos	21	55	25	28	21	20	45	10	51
% arbustos grandes	35	42	24	39	60	39	39	45	49
Área total ocupada (m ²)	469	655	902	173	366	356	3	54	71
Área relativa ocupada (%)	1.53	2.14	2.95	0.57	1.20	1.16	0.01	0.18	0.23
Altura media (m)	43	69	37	55	67	47	19	20	24
Estado medio (escala de 0 a 5)	4.9	4.7	4.8	4.4	4.8	4.2	5.0	5.0	4.7
<i>Valores medios de las variables ambientales en cuadros con nuevos reclutamientos</i>									
Nº previo de arbustos (NA)	-	12	16	-	5	9	-	20	71
COTA (cm)	177	179	177	184	178	187	166	165	172
HIDRO (días)	110	19	30	67	11	26	183	17	36
DIST.SW (m)	893	904	840	1562	1221	1443	842	725	874
DIST.TRAV (m)	2144	1768	2016	1517	1756	1331	904	478	1102
EC_0.2 (mS/cm)	3.88	4.28	-	3.90	4.79	-	10.74	5.01	-
EC_8.10 (mS/cm)	7.05	9.64	-	6.44	11.70	-	10.74	11.56	-
pH_0.2	7.97	7.99	-	7.83	7.94	-	7.91	8.17	-
pH_8.10	8.03	7.84	-	7.95	7.83	-	8.14	7.90	-
SUELO (%)	16	16	-	16	18	-	50	15	-
CN	4	3	3	3	3	4	2	2	2
CA	5	5	4	6	5	7	3	2	2
TA	6	9	11	5	8	8	7	11	13

Entre 2007 y 2009 se incrementó ligeramente el número total de individuos de *Suaeda* en los cuadros de 30x30 metros, pasando de 120 en 23 cuadros (Figura 3.11b) a 169 en 27 (Tabla 3.3). Este incremento de 49 individuos se debió a un balance positivo del número de individuos entre cuadros donde habían muerto o desaparecido (12 en 5 cuadros) y aquellos donde se produjeron nuevos reclutamientos (55 repartidos entre 10 cuadros) o donde apareció por primera vez (6 en 4 cuadros; Figura 3.11c); en 8 cuadros se mantuvo el mismo número de individuos. A pesar de ese moderado incremento, durante ese intervalo de dos años se produjo un considerable crecimiento de los arbustos, pasando de una superficie media de 1.44 m² a 2.17 m², duplicándose así el área total ocupada (de 173 m² a 366 m²) y alcanzándose muy buenos valores en su estado (4.8). Dos años más tarde, en 2011, el número total de individuos aumentó muy levemente hasta 199

repartidos en 20 cuadros. Este balance positivo de 30 individuos con respecto a 2009 se produjo como resultado de 73 nuevas apariciones repartidas en 7 cuadros (Figura 3.11d), 43 desaparecidos en 13 cuadros (desapareciendo por completo en 7 de ellos) y 7 cuadros con el mismo número que el año anterior. La elevada mortalidad registrada en 2011 seguramente se deba a la existencia de unas condiciones demasiado desfavorables para esta especie tras las prolongadas inundaciones producidas durante el ciclo 2009-10; como consecuencia de ello, ese año se produjo un ligero retroceso en el área que ocupaba con respecto a 2009 (356 m²), siendo este hecho más acusado en los individuos de mayor tamaño (21% menos que en 2009), y un empeoramiento del estado de los mismos hasta 4.2 (Tabla 3.3).

El mejor modelo GLM Binomial Negativo, que permitió explicar un 68.30% de la variación en el tiempo del número de individuos de *Suaeda* (AIC=159.6), resultó ser muy significativo ($\chi^2=42.59$, gl=8, $p<0.0001$) y estuvo compuesto por 5 variables predictoras significativas (Tabla 3.4). Así, los mayores valores de NA (coeficiente \pm SE=2.254 \pm 0.488, $z=4.624$, $p<0.001$) y de la intersección de NA con CN (1.325 \pm 0.429, $z=3.084$, $p<0.01$) favorecieron la aparición de nuevos reclutamientos de esta especie; por el contrario, fue en lugares con menores valores de CA o número de años en los que ha sido cultivado un punto desde el ciclo 1995-96 al 2004-05 (-1.593 \pm 0.672, $z=-2.372$, $p<0.05$) y de DIST.TRAV o distancia al centro del Caño Travieso (-1.176 \pm 0.538, $z=-2.184$, $p<0.05$) donde aumentaron sus poblaciones (Figura 3.12). Además, en la aparición de nuevos individuos de esta especie existió una clara diferencia según CU, por lo que los lugares cultivados por última vez con trigo duro fueron más propicios para *Suaeda* que donde se practicó otro cultivo (cebada, trigo blando o avena).

Entre 2007 y 2009 se incrementó de manera exponencial el número total de individuos de *Sarcocornia* en los cuadros de 30x30 metros, pasando de 64 en 4 cuadros (Figura 3.11b) a 327 en 3 (Tabla 3.3). Este incremento de 263 individuos se debió a un balance positivo del número de individuos entre cuadros donde habían muerto o desaparecido (3 en 1 cuadro del que desaparecen por completo) y aquellos donde se produjeron nuevos reclutamientos (266 repartidos entre 3 cuadros; Figura 3.11c). A su vez se produjo un aumento exponencial del área ocupada, pasando de tan sólo 3 m² a 54 m². Dos años más tarde, en 2011, el número total de individuos aumentó de manera menos pronunciada hasta 381 repartidos en 4 cuadros. Este balance positivo de 54 individuos con respecto a 2009 se produjo como resultado de 55 nuevas apariciones repartidas en 3 cuadros (de las que una fue en un cuadro nuevo; Figura 3.11d) y 1 desaparición en 1 cuadro. La ausencia de individuos de pequeño tamaño en 2011 seguramente indique que los nuevos individuos aparecidos en el último intervalo de dos

años surgieran en el año anterior (2010) y no en 2011, por lo que éstos fueron de mediano o gran tamaño. El estado de los arbustos de esta especie ha sido casi siempre excelente.

El mejor modelo GLM Binomial Negativo, que permitió explicar hasta un 98.71% de la variación en el tiempo del número de individuos de *Sarcocornia* (AIC=65.52), resultó ser muy significativo ($\chi^2=1726.86$, $gl=4$, $p<0.0001$) y estuvo compuesto por 4 variables predictoras significativas (Tabla 3.4). Así, los menores valores de NA (coeficiente \pm SE=-0.934 \pm 0.117, $z=-7.994$, $p<0.001$), de CN (-3.707 \pm 0.848, $z=-4.370$, $p<0.001$), de DIST.TRAV (-3.432 \pm 0.463, $z=-7.418$, $p<0.001$) y de DIST.SW (-4.213 \pm 1.054, $z=-3.999$, $p<0.001$) favorecieron la aparición de nuevos reclutamientos de esta especie (Figura 3.12).

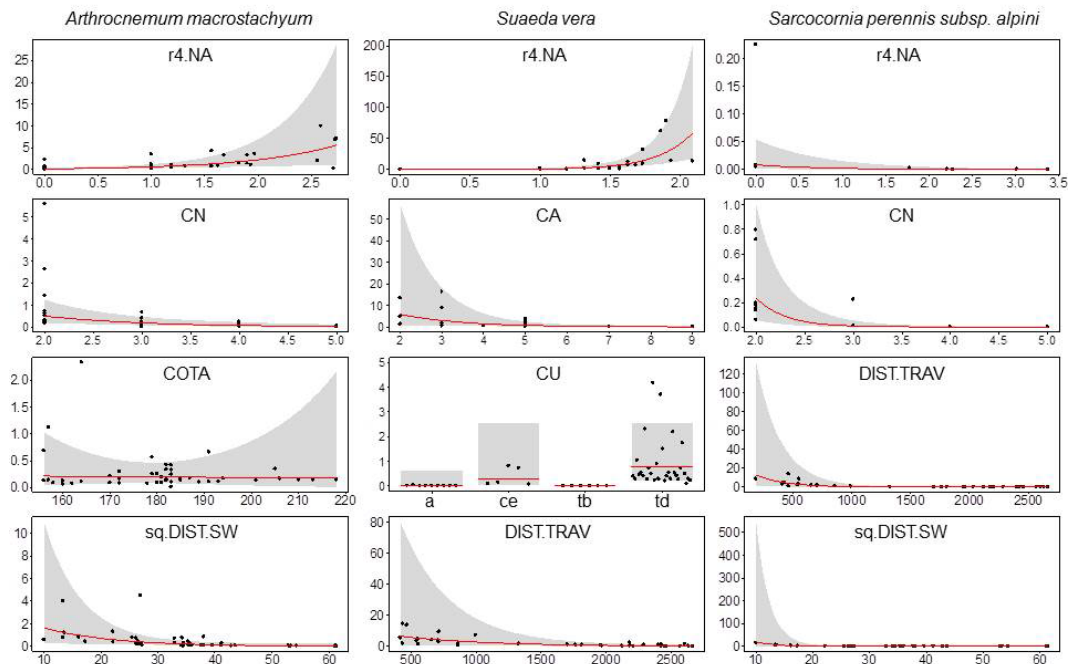


Figura 3.12. Respuesta parcial de la variación del número de individuos de las 3 especies arbustivas autóctonas con respecto al efecto individual de las variables ambientales predictoras significativas según los GLM Binomial Negativo generados para cada una. No se muestra el efecto de las interacciones. De izquierda a derecha aparecen los gráficos de *Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*. El eje Y representa la variación del número de individuos (variable respuesta) y el eje X la variable predictora indicada en cada caso, mientras el resto de variables predictoras se mantienen constantes en su mediana. En cada gráfico aparecen los valores estimados de la variable respuesta (puntos negros), la línea de regresión (línea roja) y el intervalo de confianza del 95% (superficie sombreada). En el tercer gráfico de *Suaeda* cada bloque representa una categoría de la predictora CU: a (avena), ce (cebada), tb (trigo blando) y td (trigo duro).

Tabla 3.4. Coeficientes, errores estándar, valores z y valores p para cada una de las variables predictoras empleadas en los modelos GLM Binomial Negativo relativos a la variación del número de individuos de cada una de las 3 especies arbustivas autóctonas.

Var. predictoras	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>				<i>Suaeda vera</i>				<i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>			
	Coef.	SE	z	p	Coef.	SE	z	p	Coef.	SE	z	p
(Intercepto)	-0.941	0.361	-2.607	0.009 **	-4.648	1.943	-2.392	0.017 *	-4.887	1.148	-4.257	0.000 ***
r4.NA	1.353	0.295	4.587	0.000 ***	2.254	0.488	4.624	0.000 ***	-0.934	0.117	-7.994	0.000 ***
CN	-1.045	0.301	-3.468	0.001 ***	-0.655	0.515	-1.271	0.204	-3.707	0.848	-4.370	0.000 ***
CA					-1.593	0.672	-2.372	0.018 *				
CU [cebada]					2.903	2.106	1.379	0.168				
CU [trigo blando]					-23.480	8.88E+06	0.000	1.000				
CU [trigo duro]					3.803	1.868	2.036	0.042 *				
TA	0.290	0.250	1.158	0.247								
COTA	1.038	0.494	2.101	0.036 *								
DIST.TRAV					-1.176	0.538	-2.184	0.029 *	-3.432	0.463	-7.418	0.000 ***
sq.DIST.SW	-1.133	0.548	-2.069	0.039 *					-4.213	1.054	-3.999	0.000 ***
r4.NA x TA	0.511	0.252	2.031	0.042 *								
r4.NA x COTA	1.451	0.425	3.414	0.001 ***								
r4.NA x CN					1.325	0.429	3.084	0.002 **				

En cuanto a la comunidad vegetal asociada en 2009 a estas especies arbustivas, no se detectaron diferencias significativas entre lugares donde aumentaron y lugares donde no lo hicieron en número en ninguna de las 3 especies (ANOSIM; $p > 0.05$). No obstante, sí hubo diferencias entre las especies asociadas a lugares con presencia de cada una de las 3 perennes entre 2007 y 2009 (ANOSIM; *Artmac 07 vs Artmac 09*, $p = 0.0204$; *Suaver 07 vs Suaver 09*, $p = 0.0003$; *Sarper 07 vs Sarper 09*, $p = 0.0315$). Las especies asociadas que más contribuyeron a tales diferencias aparecen por orden de importancia, según SIMPER en la Tabla 3.5.

Con coberturas relativas medias por encima del 10%, las especies asociadas a *Arthrocnemum* y a *Suaeda* en 2007, un ciclo hidrológico bastante húmedo (717 mm), fueron *Salsola soda*, *Plantago coronopus*, *Hordeum sp.* y *Polypogon maritimus subsp. maritimus*, destacando también *Juncus bufonius* en el último caso. Para ese mismo año, entre las pocas especies a las que apareció asociada *Sarcocornia* también estuvieron esas mismas especies aunque con menor abundancia, siendo en este caso particularmente importante *Suaeda splendens*. Todas estas especies son características de lugares temporalmente encharcados, de marisma, con suelos húmedos salobres, de pastizales húmedos, o como vimos anteriormente, en el caso de *Plantago coronopus* y *Hordeum sp.*, de pastizales pero que toleran elevadas concentraciones salinas en el suelo. En 2009, en cambio, tras un ciclo hidrológico relativamente seco (476 mm), las especies asociadas a *Arthrocnemum* y *Suaeda* fueron por lo general más ruderales, detectándose coberturas

relativas medias por encima del 10% de especies como *Melilotus sp.*, *Leontodon longirostris* y *Anthemis cotula* en presencia de *Arthrocnemum*, y de *Lolium sp.* en presencia de *Suaeda*. En lugares con *Sarcocornia* se detectó con respecto a 2007 un considerable aumento de las coberturas de *Plantago coronopus*, *Polypogon maritimus subsp. maritimus*, *Beta macrocarpa* y, de la especie de pastizales, *Medicago sp.*. Sin embargo, fue *Plantago coronopus* la que dominó en ese año las comunidades asociadas a las 3 especies arbustivas, ocupando de media más de un tercio de la superficie muestreada en los 3 casos.

Tabla 3.5. Listado de las 20 especies asociadas a las 3 especies arbustivas autóctonas más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. Para cada año y especie se indica la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.

	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>		<i>Suaeda vera</i>		<i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>	
	2007	2009	2007	2009	2007	2009
	n=14	n=17	n=23	n=27	n=4	n=3
<i>Placor</i>	16.1 ± 6.8	38.0 ± 10.4	16.1 ± 4.9	33.6 ± 7.4	4.5 ± 3.6	34.2 ± 27.0
<i>Salsod</i>	27.8 ± 6.4	9.0 ± 3.0	16.2 ± 4.3	8.8 ± 2.8	18.6 ± 8.1	13.5 ± 12.0
<i>Polmar</i>	10.2 ± 4.4	7.3 ± 2.5	24.1 ± 5.3	9.7 ± 2.5	7.5 ± 4.3	22.5 ± 7.5
<i>Hor.sp</i>	14.1 ± 6.6	12.2 ± 5.9	16.3 ± 4.4	9.3 ± 3.9	8.4 ± 3.8	10.0 ± 5.0
<i>Mel.sp</i>	1.3 ± 1.1	18.7 ± 6.9	1.2 ± 0.7	27.1 ± 6.3		
<i>Betmac</i>	8.8 ± 2.9	5.9 ± 2.4	4.7 ± 1.9	5.3 ± 1.6	3.8 ± 3.8	22.5 ± 7.5
<i>Lol.sp</i>	2.6 ± 1.6	3.2 ± 1.4	4.6 ± 1.4	13.1 ± 4.9		
<i>Cenery</i>	2.9 ± 1.5	3.7 ± 1.3	3.3 ± 1.1	5.2 ± 2.4		5.0 ± 5.0
<i>Parpyc</i>	2.3 ± 1.4	8.4 ± 4.1	2.4 ± 1.0	4.5 ± 1.6		
<i>Bro.sp</i>	1.1 ± 1.1	5.9 ± 4.2	2.8 ± 1.1	15.2 ± 5.8		
<i>Junbuf</i>	6.2 ± 2.4	0.2 ± 0.2	12.4 ± 3.7	0.0 ± 0.0		
<i>Leolon</i>	1.5 ± 1.1	18.2 ± 8.3	2.1 ± 1.0	6.1 ± 3.5		
<i>Med.sp</i>	2.1 ± 1.5	8.4 ± 5.0	1.7 ± 1.0	8.3 ± 3.8		20.8 ± 20.8
<i>Suaspl</i>	4.5 ± 2.0	0.2 ± 0.2	2.2 ± 1.1	0.1 ± 0.1	13.5 ± 3.8	
<i>Scolac</i>	6.6 ± 3.7	1.1 ± 0.9	6.8 ± 2.8	5.3 ± 2.7		
<i>Antcot</i>	5.8 ± 4.5	14.9 ± 7.6	2.1 ± 1.5	1.4 ± 0.8	0.1 ± 0.1	
<i>Pha.sp</i>	0.2 ± 0.2	0.0 ± 0.0	5.6 ± 2.3	3.7 ± 3.2		
<i>Frapul</i>	5.7 ± 3.1		2.5 ± 1.7			
<i>Cheopu</i>	0.2 ± 0.2	2.4 ± 2.2	0.9 ± 0.7	1.5 ± 1.4		1.0 ± 1.0
<i>Scomac</i>	2.3 ± 1.4	0.4 ± 0.2	2.2 ± 1.1	0.2 ± 0.2		

- *Comparación entre la vegetación de la zona no perfilada y la de las zonas de referencia*

Teniendo en cuenta todas las especies presentes (105 anuales y 19 perennes), la vegetación perteneciente a las 3 categorías de la zonación establecida (Artnac+hel, Artnac y Suaver) fue diferente todos los años entre la hallada en la zona no perfilada y en las zonas de referencia (ANOSIM; $p < 0.05$ siempre y $p = 0.0001$ en la mayoría de los casos). Al considerar exclusivamente las 105 especies anuales, excluyendo las perennes del análisis, se mantuvieron prácticamente las mismas diferencias, salvo en los casos excepcionales de Artnac+hel y Suaver en 2004 donde la vegetación fue similar entre la zona no perfilada de la finca y la de las zonas de referencia (ANOSIM; $p_{\text{Artnac+hel}} = 0.0558$ y $p_{\text{Suaver}} = 0.0825$). Se puede concluir por tanto, que no sólo existen diferencias entre las comunidades de especies perennes entre ambas zonas sino que también entre las anuales. Esto también queda reflejado en el análisis de ordenación multivariante (Figura 3.13), aunque al valorar sólo las especies anuales, la proximidad entre los grupos establecidos por el análisis se redujera (Figura 3.13b).

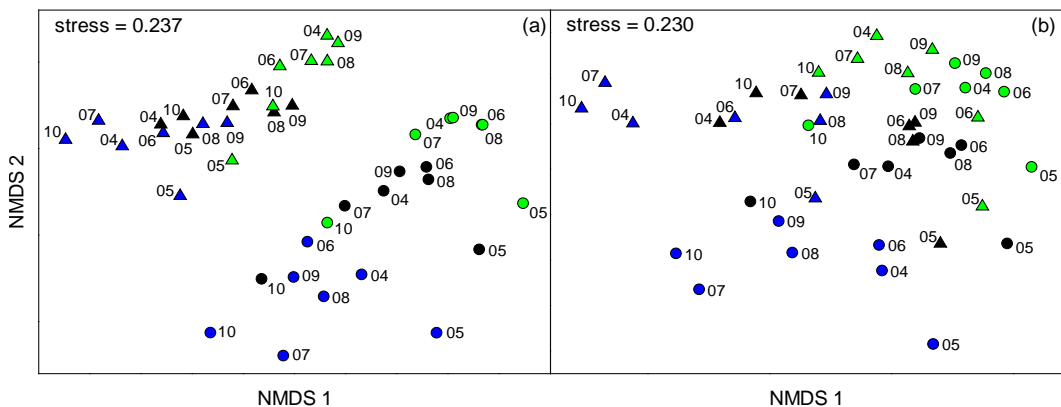


Figura 3.13. NMDS basado en (a) 105 especies anuales y 19 perennes y en (b) 105 especies anuales. Los símbolos representan los centroides para cada año de los puntos de la zona no perfilada de Caracoles pertenecientes a las tres comunidades potenciales: Artnac+hel (●), Artnac (●) y Suaver (●), así como de sus análogos de las zonas de referencia: Artnac+hel (▲), Artnac (▲) y Suaver (▲). Los números indican los años de 2004 a 2010.

A pesar de lo indicado en el apartado anterior, en el que se ha puesto de manifiesto el crecimiento de las poblaciones de las 3 especies arbustivas autóctonas encontradas en aquellos lugares donde han conseguido asentarse, como ya se indicó anteriormente, éstas junto con los dos helófitos (*Juncus subulatus* y *Scirpus maritimus*) han estado prácticamente ausentes sobre la malla de puntos de la zona no perfilada de la

finca. Es por ello, dada su elevada abundancia en las zonas de referencia donde estructuran cada una de las principales comunidades, por lo que son las que, en mayor medida, contribuyen a tales diferencias (Tabla 3.6).

En la comunidad potencial de *Arthrocnemum macrostachyum* acompañado de helófitos (Artmac+hel), la ausencia en la zona no perfilada de la perenne estructural *Arthrocnemum macrostachyum* y la menor abundancia de *Juncus subulatus* y de *Scirpus maritimus* tuvo gran importancia. La comunidad anual asociada principalmente a esta comunidad de perennes en las zonas de referencia (Capítulo 2) estuvo caracterizada por *Polypogon maritimus*, *Damasonium alisma*, *Rumex dentatus* y *Lythrum sp.* en baja cobertura; aunque en la zona no perfilada, salvo para *Lythrum sp.*, la cobertura relativa media de estas especies fue menor aún. En general, la diferente proporción de especies características de marisma en ambas zonas fue determinante. Así, mientras que en la zona de referencia predominaron *Damasonium alisma*, *Rumex dentatus*, *Spergularia sp.*, *Crypsis aculeata* y *Damasonium polyspermum*, en la zona no perfilada lo hicieron otras como *Salsola soda*, *Suaeda splendens*, *Beta macrocarpa* y *Salicornia ramosissima*. La ausencia de *Sarcocornia perennis subsp. alpini* sobre la malla de puntos a esta cota de la zona no perfilada también resultó ser significativa. En cuanto a las especies ruderales, *Leontodon longirostris* y *Lolium sp.* fueron más abundantes fuera de la finca, mientras que *Coronopus squamatus* y *Melilotus sp.* lo fueron dentro. En este sentido, el caso concreto de *Lolium sp.* es bastante significativo dada su abundancia por el resto de la zona no perfilada, mientras que a estas cotas permaneció ausente todos los años salvo en 2008 y 2009.

La comunidad dominada por *Arthrocnemum macrostachyum* estuvo prácticamente ausente en la zona no perfilada. Entre las especies anuales asociadas con mayor frecuencia a esta comunidad en las zonas de referencia (Capítulo 2) abundaron *Medicago sp.* y *Leontodon longirostris*, que escasearon a esas cotas en la zona no perfilada, donde en cambio se registró una elevada abundancia de *Hordeum sp.* casi todos los años, de *Salsola soda* sobre todo en 2010 y de *Beta macrocarpa* en 2005, 2006 y 2008. En esta comunidad potencial, fueron principalmente las especies características de pastizales las que más intervinieron en las diferencias entre ambas comunidades comparadas. Así, la abundancia de especies como *Hordeum sp.*, *Plantago coronopus*, *Scorzonera laciniata*, *Lythrum sp.*, *Anagallis arvensis*, *Centaureum erythraea* y *Bromus sp.* resultó ser por lo general superior en la zona no perfilada, ocurriendo lo contrario con especies como *Medicago sp.*, *Polypogon maritimus*, *Chamaemelum mixtum*, *Phalaris sp.* y *Plantago lanceolata*.

Por encima de los 183 cm en la zona no perfilada, cotas correspondientes a la comunidad de *Suaeda vera* en las zonas de referencia, y donde la presencia de esta especie y de *Arthrocnemum* fue testimonial, aparecieron numerosas especies ruderales, entre las que predominó *Lolium sp.*; junto a ella también abundaron, *Melilotus sp.*, *Sonchus oleraceus*, *Aster squamatus*, *Anthemis cotula*, *Pulicaria paludosa*, *Conyza canadensis*, *Foeniculum vulgare*, *Scolymus maculatus* y *Carduus sp.* (estas últimas 4 ausentes a la misma cota en las zonas de referencia). Ambas especies del género *Plantago*, principal acompañante de la comunidad dominada por *Suaeda vera* en las zonas de referencia (Capítulo 2), fueron significativamente menos abundantes en la zona no perfilada.

Tabla 3.6. Listado de las especies más contribuyentes, según el análisis SIMPER, en la diferencia entre el Travieso y la zona de referencia. Para cada una de las 3 comunidades potenciales se indican las especies cuyo porcentaje de contribución acumulada alcanzó el 90% de la disimilitud, colocadas en una columna u otra en función de en cuál de ambas zonas fue más abundante y en orden descendente de importancia. Las especies exclusivas de alguna zona (presentes en esa y ausentes en la otra) aparecen subrayadas; y las especies perennes estructurales de cada comunidad aparecen resaltadas en color. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.

Artmac+hel		Artmac		Suaver	
Referencia	Caracoles	Referencia	Caracoles	Referencia	Caracoles
<i>Artmac</i>	<i>Salsod</i>	<i>Artmac</i>	<i>Hor.sp</i>	<i>Suaver</i>	<i>Lol.sp</i>
<i>Damali</i>	<i>Hor.sp</i>	<i>Med.sp</i>	<i>Salsod</i>	<i>Plalan</i>	<i>Scolac</i>
<i>Junsub</i>	<i>Lyt.sp</i>	<i>Leolon</i>	<i>Placor</i>	<i>Placor</i>	<i>Hor.sp</i>
<i>Scimar</i>	<i>Placor</i>	<i>Polmar</i>	<i>Betmac</i>	<i>Artmac</i>	<i>Betmac</i>
<i>Rumden</i>	<i>Junbuf</i>	<i>Rumden</i>	<i>Lol.sp</i>	<i>Polmar</i>	<i>Salsod</i>
<i>Polmar</i>	<i>Suaspl</i>	<i>Junbuf</i>	<i>Scolac</i>	<i>Leolon</i>	<i>Mel.sp</i>
<i>Leolon</i>	<i>Corsqu</i>	<i>Chamix</i>	<i>Mel.sp</i>	<i>Pha.sp</i>	<i>Cenery</i>
<i>Lol.sp</i>	<i>Betmac</i>	<i>Spe.sp</i>	<i>Lyt.sp</i>	<i>Med.sp</i>	<i>Sonole</i>
<i>Sarper</i>	<i>Salram</i>	<i>Pha.sp</i>	<i>Anaarv</i>	<i>Bro.sp</i>	<i>Anaarv</i>
<i>Med.sp</i>	<i>Mel.sp</i>	<i>Damali</i>	<i>Sonole</i>	<i>Junbuf</i>	<i>Astsqu</i>
<i>Spe.sp</i>		<i>Corsqu</i>	<i>Antcot</i>	<i>Parpyc</i>	<i>Antcot</i>
<i>Cryacu</i>		<i>Plalan</i>	<i>Cenery</i>	<i>Gaufra</i>	<i>Concan</i>
<i>Dampol</i>			<i>Suaspl</i>	<i>Rumden</i>	<i>Foevul</i>
<i>Pha.sp</i>			<i>Bro.sp</i>	<i>Lyt.sp</i>	<i>Chamix</i>
			<i>Frapul</i>	<i>Trires</i>	<i>Censpi</i>
				<i>Gerdis</i>	<i>Pulpal</i>
				<i>Roscri</i>	<i>Scomac</i>
				<i>Trisqu</i>	<i>Car.sp</i>

En general, mientras que algunas especies de marisma escasean en la zona no perfilada de la finca (*Rumex dentatus*, *Spergularia* sp., *Crypsis aculeata*), otras se vieron favorecidas por las nuevas condiciones ambientales generadas tras el abandono de los cultivos y las labores de restauración (*Salsola soda*, *Beta macrocarpa*, *Suaeda splendens*, *Frankenia pulverulenta*, *Salicornia ramosissima*). Sin embargo, las que estuvieron prácticamente ausentes en los muestreos sobre la malla de puntos permanentes (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*) resultaron ser especies perennes determinantes en las diferencias encontradas, por su importancia en la estructura de la comunidad vegetal de estos ecosistemas. Algunas especies ruderales y de pastizales predominaron en la zona no perfilada (como *Melilotus* sp., *Hordeum* sp., *Scorzonera laciniata* y *Lolium* sp. a cotas más elevadas), y otras en cambio, fueron más comunes en las zonas de referencia (*Polypogon maritimus*, *Leontodon longirostris*, *Medicago* sp., *Phalaris* sp.). Otras sin embargo, pudieron ser más abundantes en una u otra zona según la cota; así, por ejemplo, *Plantago coronopus* y *Lythrum* sp., salvo en la comunidad potencial de *Suaeda vera*, fueron más abundantes en la zona no perfilada.

3.4 Discusión

Las labores de restauración de la 1ª fase de la Actuación nº 6 emprendidas en 2004 han tenido un efecto positivo sobre la recuperación de la hidrología de la zona, al haber reducido el grado de aislamiento con el entorno, eliminando parte de los diques perimetrales, perfilando el cauce del Caño Travieso y suprimiendo los sistemas de drenaje. El aislamiento de la finca, junto con la eliminación de los excedentes de agua durante los años de actividad agrícola, minimizaron severamente los procesos naturales de inundación dentro de la finca. La ejecución de dichas actuaciones permitió una recuperación parcial de los regímenes naturales de inundación, que actualmente son predominantemente pluviales, debido a la todavía inexistente influencia fluvial del caño. La dependencia climática de las inundaciones ha condicionado el hidroperíodo en la zona no perfilada durante el presente estudio, que ha sido muy variable. Esto ha inducido importantes cambios en estos primeros años tras el abandono, al actuar el hidroperíodo como uno de los principales agentes reguladores de las comunidades anuales. A pesar de ello, los niveles de inundación no han sido demasiado prolongados, en comparación con los registrados en la zona del Caño Travieso o en las zonas de referencia. Así, salvo en los ciclos 2006-07 y 2009-10, las condiciones no han sido lo suficientemente estresantes para desplazar a las comunidades preexistentes y favorecer el establecimiento de especies características de marisma, pastizales húmedos o lugares temporalmente encharcados. Las actuaciones realizadas, y en particular la eliminación de los sistemas de drenaje, parecen haber incidido especialmente en los niveles de salinidad. Aunque no disponemos de información acerca de dichos niveles durante los años de actividad agrícola en la finca, es probable que el funcionamiento de los sistemas de drenaje (catufos, canales de drenaje y estaciones de bombeo) mantuviera los valores de salinidad del suelo bajos y estables, similares a los registrados durante 2004, para permitir un mayor rendimiento de las cosechas. Una vez eliminados los drenajes, se detuvo el lavado artificial de los suelos, provocando un incremento de su salinidad, detectado a partir de 2008, aunque con oscilaciones vinculadas a las variaciones climáticas interanuales del clima Mediterráneo. Esto podría tener un efecto potenciador a medio y largo plazo para la colonización y establecimiento de especies halófitas de marismas, mejor adaptadas a condiciones salobres que las especies ruderales (Khan *et al.* 2013), facilitando la recuperación de comunidades vegetales características de estos ecosistemas.

El tiempo es un factor primordial en el ensamblaje de las comunidades que tienen lugar a lo largo de los procesos de sucesión ecológica (Ejrnæs *et al.* 2008; Fagan *et al.* 2008; Martínez-Duro *et al.* 2010; Zhang & Dong 2010). A pesar de que el presente estudio ha abarcado un estrecho período en cuanto a términos de sucesión se refiere, hemos podido constatar que no sólo el tiempo transcurrido desde las actuaciones de

restauración ha influido en la estructura actual de las comunidades aparecidas sino también el tiempo que ha pasado desde el abandono de los cultivos. Aunque los análisis de la vegetación han demostrado cambios anuales en la composición de la comunidad, éstos han estado altamente afectados por el régimen de inundaciones, dependiente a su vez de las fluctuaciones interanuales de las precipitaciones típicas del clima Mediterráneo. Por tanto, conviene tener en cuenta las condiciones climáticas existentes en la zona de estudio durante los últimos años a la hora de interpretar adecuadamente los resultados obtenidos. Aunque las comunidades de cada año nunca coincidieron en términos de composición, sí que se repitieron ciertos patrones. En ciclos hidrológicos relativamente secos (2005-06 y 2008-09) y en ciclos con precipitaciones acumuladas próximas a los 552.3 mm del valor medio para Doñana (2007-08), se registró una mayor abundancia de especies ruderales y arvenses; tras ciclos húmedos (2006-07 y 2009-10), se observó un aumento de la proporción de especies de pastizales húmedos, marismas o suelos salobres. En los primeros años tras la restauración (2005 a 2009), se produjo una tendencia creciente de especies pertenecientes a la familia de las compuestas (como *Scorzonera laciniata*), de las gramíneas (como *Lolium sp.*), y en general, un incremento de la cobertura media de los puntos muestreados. Las acusadas inundaciones del ciclo 2009-10 interrumpieron dicha tendencia, favoreciendo el aumento de especies más adaptadas a ambientes húmedos o temporalmente encharcados (como *Salsola soda*, *Polypogon maritimus*, *Lythrum sp.* y *Rumex dentatus*). Posiblemente, dichos cambios en la comunidad puedan estar relacionados con las “ventanas de colonización” (Johnstone 1986; Bartha *et al.* 2003) y la teoría de la invasibilidad (Davis *et al.* 2000). Estas “ventanas” se abren cuando el aporte de un recurso excede la cantidad de recurso demandado por la vegetación existente, siendo entonces cuando se dan unas condiciones favorables para posibilitar la colonización por nuevas especies. Bartha *et al.* 2003 comprobaron cómo estas condiciones se dieron especialmente tras un episodio de sequía, debido a que con la reducción de la cobertura vegetal el recurso hídrico del siguiente año excedió los requerimientos de la vegetación. Esto mismo ha ocurrido entre 2005 y 2006 en la zona perfilada de Caracoles, incrementándose un 27% la riqueza acumulada y más del 100% la cobertura media. Las perturbaciones naturales pueden ser importantes controladores de la sucesión sobre terrenos abandonados (Armesto & Pickett 1985; Gross 1987) y, en el caso del período que comprende este estudio, la sequía de 2005 o las intensas inundaciones de 2010, implicaron una reducción drástica de la cobertura vegetal y por tanto, un aumento del suelo desnudo o, dicho de otro modo, terreno susceptible de ser colonizado. Este carácter estocástico de las ventanas de colonización hace que puedan funcionar en cualquier fase de la sucesión (Bartha *et al.* 2003).

El análisis de los cambios de vegetación según el tiempo transcurrido tras el abandono de las parcelas cultivadas, ha reflejado un predominio de las comunidades

formadas principalmente por especies ruderales o arvenses durante los primeros años tras el cese de la actividad agrícola, mientras que los últimos años estuvieron representados por especies más características de pastizales húmedos, marismas o suelos salobres. Por otro lado, los mayores niveles de riqueza y diversidad se alcanzaron transcurridos relativamente pocos años tras el abandono (3-5 años), presentando ambos parámetros a partir de entonces una tendencia negativa. Dicho descenso estuvo asociado a la paulatina desaparición tanto de monocotiledóneas como dicotiledóneas anuales, representadas en su inmensa mayoría por especies ruderales, que además alcanzaron sus respectivos niveles más bajos de cobertura media superados los 12 años tras el abandono. Opuestamente, la proporción de suelo desnudo se fue incrementando con el tiempo, alcanzando su máximo valor tras ese mismo período. Ambos fenómenos parecen indicar cierto aumento del estrés ambiental, creándose condiciones que favorecen la aparición de especies adaptadas a ambientes más extremófilos (como los de marisma) en detrimento de las más generalistas. A su vez, estos cambios en la estructura y composición de la vegetación se asemejan a los primeros estadios de sucesión secundaria tras el abandono de cultivos en lugares con clima Mediterráneo, que comienza con elevados valores de riqueza y diversidad (Debussche *et al.* 1996; Bonet & Pausas 2004) asociados al predominio de plantas anuales o bienales que, con el tiempo, son sustituidas gradualmente por gramíneas o herbáceas perennes y, finalmente, por arbustos u otras plantas leñosas (Bonet 2004). En cuanto a las estrategias empleadas (Grime 1979), la sucesión secundaria empieza con comunidades dominadas por especies oportunistas o ruderales, que presentan un ciclo de vida corto y una rápida tasa de crecimiento, lo que les hace grandes competidoras; posteriormente, éstas se dirigirán hacia comunidades caracterizadas por especies tolerantes de condiciones más estresantes, con ciclos vitales más largos y bajas tasas de crecimiento y de recuperación (Lepš *et al.* 1982).

Los estadios sucesionales más avanzados a estas cotas en esta parte de la marisma no mareal de Doñana están formados por comunidades dominadas por matorrales, un estrato perenne que suele aparecer acompañado por otro estrato formado por especies anuales en diferente proporción (García-Viñas *et al.* 2005). La práctica erradicación de esta vegetación de marisma preexistente a los cultivos sin duda supone una gran limitación que condicionará en gran medida el proceso de re-colonización. El conjunto de todos estos factores limitantes significó un grado de perturbación inicial bastante elevado, que hace pensar en que el proceso de revegetación pasiva pueda ser lento. La recuperación de los matorrales por medio de la sucesión espontánea en campos de cultivo abandonados suele conllevar muchos años, varias décadas (Arnold *et al.* 1999; Midoko-Iponga *et al.* 2005; Zhang 2005) o incluso no llegar a producirse nunca sin intervención (Beas *et al.* 2012). Esta baja resiliencia de los arbustos nativos se debe a que son plantas de crecimiento lento, que pueden presentar una baja tasa de reclutamiento a pesar de la

presencia de fuentes de semillas cercanas (Stylinski & Allen 1999) debido a posibles limitaciones en la dispersión de sus semillas y también a la supresión ejercida por la competencia con las especies anuales (Lepš *et al.* 1982). Es por ello por lo que incluso transcurridos varios años desde el abandono, todavía las poblaciones de quenopodiáceas perennes originales suponen un porcentaje bajo de ocupación para el conjunto de la finca. La composición del estrato anual asociado a estas especies mostró cierta independencia de las perennes, sin embargo sufrió cambios anuales similares a los experimentados en el resto del área de estudio, observándose diferencias entre años bastante húmedos y relativamente secos. Por otro lado, al no detectarse diferencias en la comunidad asociada entre lugares donde aumentaron y lugares donde no aumentaron en número las poblaciones arbustivas, se puede concluir que las especies acompañantes no resultaron ser un factor demasiado determinante en la dinámica poblacional de las especies arbustivas nativas.

A pesar de la dificultad que supone la recuperación de comunidades arbustivas, en tan sólo 4 años de seguimiento (desde 2007 a 2011) se ha podido comprobar cierta expansión en algunas poblaciones de este tipo de especies. Esto parece indicar que se está produciendo un proceso de revegetación pasiva localizado en torno a aquellos lugares donde aparecieron los primeros individuos tras el abandono. Con el muestreo realizado de manera extensiva en 2007 de estas poblaciones, pudo comprobarse la distribución espacial inicial de las tres especies estudiadas: *Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*. Así, la gran mayoría de los ejemplares de *Arthrocnemum* se encontraron en lugares en torno a 180 cm.s.n.m que llevaban bastantes años abandonados (8-9 años), mientras que a cotas medias algo más elevadas (186 cm.s.n.m) y en lugares más recientemente abandonados (3 años) se registraron gran parte de los de *Suaeda*. Por último, casi todos los individuos de *Sarcocornia* aparecieron en los últimos terrenos abandonados (2 años) y ocupando zonas más deprimidas (160 cm.s.n.m.). Una vez establecidas esas primeras poblaciones, para los casos de *Arthrocnemum* y *Suaeda* concretamente, fue el número de individuos registrados con anterioridad en cada unidad de muestreo (cuadro de 30x30 metros) el que tuvo una especial incidencia positiva en el crecimiento poblacional, demostrando su importancia como fuente de dispersión de propágulos a distancias cortas y, sobre todo, de cara a la potencial colonización de otras zonas de la finca donde aún no han aparecido. Además, las prácticas agrícolas que se llevaron a cabo en el pasado, el año de abandono de los cultivos, la situación geográfica con respecto a los límites sur u oeste de la finca o al Caño Travieso y la cota topográfica han sido algunos de los factores que mostraron tener una incidencia significativa en la aparición de nuevos reclutamientos de las tres especies estudiadas. Así, la probabilidad de aparición de nuevos ejemplares disminuyó con el aumento de las distancias tanto al Caño Travieso (para *Sueda* y *Sarcocornia*) como a los

límites sur u oeste de la finca (para *Arthrocnemum* y *Sarcocornia*), reflejo quizás de la mayor disponibilidad de propágulos o de unas mejores condiciones físico-químicas del suelo que facilitan su asentamiento. Por otro lado, la mayor intensidad de los factores agrícolas considerados implicó, en general, una menor capacidad de reclutamiento; en el caso de *Arthrocnemum*, ésta fue mayor cuanto menor fuese la rotación de los cultivos y cuanto más tiempo hubiera transcurrido desde su abandono en combinación con el número de individuos registrados con anterioridad; para *Suaeda*, su aparición fue más probable en lugares cultivados en menos ocasiones y también donde se cultivó trigo duro por última vez; y *Sarcocornia*, al igual que *Arthrocnemum*, se vio perjudicado por la mayor rotación de cultivos. Además, el reclutamiento de nuevos arbustos de *Arthrocnemum* fue sensiblemente mayor en zonas más elevadas. Tras esa crítica fase de estabilización, y a pesar de la elevada mortalidad registrada en el caso de *Suaeda* durante episodios severos de inundación, las tres especies de arbustos aumentaron considerablemente su superficie de ocupación y, consecuentemente, la disponibilidad de sus semillas.

A pesar de todos estos cambios en la comunidad vegetal ocurridos en la zona no perfilada de la finca, los resultados obtenidos apuntan a que se siguen manteniendo las diferencias con aquellas comunidades presentes en las marismas de las zonas de referencia. Son varias las causas que han sido identificadas para explicar tales diferencias. En primer lugar, se debe a la escasa y muy localizada presencia de las especies perennes estructurales, dominantes en las principales comunidades de las zonas de referencia adyacentes. Éstas tan sólo han sido registradas de manera presencial en los últimos 3 años en la malla de puntos de muestreo permanente, siendo por lo tanto, aún muy poco representativas dentro del área de estudio. En segundo lugar, tales diferencias son también debidas a la persistencia de especies exóticas tras el abandono de los cultivos. Este ha sido un fenómeno casi generalizado en terrenos de cultivos abandonados (Stylinski & Allen 1999; Foster *et al.* 2007; Standish *et al.* 2008). El dominio durante casi todo el estudio de gramíneas y compuestas (monocotiledóneas y dicotiledóneas anuales), que en su mayoría se corresponden con especies alóctonas como las ruderales o arvenses o las características de pastizales, refleja este hecho. Y por último, la divergencia entre la zona no perfilada y las zonas de referencia se puede deber al paralelismo detectado entre la composición de especies anuales de un sitio y otro a lo largo de las tres comunidades potenciales comparadas. Las especies predominantes de cada grupo según su hábitat característico (marisma, pastizal y ruderal) fueron diferentes entre ambas zonas, indicando posiblemente también trayectorias diferentes.

Existe mucha incertidumbre sobre cuáles serán los procesos de colonización y sucesión secundaria de la vegetación que tendrán lugar en la zona no perfilada y con qué

velocidad van a ocurrir. El nivel de predictibilidad de las comunidades futuras en los primeros estadios de sucesión es bastante limitado (Kellogg & Bridgham 2002) debido a que en ellos la relación existente entre los factores ambientales y la distribución de la vegetación es más débil que en estadios más avanzados (Erfanzadeh *et al.* 2010). Sin embargo, la tasa de cambio de la composición de especies es mayor en los primeros estadios tras el abandono (Lepš 1987; Myster & Pickett 1994; Bonet 2004); según esto, todos estos cambios registrados en la vegetación y que se han producido en un relativamente corto período de tiempo, podrían ser los más importantes y quizás más drásticos que los sucesivos. Estas condiciones iniciales tenderán a condicionar los resultados totales de la restauración ya que el establecimiento inicial de la vegetación dictará parcialmente las trayectorias futuras (Pickett 1982; Myster & Pickett 1990). Teniendo en cuenta además que la sucesión ecológica no sigue necesariamente una trayectoria hacia el estado previo a la perturbación (Holling 1973; Connell & Sousa 1983; Allen 1988), podrían plantearse varios escenarios posibles a medio y largo plazo. Dada la actual divergencia con respecto a las comunidades de referencia, cabría la posibilidad de pensar que se ha sobrepasado el umbral de resiliencia del ecosistema pudiendo estar ante un caso de sucesión arrestada (Prach & Pysek 2001; Myster 2008), debido a la fuerte competitividad ejercida por monocotiledóneas y dicotiledóneas anuales que puede llegar incluso a inhibir la recuperación de su comunidad original a pesar de la restauración de las condiciones abióticas naturales (Bakker & Berendse 1999; Van der Putten *et al.* 2000). En tal circunstancia, sería necesaria la implantación de medidas activas de restauración para animar artificialmente la regeneración de la vegetación, reduciendo incertidumbres y riesgos de conseguir un resultado indeseable en la restauración. En este sentido, una posible limitación del presente estudio puede ser, como fue mencionado anteriormente, que éste ha abarcado un estrecho período de tiempo en cuanto a términos de sucesión se refiere, y por tanto las conclusiones que del mismo puedan extraerse han de ser consideradas con cautela. En este sentido, existen multitud de estudios que hablan de períodos muy prolongados de tiempo para observar verdaderas indicios de restauración (Fagan *et al.* 2008).

Transcurridos los primeros años de sucesión secundaria tras el abandono y las actuaciones de restauración, la comunidad vegetal de la finca difiere de las existentes en las marismas de las zonas de referencia. Parece que la recuperación ambiental de este espacio, perdida por las transformaciones y los usos agrícolas de las últimas décadas, es posible, aunque los cambios en la matriz del medio físico y, en consecuencia, en la comunidad vegetal, se están produciendo de manera gradual. Dentro de la finca, la pérdida de aislamiento derivada de la 1ª fase de la Actuación nº 6 ha favorecido sólo de manera parcial la recuperación de los hidroperíodos característicos de marismas continentales. Éstos, al ser dependientes del régimen de precipitaciones, únicamente tras

años muy lluviosos parecen haber incidido en los procesos de manera significativa. La tasa de cambio que se registra en la vegetación se asemeja por el momento más a la de ecosistemas estrictamente terrestres que a la de los ecosistemas extremófilos anfibios mediterráneos, como son las marismas continentales. Toda la información disponible pone de manifiesto la lentitud de los cambios registrados en la comunidad vegetal en la finca, durante el período 2004-2010. Las obras de ingeniería en la finca han modificado ligeramente los factores ambientales en estos seis años y estas modificaciones, a su vez, están produciendo cambios en la comunidad vegetal. Sin embargo, estos cambios aunque evidentes, son lentos y las poblaciones de vegetación halófila autóctona no se han consolidado. No será hasta la segunda fase cuando se restituirá la influencia fluvial. La restauración de la funcionalidad del Caño Travieso recuperará los aportes hídricos originales que éste realizaba a la marisma. Hasta ahora, el papel que juega la finca, en su extensión como llanura de inundación durante las avenidas del Caño Travieso, es inexistente, lo que parece estar condicionando altamente los procesos que están ocurriendo en ella tras el inicio de la restauración.

En cualquier caso, la recuperación de la integridad de la finca con su entorno (con comunidades de marisma bien conservadas), la anulación del sistema artificial de drenaje, la ausencia de cualquier tipo de presión ganadera (presente en otros lugares y considerada un importante factor perturbador), y la recuperación del perfilado original del Caño Travieso, han sido decisiones acertadas de cara a la recuperación ambiental, y sus repercusiones son ya constatables en ciertos aspectos. Por otro lado, se desconocen los efectos que podrán tener las actuaciones programadas para la inminente 2ª fase de la Actuación nº 6, la cual ha sido retrasada varios años hasta el momento. Entre ellas, la permeabilización del dique de la finca que limita al este con Entremuros es de las más prioritarias. Se prevé que ésta ayude a recuperar la funcionalidad del Caño Travieso devolviéndole su carácter fluvial con los aportes de agua que llegarán desde el norte. En este supuesto, el resto de la finca recuperaría a su vez su función original de llanura de inundación en épocas de crecidas del caño. Sin embargo, la incertidumbre de cómo, qué magnitud tendrán y a qué velocidad se producirán los cambios ambientales derivados de la misma generan una incógnita de cara a la dirección de los procesos de sucesión ecológica, de las comunidades vegetales y, por ende, del estado final de la restauración.

3.5 Bibliografía

- Aide, T. & Grau, H. (2005). Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science*, 305: 1915-1916.
- Allen, E.B. (1988). Some trajectories of succession in Wyoming sagebrush grassland: implications for restoration. *The Reconstruction of Disturbed Arid Lands: An Ecological Approach* (ed. E.B. Allen), pp. 89-112. Westview Press, Boulder, CO.
- Armentano, T.V. (1990). Soils and ecology: tropical wetlands. In: *Wetlands: A Threatened Landscape* [Williams, M. (ed.)]. The Alden Press, Ltd., Oxford, UK, pp. 115-144.
- Armesto, J.J. & Pickett, S.T.A. (1985). Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*, 66: 230-240.
- Arnold, G.W., Abensperg-Traun, M., Hobbs, R.J., Steven, D.E., Atkins, L., Viveen, J.J. & Gutter, D.M. (1999). Recovery of shrubland communities on abandoned farmland in southwestern Australia: soils, plants, birds and arthropods. *Pacific Conservation Biology*, 5: 163-178.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. & Harris, A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29: 261-299.
- Bakker, J.P. & Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 63-68.
- Bartha, S., Meiners, S.J., Pickett, S.T. & Cadenasso, M.L. (2003). Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science*, 6: 205-212.
- Beefink, W.G., Nieuwenhuize, J., Stoeppler, M. & Mohl, C. (1982). Heavy-metal accumulation in salt marshes from the western and eastern Scheldt. *The Science of the Total Environment*, 25: 199-223.
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213-233.
- Bonet, A. & Pausas, J.G. (2004). Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology*, 174, 257-270.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045-1055.
- Breheeny, P. & Burchett, W. (2013). Visualizing regression models using visreg. <http://myweb.uiowa.edu/pbreheeny/publications/visreg.pdf>
- Buisson, E. & Dutoit, T. (2004). Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology*, 174: 371-384.

- Bustamante, J. (2006). "Cambios en la dinámica hídrica de la marisma de Doñana". En la memoria final del proyecto Reconstrucción de las fluctuaciones poblacionales de las aves de Doñana a lo largo de las tres últimas décadas. Mayo de 2006.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council. UK. 141 p.
- Clemente, L., García, L.V. & Siljeström, P. (1998). *Suelos del Parque Nacional de Doñana*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- Connell, J.H. & Sousa, W.P. (1983). On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist*, 121: 789-824.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., & Standish, R.J. (2008). What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 104-112.
- Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester, England. 942 p.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528-534.
- Debussche, M., Escarré, J., Lepart, J., Houssard, C. & Lavorel, S. (1996). Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, 7: 519-526.
- Ejrnæs, R., Liira, J., Poulsen, R.S. & Nygaard, B. (2008). When has an abandoned field become a semi-natural grassland or heathland? *Environmental Management*, 42: 707-716.
- El-Sheikh, M.A. (2005). Plant succession on abandoned fields after 25 years of shifting cultivation in Assuit, Egypt. *Journal of Arid Environments*, 61: 461-481.
- Erfanzadeh, R., Pétilion, J., Maelfait, J.P. & Hoffmann, M. (2010). Environmental determinism versus biotic stochasticity in the appearance of plant species in salt-marsh succession. *Plant Ecology and Evolution*, 143: 43-50.
- Espinar, J.L., García, L.V., García-Murillo, P. & Toja, T. (2002). Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? *Journal of Vegetation Science*, 13: 831-840.
- Fagan, K.C., Pywell, R.F., Bullock, J.M. & Marrs, R.H. (2008). Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1293-1303.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Stuart-Chapin, F., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574.
- Foster, B.L., Murphy, C.A., Keller, K.R., Aschenbach, T.A., Questad, E.J. & Kindscher, K. (2007). Restoration of prairie community structure and ecosystem function in an abandoned Hayfield: a sowing experiment. *Restoration Ecology*, 15: 652-661.

Cambios en la vegetación y en los factores ambientales de la zona no perfilada de la finca Caracoles tras las obras de restauración y el abandono de los cultivos

- Garbutt, A. & Wolters, M. (2008). The natural regeneration of salt marsh on formerly reclaimed land. *Applied Vegetation Science*, 11: 335-344.
- García, L.V., Marañón, T., Moreno, A. & Clemente, L. (1993). Above ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 4: 417-424.
- García-Viñas, J.I., Mintegui, J.A. & Robredo, J.C. (2005). *La vegetación en la marisma del Parque Nacional de Doñana en relación a su régimen hidráulico*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. 297 p.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York, New York, USA. 222 p.
- Gross, K.L. (1987). Mechanisms of colonization and species persistence in plant communities. En *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research* (eds. W.R. Jordan, M.E. Gilpin & J.D. Aber), pp. 173-188. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. (1980). Detrended Correspondence Analysis: An Improved Ordination Technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- IBM Corp. Released (2012). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0*. Armonk, NY: IBM Corp.
- Johnstone, I. M. (1986). Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews*, 61: 369-394.
- Kellogg, C.H. & Bridgham, S.D. (2002). Colonization during early succession of restored freshwater marshes. *Canadian Journal of Botany*, 80: 176-185.
- Khan, M.A. & Gul, B. (2006). Halophyte seed germination. En: *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants* (eds. M.A. Khan & D.J. Weber), pp. 11-30. Springer Netherlands.
- Khan, Z., Albrecht, M. & Traveset, A. (2013). Salt application as an effective measure to control ruderal invaders threatening endangered halophytic plant species. *Applied Vegetation Science*, 16: 448-456.
- Lee, C.S., You, Y.H. & Robinson, G.R. (2002). Secondary Succession and Natural Habitat Restoration in Abandoned Rice Fields of Central Korea. *Restoration Ecology*, 10: 306-314
- Lepš, J. (1987). Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach. *Vegetatio*, 72: 95-102.
- Lepš, J., Osbornová-Kosinová, J. & Rejmánek, M. (1982). Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio*, 50: 53-63.

- Lepš, J., Doležal, J., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Hedlund, K., Igual Arroyo, M., Jörgensen, H.B., Lawson, C., Mortimer, S., Peix Geldart, A., Rodríguez Barrueco, C., Santa Regina, I., Šmilauer, P. & Van der Putten, W.H. (2007). Long-term effectiveness of sowing high and low diversity seed mixtures to enhance plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science*, 10: 97-110.
- Lugo, A.E., Brown, S. & Brinson, M.M. (1990). Concepts in wetland ecology. In: *Ecosystems of the World. Vol. 15, Forested Wetlands* [Lugo, A.E., M. Brinson, S. Brown (eds.)]. Elsevier Sci. Publ., New York, NY, pp. 53-85.
- Luque, C.J., Castellanos, E.M., Castillo, J.M., González, M., González-Vilches, M.C. & Figueroa, M.E. (1998). Distribución de metales pesados en sedimentos de las marismas del Odiel (Huelva, SO. España). *Cuaternario y Geomorfología*, 12: 77-85.
- Marañón, T., García, L.V., Murillo, J.M. & Clemente, L. (1989). Las Marismas del Guadalquivir, reserva biogenética de plantas tolerantes a la salinidad. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 48: 725-740.
- Martínez-Duro, E., Ferrandis, P., Escudero, A., Luzuriaga, A.L. & Herranz, J.M. (2010). Secondary old-field succession in an ecosystem with restrictive soils: does time from abandonment matter? *Applied Vegetation Science*, 13: 234-248.
- Mauchamp, A., Chauvelon, P. & Grillas, P. (2002). Restoration of floodplain wetlands: opening polders along a coastal river in Mediterranean France, Vistre marshes. *Ecological Engineering*, 18: 619-32.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989). *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London.
- Midoko-Iponga, D., Krug, C.B. & Milton, S.J. (2005). Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: Implications for restoration of renosterveld shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 16: 685-692.
- Montes, C., Borja, F., Bravo, M.A., Moreira, J.M. (1998). *Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos. Doñana: una aproximación ecosistémica*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. 311 p.
- Mossman, H.L., Davy, A.J. & Grant, A. (2012 a). Does managed coastal realignment create saltmarshes with 'equivalent biological characteristics' to natural reference sites? *Journal of Applied Ecology*, 49: 1446-1456.
- Mossman, H.L., Brown, M.J., Davy, A.J. & Grant, A. (2012 b). Constraints on salt marsh development following managed coastal realignment: dispersal limitation or environmental tolerance? *Restoration Ecology*, 20: 65-75.
- Myster, R.W. (2008). *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, New York, New York.
- Myster, R.W. & Pickett, S.T.A. (1990). Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields. *American Midland Naturalist*, 24: 231-238.

- Myster, R.W. & Pickett, S.T.A. (1994). A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology*, 75: 387-392.
- Økland, R.H. & Eilertsen, O. (1994). Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *Journal of Vegetation Science*, 5: 117-126.
- Pausas, J.G., Bonet, A., Maestre, F.T., & Climent, A. (2006). The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica*, 29: 346-352.
- Pickett, S.T.A. (1982). Population patterns through twenty years of oldfield succession. *Vegetatio*, 49: 45-59.
- Prach, K., Bartha, S., Joyce, C.B., Pyšek, P., Diggelen, R. & Wiegand, G. (2001). The role of spontaneous vegetation succession in ecosystem restoration: A perspective. *Applied Vegetation Science*, 4: 111-114.
- Prach, K. & Hobbs, R.J. (2008). Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16: 363-366.
- Prach, K. & Pyšek, P. (2001). Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering*, 17: 55-62.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T., Armas, C. & Gutiérrez, L. (2006). Colonization processes in semi-arid Mediterranean old-fields. *Journal of Arid Environments*, 65: 591-603.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Reinhardt, A.C. & Galatowitsch, S.M. (2008). The transition from invasive species control to native species promotion and its dependence on seed density thresholds. *Applied Vegetation Science*, 11: 131-138.
- Rey-Benayas, J.M., Martins, A., Nicolau, J.M. & Schulz, J. (2007). Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2 (57).
- Rivas-Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S. & Valdés, E. (1980). La vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-190.
- Rozema, J., Otte, M.L., Broekman, R., Kamber, G. & Punte, H. (1990). The response of *Spartina anglica* to heavy metal pollution. *Spartina anglica - a research review*. ITE research publication n° 2. A.J. Gray & P.E.M. Benham. pp. 63-68.
- Rubio-Casal, A.E., Castillo, J.M., Luque, C.J. & Figueroa, M.E. (2003). Influence of salinity on germination and seeds viability of two primary colonizers of Mediterranean salt pans. *Journal of Arid Environments*, 53: 145-154.
- Saura, J., Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Documento Marco para el Desarrollo del Proyecto Doñana 2005*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 201 p.

- Society for Ecological Restoration Science & Policy Working Group -SER- (2004). The SER International Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International, Tucson, AZ.
- Soriguer, R.C., Delibes, J.R., Fandos, P., Zamora, R. & Rodríguez, A. (2001). Evaluación de la capacidad de carga de la Marisma del Parque Nacional de Doñana. En: *Análisis de la incidencia de los grandes herbívoros en la Marisma y en la Vera del Parque Nacional de Doñana*. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L. & Hobbs, R.J. (2007). Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in Western Australia. *Journal of Applied Ecology*, 44: 435-445.
- Standish, R.J., Cramer, V.A. & Hobbs, R.J. (2008). Land-use legacy and the persistence of invasive *Avena barbata* on abandoned farmland. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1576-1583.
- Stylinski, C.D. & Allen, E.B. (1999). Lack of native species recovery following severe exotic disturbance in southern Californian shrublands. *Journal of Applied Ecology*, 36: 544-554.
- Ter Braak, C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F. (1988). Partial canonical correspondence analysis. En: Bock, HH (ed.), *Classification and related methods of data analysis*. North-Holland, Amsterdam, pp. 551-558.
- Ter Braak, C.J.F. & Verdonschot, P.F.M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 57: 255-289.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power, 500 pp.
- Ungar, I.A. (1978). Halophyte seed germination. *The Botanical Review*, 44: 233-264.
- Valdés, B., Talavera, S. & Fernández-Galiano, E. (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Ketres Editora, S.A. Barcelona.
- Valdés, B., Girón, V., Sánchez-Gullón, E. & Carmona, I. (2007). Catálogo florístico del Espacio Natural de Doñana (SO de España). Plantas vasculares. *Lagascalía*, 27: 73-362.
- Valverde, J.A. (1960). Vertebrados de la Marisma del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería*, 9: 1-168.
- Van der Putten, W.H., Mortimer, S.R., Hedlund, K., Van Dijk, C., Brown, V.K., Lepš, J., Rodríguez-Barrueco, C., Roy, J., Díaz Len, T.A., Gormsen, D., Korthals, G.W., Lavorel, S., Santa Regina, I. & Šmilauer, P. (2000). Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia*, 124: 91-99.

- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Walker, L.R., Walker, J. & Hobbs, R.J. (2007). Linking restoration and ecological succession. Springer London. 190 p.
- Warren, J., Christal, A. & Wilson, F. (2002). Effects of sowing and management on vegetation succession during grassland habitat restoration. *Agriculture, ecosystems & environment*, 93: 393-402.
- Woodell, S.R.J. (1985). Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio*, 61: 223-229.
- Zhang, J.T. (2005). Succession analysis of plant communities in abandoned croplands in the eastern Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments*, 63: 458-474.
- Zhang, J.T. & Dong, Y. (2010). Factors affecting species diversity of plant communities and the restoration process in the loess area of China. *Ecological Engineering*, 36: 345-350.

CAPÍTULO 4

COLONIZACIÓN DURANTE LAS ETAPAS TEMPRANAS DE SUCESIÓN TRAS LA RESTAURACIÓN DEL CAÑO TRAVIESO



4.1 Introducción

Durante la segunda mitad del siglo XX, la reducción y alteración de humedales ha sido muy intensa. Esta situación es de mayor relevancia por ser estos ecosistemas, en general, y las marismas, en particular, frágiles, vulnerables, dependientes de su entorno y altamente sensibles a sus cambios (Adam 1993; Mitsch & Gosselink 2007), en especial en lo que se refiere a los volúmenes y a la calidad de las aportaciones de aguas que reciben (Bayán *et al.* 2001). La hidrología de las marismas está asociada a los caños (Odum *et al.* 1984) ya que éstos funcionan como vía de distribución de las aguas mareales en la llanura de inundación, transportan nutrientes, organismos, sedimentos y otros materiales (Weishar *et al.* 2005). De éstos, los caños temporales, o cauces por los que fluye el agua en la época húmeda y se secan en la época estival, son de los hábitats acuáticos más alterados por la acción humana y por la invasión de especies exóticas en lugares de clima Mediterráneo. En las últimas décadas, muchos de ellos han sido desecados por largos períodos con la construcción de diques o desviados para captar los flujos estacionales (Spautz *et al.* 2006; Moyle 2013), dedicándose su superficie, en numerosas ocasiones, a usos agrícolas (Alwan *et al.* 2001; Allan & Castillo 2007).

La sedimentación, como consecuencia de la erosión producida en zonas de cultivos más elevadas, ha sido identificada como una amenaza para el correcto funcionamiento de algunos humedales (Luo *et al.* 1997, 1999; Tsai *et al.* 2007; Beas *et al.* 2013). La excesiva carga de sedimentos en humedales puede enterrar los suelos, reducir el volumen del humedal, incrementar la superficie y acortar los hidroperíodos (Luo *et al.* 1997; Tsai *et al.* 2007). Además, estos problemas pueden alterar finalmente a la comunidad vegetal, al enterrar el banco de semillas (Jurik *et al.* 1994; Gleason *et al.* 2003) y permitir la invasión por especies no nativas (Galatowitsch *et al.* 1999; Smith & Haukos 2002). La eliminación de estos sedimentos como medida de restauración podría restablecer la hidrología natural previa a la sedimentación y, por tanto, promover la aparición de las comunidades preexistentes (Keddy 2000). De éstas, las comunidades de helófitos perennes tienen especial importancia ecológica en estos ecosistemas, destacándose su papel como lugar de reproducción, de anidamiento y refugio de la avifauna (García-Viñas *et al.* 2011), como fuente alimentación (Fernández-León 1984; Amat 1986, 1995) y en procesos de facilitación de macrófitos acuáticos anuales (Espinar *et al.* 2002; Espinar 2004; García-Murillo *et al.* 2007).

En humedales transformados y posteriormente abandonados, la recuperación de la comunidad vegetal, de no ser por ciertas actuaciones de restauración, podría llegar a ser muy lenta o incluso no producirse nunca (Bonet 2004; Walker *et al.* 2004). En este tipo de actuaciones, tanto la disponibilidad de semillas como la existencia de condiciones

abióticas favorables para su germinación son factores clave para su éxito (Bakker *et al.* 1996; Erfanzadeh *et al.* 2010a). Normalmente, las primeras fases de restauración se centran en el control de especies invasoras. Sin embargo, los esfuerzos de restauración a gran escala a menudo no consideran la revegetación activa, puesto que se asume que una vez es eliminada la barrera de las especies invasoras, la revegetación tendrá lugar por medio de la recolonización natural (Galatowitsch *et al.* 1999). De hecho, Mitsch *et al.* (1998) indican que la recolonización natural es la mejor estrategia para la revegetación de humedales tras la preparación del lugar, aunque en un hábitat desprovisto de vegetación, son varias las restricciones que pueden limitar la revegetación pasiva (Reinhardt & Galatowitsch 2008) como la idoneidad o invasibilidad del lugar (Davis & Pelsor 2001), la disponibilidad de semillas (Wolters *et al.* 2005; Foster *et al.* 2007), la dispersión de semillas (Huiskes *et al.* 1995; Rand 2000; Neff & Baldwin 2005; Pugnaire *et al.* 2006; Dausse *et al.* 2008; Elsey-Quirk *et al.* 2009), los factores implicados en la germinación y establecimiento (Espinar 2009) y la ausencia del banco de semillas (Mauchamp *et al.* 2002; Buisson & Dutoit 2004; Buisson *et al.* 2006; Standish *et al.* 2007; Cramer *et al.* 2008; Rosef 2008). En marismas de agua dulce, estas restricciones dificultan predecir el ritmo y la dirección de las comunidades vegetales durante los estadios tempranos de sucesión (Kellogg & Bridgham 2002).

Los factores implicados en la distribución vegetal en los primeros estadios de sucesión en ecosistemas terrestres han sido considerados principalmente estocásticos (como las variaciones meteorológicas, la intensidad de perturbaciones, la disponibilidad de semillas o el potencial de colonización), siendo más adelante sustituidos por factores determinísticos (Myster & Pickett 1990; Lepš *et al.* 2000). Sin embargo, en el caso de marismas mareales se ha comprobado que los factores determinísticos (como la salinidad, la textura o la cota topográfica) son los más importantes al estructurar los patrones espaciales y los cambios temporales de la comunidad vegetal en esos primeros estadios (Erfanzadeh *et al.* 2010b). En marismas sin influencia mareal, como las predominantes en Doñana, y más concretamente en los caños que las recorren, el conocimiento que se tiene sobre el tipo de factores que intervienen en estos procesos es escaso.

En las marismas de Doñana, el Caño Travieso ha sido parcialmente recuperado tras la ejecución de la 1ª fase de la Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005 (Saura *et al.* 2001). En este contexto, los objetivos de este capítulo son (a) estudiar el restablecimiento de la vegetación en el Caño Travieso, prestando especial atención a la comunidad de helófitos, (b) identificar y evaluar la contribución de los potenciales factores ambientales, bióticos o abióticos, que intervienen en su colonización, intentando discernir entre factores determinísticos y estocásticos y (c) comparar la vegetación aparecida en la zona perfilada con aquella de las zonas de referencia según su comunidad potencial.

4.2 Material y Método

4.2.1 Área de estudio

El Caño Travieso a su paso por la finca Caracoles (Figura 4.1) tiene una longitud aproximada de 7900 m y una anchura que oscila entre 235 y 1130 m (sección media de 645 m).

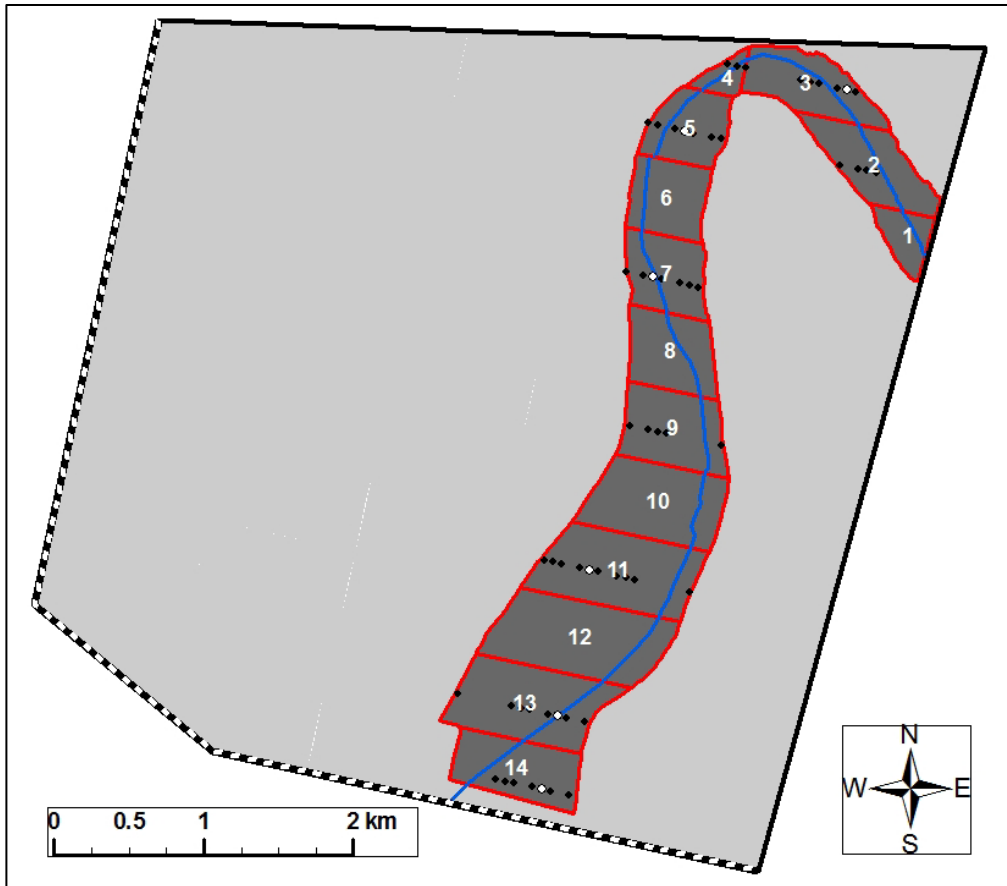


Figura 4.1. Localización de los 57 puntos de muestreo ubicados sobre la zona perfilada del Caño Travieso; de ellos, los 6 puntos blancos se corresponden con aquellos lugares donde se tomaron muestras de suelos para analizar posteriormente pH y conductividad eléctrica. La zona no perfilada de la finca aparece de color gris claro, la superficie perfilada aparece en gris oscuro y la línea azul que la atraviesa es el centro del cauce del Caño Travieso. Los 14 tramos en los que ha sido sectorizado el caño a efectos de muestreo y de análisis de datos (identificados con números) se encuentran delimitados por líneas rojas. La ubicación actual de diques en los límites E y N se indica con líneas negras continuas, y los límites S y W de la finca, donde se retiraron los diques en 2004, aparecen con líneas negras discontinuas.

La colmatación parcial como consecuencia de su disfuncionalidad hidráulica y de la polderización de los terrenos colindantes hizo que se perdiera en parte su perfil original. Como consecuencia, junto con la eficiencia del sistema de drenaje existente en la finca y del aislamiento de la misma, la duración de las inundaciones en el Caño Travieso se redujo considerablemente. El hidropériodo medio anual estimado para el período 1995-2004 fue de 9 días (Díaz-Delgado *et al.* 2006). Una de las actuaciones de restauración llevadas a cabo en la finca en 2004 consistió en el perfilado del cauce del caño (unas 450 ha), que eliminó la vegetación preexistente, trató de aumentar su máxima capacidad hidráulica de 10 m³/s a 30 m³/s y mantener un desnivel de 0.3 a 0.5 m entre el punto más bajo del perfil y la cota existente en las márgenes del mismo (AYESA 2001).

4.2.2 Descripción de comunidades potenciales

Los caños son las prolongaciones de los cauces tributarios de la marisma y, junto con los lucios o depresiones de una cierta extensión, las zonas de menor cota. A diferencia de los lucios, los caños muchas veces aparecen cubiertos de vegetación (García-Viñas *et al.* 2005). Hay dos agrupaciones vegetales que predominan en los caños temporalmente inundados de la marisma de Doñana: por un lado, el “castañuelar”, correspondiente a la asociación *Scirpetum maritimi* (Christiansen 1934) R. Tx. 1937, que está dominada por el helófito *Scirpus maritimus* (o *Bolboschoenus maritimus*) pudiendo estar acompañada por escasas especies vasculares anuales (*Salicornia ramosissima*, *Suaeda splendens*, *Cressa cretica*); y por otro lado, el “bayuncar”, correspondiente a la asociación *Scirpetum compacto-littoralis* Br.-Bl. 1931 em., que está dominada por *Scirpus litoralis* (o *Schoenoplectus litoralis*) y cuyo cortejo de plantas vasculares es casi inexistente. Su distribución depende en gran medida de la salinidad y de la permanencia del agua (Rivas-Martínez *et al.* 1980) apareciendo la primera de ellas en zonas menos salobres y de hidropéridos más cortos que la segunda. Otra agrupación muy extendida en zonas menos inundables es el “almajar”, correspondiente a la asociación *Arthrocnemum glauci-Juncetum subulati* Brullo & Furnari 1976 y dominada por el arbusto *Arthrocnemum macrostachyum*, frecuentemente acompañado por otro helófito, *Juncus subulatus*. Además pueden aparecer otras asociaciones dominadas por especies anuales adaptadas a ambientes moderadamente salinos como *Damasonium alismae-Crypsietum aculeatae*, *Suaedo splendidis-Salicornietum ramosissimae*, *Paropholi incurvae-Frankenietum pulverulentae* o *Suaedo splendidis-Salsoletum sodae*. Entre las especies anuales más características de estas comunidades se encuentran *Cressa cretica*, *Salicornia ramosissima*, *Suaeda splendens*, *Salsola soda* y *Damasonium alisma* (García-Viñas *et al.* 2005).

Otras especies helofíticas menos frecuentes que aparecen en zonas con períodos de inundación prolongados pero con menor salinidad son el carrizo (*Phragmites australis*) y la espadaña o enea (*Typha dominguensis*). La vegetación de la marisma ha sido descrita por Rivas-Martínez *et al.* (1980), y su relación con los factores ambientales por Marañón *et al.* (1989), García *et al.* (1993) y García-Viñas *et al.* (2005).

4.2.3 Muestreos, toma de datos y procesamiento

A efectos de muestreo y de análisis de datos, el Caño Travieso a su paso por la finca fue sectorizado en 14 tramos desde su entrada al noreste hasta su salida al sur (Figura 4.1), aprovechando la separación existente entre las antiguas parcelas agrícolas por los canales de drenaje, soterrados durante las actuaciones de restauración en 2004. Parte de la información se ha obtenido sobre 57 puntos fijos de muestreo de la malla de puntos permanentes establecida para el seguimiento de la vegetación en toda la finca Caracoles (Capítulo 1). Estos puntos, ubicados sobre la zona perfilada del caño, se sitúan en 9 de los 14 sectores anteriormente descritos (tramos 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 y 14).

- *Factores ambientales*

Para la caracterización ambiental del caño, se consideraron los factores físico-químicos más determinantes en este tipo de ambientes extremófilos estacionales, como la pluviometría (García-Viñas *et al.* 2005), la cota topográfica (Espinar *et al.* 2002; García-Viñas *et al.* 2005), el hidropérido (Armentano 1990; Lugo *et al.* 1990; Bustamante 2006), el pH (Beeftink *et al.* 1982; Rozema *et al.* 1990; Luque *et al.* 1998) y la conductividad eléctrica del suelo (Ungar 1978; Woodell 1985; Clemente *et al.* 1998; Rubio-Casal *et al.* 2003; Khan & Gul 2006).

La información pluviométrica fue obtenida de la Estación Meteorológica del Palacio de Doñana (36°59'N, 6°26'W). Por la elevada estacionalidad de las lluvias, se consideraron tanto la precipitación acumulada en cada ciclo hidrológico completo (PT) como en cada estación del ciclo (otoño, PO; invierno, PI; primavera, PP; y verano, PV).

Para todo el caño, la cota topográfica (de ahora en adelante COTA) antes del perfilado, medida en centímetros sobre el nivel del mar (cm.s.n.m), fue obtenida gracias a un modelo digital del terreno generado a partir de los datos del vuelo LIDAR de septiembre de 2002 de la marisma de Doñana. El modelo proporcionó una precisión en plano de 50 cm y en alto de 10 cm. Para la estimación de la nueva cota tras la actuación

de 2004, se realizó un perfil topográfico transversal al cauce en cada uno de los 9 tramos con puntos permanentes de muestreo, utilizando un GPS diferencial (Leica1200) con el que se registraron 1594 cotas con alta precisión (± 2 cm). La media de las diferencias de cota antes y después del perfilado para cada uno de esos registros (6.9 ± 0.2 cm) se empleó como valor de referencia para estimar la COTA tras perfilado en cualquier otra posición del caño, restando este valor a las cotas LIDAR de 2002. Esto permitió caracterizar topográficamente el cauce actual, levantándose un perfil longitudinal del centro del caño y estimándose una cota media para cada uno de los 14 tramos. En los 57 puntos de muestreo permanentes, la cota actual fue el valor real medido en ese lugar (precisión ± 3 cm), por lo que fueron estos valores, y no los valores extrapolados para la caracterización, los que se consideraron para evaluar si existían diferencias significativas de COTA entre antes y después del perfilado en todo el caño y entre los 9 tramos con puntos.

Para estimar el hidroperíodo en la malla de puntos permanentes se emplearon series de imágenes diarias del área de estudio con una resolución de 250 metros obtenidas de MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer), un instrumento abordo del satélite Aqua (EOS PM). La información obtenida se contrastó con imágenes LANDSAT, con menor número de fechas pero con mayor precisión (resolución de 30 m), y con observaciones de campo. De este modo, se cuantificó el hidroperíodo de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO) y a su vez, al igual que para la pluviometría, de cada estación del ciclo (otoño, HO; invierno, HI; primavera, HP y verano, HV).

Las medidas de conductividad eléctrica y pH del suelo se realizaron a partir de muestras recogidas desde 2004 a 2010 (excepto en 2005) en 6 de los puntos permanentes, repartidos a lo largo de toda la zona perfilada. En cada punto se tomaron 3 réplicas separadas un metro entre sí. La toma de muestras se realizó una vez al año, al final del ciclo hidrológico durante los meses de junio y julio, tanto en superficie, de 0 a 2 cm, como en profundidad, de 8 a 10 cm. En el laboratorio, los suelos fueron triturados y tamizados para facilitar su disolución. Tras esto se prepararon disoluciones 1:1 volumen con agua destilada en las que se midió la conductividad eléctrica y el pH utilizando un conductímetro Basic 30 CRISON y un pH-metro Basic 20 CRISON, previamente calibrados. En total, durante todo el período de estudio, se obtuvieron 36 medidas para cada parámetro y profundidad (EC_0.2, EC_8.10, pH_0.2 y pH_8.10).

- *Muestreo de la vegetación*

Se realizaron dos aproximaciones a la vegetación. Una general, sobre la malla de puntos permanentes (57 puntos; Figura 4.1), donde se registraron todas las especies

presentes en cada muestreo. Otra específica para helófitos, sobre toda la superficie perfilada del caño, utilizando ortofotografía digital de alta resolución, cuantificando y caracterizando los rodales de vegetación observados desde su aparición.

La malla de puntos se siguió anualmente desde 2004 a 2010 (en 2004 sólo se muestrearon 17 puntos) y siempre en época estival, cuando el terreno no estaba inundado y las plantas halófilas anuales presentan su mayor cobertura. En cada uno de ellos se dispusieron dos cuadros de 4 m² (réplicas) separados 10 metros entre sí. En cada cuadro se registró la composición y abundancia de todas las plantas vasculares usando la escala de Braun-Blanquet modificada (donde los valores 0, +, 1, 2, 3, 4 y 5 significan un rango de cobertura de 0, 0-1, 1-5, 5-25, 25-50, 50-75 y 75-100% respectivamente). La composición permitió calcular cada año la frecuencia relativa de cada uno de los taxones. Nos basamos en Valdés *et al.* (1987) para la identificación de las especies y en Valdés *et al.* (2007) para clasificarlas según su hábitat característico en el Espacio Natural de Doñana. También se registró para cada punto de muestreo la proporción de suelo desnudo (SUELO) como medida de su disponibilidad para la vegetación; la distancia mínima al centro del caño (de ahora en adelante “distancia al centro del Caño” o DIST.TRAV), al ser ésta la zona de cota mínima, con mayor período de inundación y, por tanto, susceptible de permitir la dispersión hidrócora de semillas durante más tiempo durante el hidroperíodo; y la distancia mínima a través del caño hasta el límite sur de la finca, frontera entre la zona restaurada y las comunidades naturales no sometidas a uso agrícola, (de ahora en adelante “distancia al sur” o DIST.SUR). Estas tres variables, junto con el tiempo transcurrido desde la restauración (T) y las descritas en el apartado anterior (cota, hidroperíodos completo y estacionales, conductividad eléctrica y pH en superficie y profundidad) se emplearon para conocer la influencia de los factores ambientales sobre la comunidad vegetal.

Para detectar la colonización por helófitos en el cauce perfilado de Caño Travieso, se hicieron recorridos de campo desde 2005, siendo en 2007 cuando se registraron por primera vez (Figura 4.2a). El seguimiento de *Scirpus maritimus* se realizó utilizando series de ortofotos de 4 años diferentes (Figura 4.2b): 2007 (con una resolución geométrica de 0.90 m), 2008, 2010 (ambas con resolución de 0.50 m) y 2011 (resolución de 0.30 m). No existen imágenes disponibles para 2009. A través de GIS, todos los rodales de *Scirpus maritimus* fueron identificados, marcados, y su superficie calculada. El error derivado del uso de diferente resolución entre años no fue significativo, siendo la proporción de rodales con superficie menor a los 0.81m² (tamaño de máxima resolución para 2007) inferior al 4% en 2008 y al 1% en 2010 y 2011 (Tabla 4.3). La composición monoespecífica de los rodales que forma esta especie, minimizó los errores derivados de su identificación (Shuman & Ambrose 2003). Para conocer los efectos sobre los procesos

de colonización, para cada uno de los rodales se utilizó el valor estimado de COTA en el centro del mismo y se calculó DIST.TRAV y DIST.SUR. Con esa finalidad, se contemplaron también aquellos factores ambientales que pudieran informar sobre la disponibilidad y dispersión de propágulos, como la distancia a las comunidades naturales y a las zonas donantes de propágulos (Fagan *et al.* 2008), por lo que además se registró la distancia desde cada rodal al ejemplar más cercano del año anterior (DRP) y la superficie de ese rodal más cercano del año anterior (ARP). Para los primeros rodales aparecidos en 2007, DRP se consideró igual a DIST.SUR, al ser ese año el límite sur de la finca la zona más próxima con presencia de esta especie. El hidropériodo total (HIDRO) fue estimado a través de una regresión múltiple para cada rodal en cada ciclo hidrológico. Las distancias fueron obtenidas mediante el programa Arcgis 10.0 (ESRI®ArcMap™ 10.0).

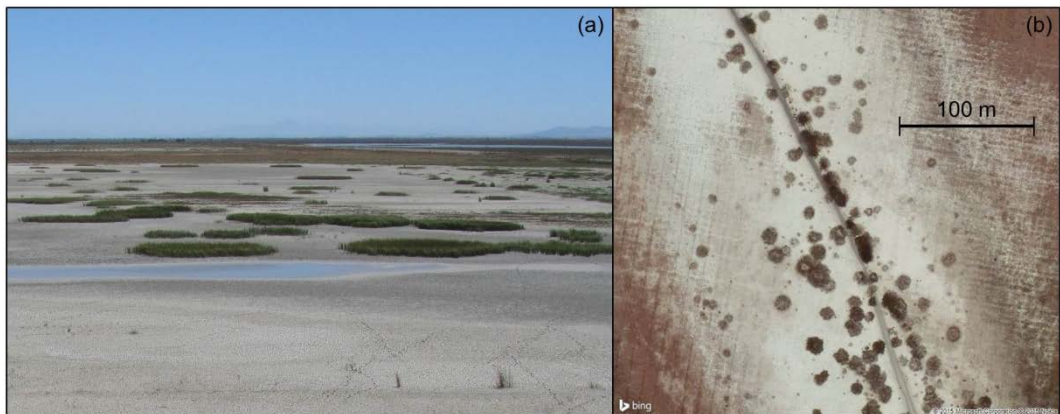


Figura 4.2. Aspecto de los rodales de *Scirpus maritimus* (a) en el campo y (b) en una de las fotografías aéreas empleadas durante su fotointerpretación.

- *Dispersión de semillas por hidrocoria*

La dispersión de semillas por hidrocoria se evaluó con muestreos realizados tanto sobre la lámina de agua como sobre las concentraciones de restos vegetales depositados en los márgenes del caño con el descenso del nivel del agua tras las inundaciones.

Para el muestreo de la lámina de agua se seleccionaron tres zonas: una al norte (tramo 3), otra en la zona intermedia del caño a su paso por la finca (tramo 9) y una tercera, al sur, en la conexión entre la finca y la marisma adyacente donde se eliminó el dique en 2004 (tramo 14). Las muestras se tomaron en momentos puntuales de la inundación del caño: noviembre de 2006 (sólo pudo ser muestreado el tramo 14), marzo de 2007, abril de 2008, febrero de 2009 y diciembre de 2010. Se empleó una variante del método usado por Neff & Baldwin (2005), consistente en una manga formada por una

vara metálica de 1 m de largo, terminada en un cuadro metálico de 0.3 m de lado y una red cónica acoplada con un tamaño de luz de 0.25 mm. En cada punto se establecieron 4 transectos de 10 m (réplicas) repartidos por el ancho del caño. La pasada de la red se realizó a pie, a contracorriente, a velocidad constante y sin alterar la dirección (Figura 4.3a,b). Aunque la profundidad de la columna de agua condicionaba cuánto se introducía la manga en el agua y por tanto la sección muestreada, la cantidad de semillas fue expresada por unidades de volumen muestreado. Al terminar cada transecto se recogieron las semillas del fondo de la red con la ayuda de unas pinzas, una cucharilla y algo de agua y se introdujeron en botes etiquetados. Al llegar al laboratorio las muestras fueron congeladas para evitar la descomposición del material recogido, impidiendo un posterior ensayo de germinación con las mismas. Con ayuda de un microscopio se identificaron y cuantificaron las semillas de cada especie capturada.

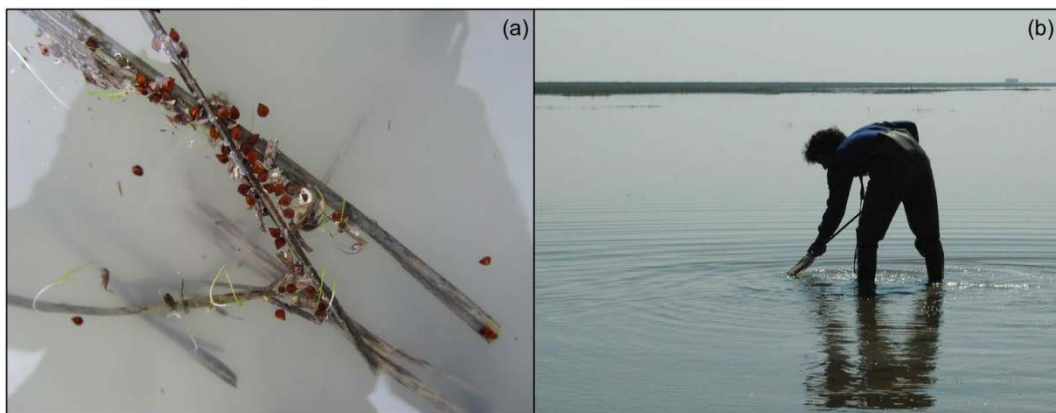


Figura 4.3. Fotografía de (a) semillas y otros restos vegetales flotando en el agua y (b) un muestreo de la lámina de agua en uno de los transectos.

Los acúmulos de restos vegetales depositados en los márgenes del caño (de ahora en adelante depósitos; Figura 4.4a) se muestrearon en diciembre de 2010 (con 223 mm fue el mes con las mayores precipitaciones registradas en 10 años). Su presencia masiva por todos los márgenes del caño permitió muestrear en tres zonas: la orilla derecha del meandro al norte de la finca (tramos 3, 4 y 5) y la orilla izquierda tanto a la mitad del cauce (tramos 9, 10 y 11) como al sur (tramos 12, 13 y 14). Cada 50 m se realizaron a pie dos transectos en paralelo al cauce del Travieso, uno más alejado del centro del caño que el otro, separados entre 10 y 30 m según la pendiente del terreno. En total, 194 transectos en los que se cuantificó la superficie total de los depósitos encontrados a lo largo de los mismos (de ahora en adelante AD), expresada en m^2/m . A cada transecto se le asignó el valor estimado de COTA medio a lo largo del mismo y se calculó, además de

DIST.TRAV y DIST.SUR, la pendiente media (PENDIENTE) por su potencial interés durante la fase de depósito del material flotante. En cada punto de muestreo, la distancia hasta el centro del caño se estimó tanto desde el transecto más cercano (DIST.TRAV1) como del más alejado a éste (DIST.TRAV2). Para estudiar el contenido en semillas de dichos depósitos a lo largo del caño (Figura 4.4b), se tomaron 17 cilindros (5.5 cm de diámetro x 7 cm de profundidad) repartidos entre las tres zonas muestreadas. En el laboratorio, dichas muestras fueron secadas en condiciones ambientales y, posteriormente, se cuantificaron las semillas existentes de cada especie. Así se pudo calcular la densidad media de semillas depositadas de cada especie para ambas distancias al centro del caño en cada una de las 3 zonas muestreadas (semillas/cm²).

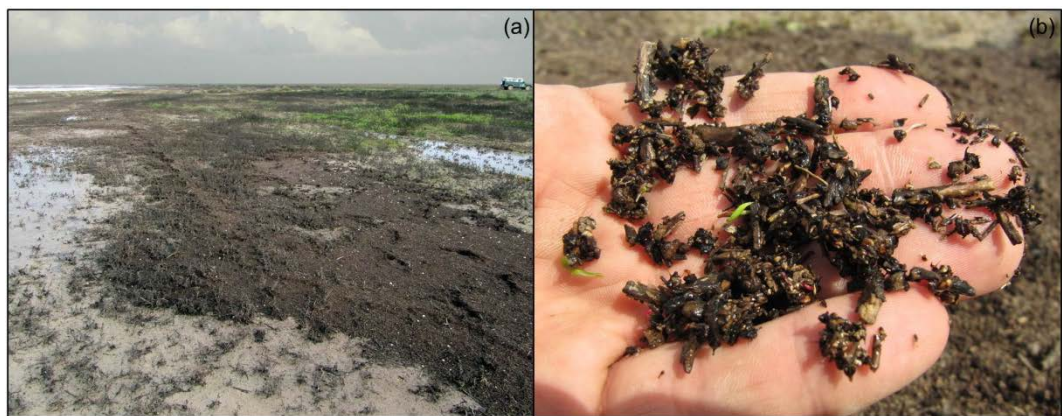


Figura 4.4. Fotografía de (a) acúmulos de restos vegetales depositados en los márgenes del caño y (b) el contenido en semillas de dichos depósitos.

- *Comparación con la vegetación de las zonas de referencia*

Para evaluar finalmente el grado de recuperación de la vegetación en la zona perfilada del Travieso, se comparó ésta con la existente en las zonas de referencia elegidas para este estudio (Capítulo 2). En primer lugar, se clasificaron los 57 puntos del Travieso según la comunidad de especies perennes encontrada en las zonas de referencia que potencialmente podría albergar el caño, usando como criterio su cota topográfica, por ser la variable que mejor discriminó las comunidades de perennes de las zonas de referencia. Las cuatro comunidades posibles eran las dominadas por *Scirpus litoralis* (Scilit, cota < 130 cm), *Arthrocnemum macrostachyum* con helófitos acompañantes como *Juncus subulatus* o *Scirpus maritimus* (Artnac+hel, cota 130-155 cm), *Arthrocnemum macrostachyum* (Artnac, cota 156-182 cm) y *Suaeda vera* (Suaver, cota > 183 cm).

De los 1071 muestreos realizados desde 2004 a 2010 sobre los 171 puntos de la malla permanente de seguimiento en las zonas de referencia (Capítulo 2), se consideraron los 871 casos en los que aparecieron tanto especies perennes como anuales, excluyéndose aquellos sin perennes (129 casos) y sin anuales (173 casos). Por otro lado, de los 359 muestreos realizados desde 2004 a 2010 sobre los 57 puntos de la malla permanente del Travieso, se consideraron 355 casos, todos salvo 4 en los que no apareció ninguna especie.

4.2.4 Análisis estadístico

Para estudiar diferencias en los factores ambientales entre los distintos tramos, se aplicó el test de Kruskal-Wallis. Para comprobar diferencias interanuales, se usó el test de Friedman (para los hidroperíodos) o bien, cuando se cumplieron los criterios de normalidad y de homogeneidad de varianzas entre los grupos, la prueba T para muestras relacionadas (para la COTA) y ANOVA con muestras repetidas (para los pH y las conductividades). Cuando estas pruebas fueron significativas se llevaron a cabo análisis *post-hoc* para hacer la comparación par a par entre los grupos.

Diferencias en la composición taxonómica y la abundancia de especies de las comunidades vegetales entre los diferentes años fueron examinadas mediante el Análisis de Similaridad (ANOSIM), y el Análisis del Porcentaje de Similitud (SIMPER) fue usado para calcular la contribución relativa de cada especie en las diferencias establecidas (Clarke & Warwick 1994). Con un criterio de corte del 90% sobre la contribución total, se identificaron las 27 especies más importantes por su mayor capacidad explicativa. La medida de asociación usada en ambos casos fue el coeficiente de Bray-Curtis.

Tanto para detectar patrones espacio-temporales en la comunidad vegetal (variables respuesta) y en los factores ambientales (variables explicativas), como para determinar la existencia de relaciones entre los mismos, con la información obtenida en la malla de puntos, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA; Ter Braak 1986). Para ello se tuvieron en cuenta únicamente aquellos puntos donde fueron tomadas muestras de suelo (36 registros entre todos los años). Se emplearon los datos de abundancia $\log(x+1)$ transformados de las 27 especies más contribuyentes; mientras que de las variables ambientales, tan sólo a DIST.TRAV y SUELO se les aplicó una transformación logarítmica. De tal modo, se pudieron emplear 12 variables ambientales: T, COTA, DIST.SUR, SUELO, los 4 hidroperíodos estacionales (HO, HI, HP y HV) y las 4 derivadas de las muestras de suelo (EC_0.2, EC_8.10, pH_0.2 y pH_8.10). Ni DIST.TRAV ni HIDRO se incluyeron en este análisis para evitar problemas de

colinealidad con COTA en el primer caso (a menor distancia desde un punto de muestreo a las orillas, menor cota) y con los hidroperíodos estacionales en el segundo (a mayor HI o HP, mayor HIDRO). Con el test de Monte Carlo (con 499 permutaciones) se comprobó la significación estadística de los dos primeros ejes y de la suma de todos los autovalores del CCA.

La información resultante de la fotointerpretación de la colonización por *Scirpus maritimus* se analizó con modelos aditivos generalizados (GAM; Hastie & Tibshirani 1990), de los mejores por su interpretabilidad y predictibilidad (Guisan & Thuiller 2005). Éstos se basan en el ajuste de la respuesta mediante técnicas de suavizado con funciones no paramétricas de los predictores, lo que permite modelizar respuestas ecológicas con formas complejas (Yee & Mitchell 1991). Para construir dicho modelo se empleó una estructura binomial de errores de distribución y una función de vínculo logística, donde la variable respuesta fue la presencia/ausencia de rodales nuevos. Como presencias se consideraron los nuevos rodales aparecidos en 2007, 2008 y 2010 según las ortofotos disponibles, mientras que las ausencias fueron los lugares no colonizados en cada uno de esos años donde en años posteriores apareció un nuevo rodal. De este modo, los nuevos rodales aparecidos en 2011 fueron considerados como lugares no colonizados en 2010. Fueron descartados todos aquellos rodales presentes sobre canales de drenaje soterrados (393). Se emplearon seis variables predictoras continuas: COTA, HIDRO, DRP, ARP, DIST.TRAV y DIST.SUR. Salvo COTA e HIDRO, las demás fueron transformadas para mejorar su normalidad y homocedasticidad, y todas fueron z-transformadas para facilitar la interpretación de los coeficientes. Mediante pruebas de diagnóstico se detectaron 4 puntos atípicos que fueron excluidos, así el modelo se realizó con 17270 casos (13014 ceros y 4256 unos). Se utilizó un *spline* de suavizado como técnica de estimación. La significancia del modelo se estableció con la prueba de razón de verosimilitud. Para evaluar la calidad del modelo se usó el área bajo la curva (AUC), estadístico calculado a partir de la curva de la Característica Operativa del Receptor (ROC), este es un método imparcial para la evaluación del ajuste a los datos de presencia-ausencia (Fielding & Bell 1997). Este análisis fue ejecutado en R versión 3.0.0 (R Core Team 2013) usando la función 'gam' del paquete 'mgcv' (Wood 2006). Las diferencias significativas entre años en los factores ambientales asociados a los rodales se examinaron con el test de Friedman.

Para poder utilizar el hidroperíodo como variable predictora en el modelo anterior, previamente tuvo que ser modelizado. Se aplicó una regresión múltiple para analizar la influencia combinada de factores climáticos y geográficos sobre el hidroperíodo. Se utilizaron 21 puntos de la malla permanente de muestreo ubicados a menos de 118.11 metros del centro del caño (franja en la que se encontró el 95% de los rodales con la fotointerpretación). Como se emplearon los puntos de los 6 años

disponibles tras el perfilado, el modelo se pudo elaborar con 126 puntos en total. Tras examinar la correlación entre las variables a usar y descartar aquellas con un coeficiente de Spearman $r > 0.6$, finalmente pudieron emplearse 6 variables predictoras para el modelo: las 4 precipitaciones acumuladas estacionales (PO, PI, PP y PV), COTA (log transformada) y DIST.TRAV. Todas ellas fueron z-transformadas antes de ejecutar el modelo. La variable respuesta fue HIDRO. Tras la detección y eliminación de un punto atípico, se llevaron a cabo las pruebas de diagnóstico de validez y estabilidad del modelo (dffits, dfbetas, distancia de Cook, leverage y Factores de Inflación de la Varianza; distribución de los residuos frente a los valores estimados) y ninguno de éstos evidenció la violación de las asunciones de normalidad y homogeneidad de la varianza de los residuos ni tampoco la existencia de casos influyentes u *outliers* (Quinn & Keough 2002). Finalmente, el mejor modelo compuesto por los predictores COTA, PO, PI, PP y PV resultó ser muy significativo ($F_{5,119}=177$, $p < 0.0001$), indicando que en general los predictores influenciaron claramente la variable respuesta HIDRO, siendo muy alta la proporción explicada de su varianza (R^2 ajustado=0.88). Este modelo, así como las pruebas de diagnóstico, fueron ejecutados usando funciones disponibles en R versión 3.0.0 (R Core Team 2013).

Para comprobar la existencia de diferencias significativas tanto en la superficie total de los depósitos encontrados en cada transecto (AD) como en la densidad de semillas encontradas de *Scirpus maritimus* en los depósitos, se empleó el test de Kruskal-Wallis entre las tres zonas muestreadas y el test de Mann-Whitney entre las dos distancias muestreadas al centro del caño. Además, se estudió la correlación (coeficiente de Spearman) y la regresión lineal entre AD y las variables ambientales calculadas (COTA, DIST.TRAV, DIST.SUR y PENDIENTE) para los 194 transectos muestreados.

Para comprobar la existencia de diferencias significativas entre la vegetación de Travieso y de las zonas de referencia se realizaron comparaciones interanuales mediante un Análisis de Similaridad (ANOSIM). Posteriormente se omitieron de los análisis las especies perennes, evaluando así el peso de las especies anuales. Los valores se agruparon y ordenaron mediante un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) y un Análisis del Porcentaje de Similitud (SIMPER) permitió identificar las especies que más contribuyeron a las diferencias encontradas. En todos los análisis se utilizó la cobertura relativa media por punto de las especies log transformada.

En todos los casos se fijó un nivel de significación de 0.05. Para los análisis estadísticos se usaron los programas informáticos IBM SPSS 21.0 (IBM Corp. 2012), Canoco v.4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002), PAST 2.14 (Hammer *et al.* 2001) y R versión 3.0.0 (R Core Team 2013).

4.3 Resultados

- *Caracterización ambiental*
 - *Precipitación, cota e hidroperíodos*

Durante el período de estudio, las precipitaciones fluctuaron estacional e interanualmente, como es característico del clima Mediterráneo. Sin embargo, el ciclo hidrológico 2004-05 (primero tras las labores de restauración) fue el más seco en los últimos 30 años con 170 mm (Figura 4.5). Los ciclos más húmedos fueron el 2003-04 (775 mm), 2006-07 (717 mm) y 2009-10 (784 mm), claramente por encima de la media de los últimos 30 años (552 mm). Los ciclos 2005-06 (468 mm) y 2008-09 (476 mm), fueron relativamente secos, mientras que en 2007-08 (556 mm) las precipitaciones acumuladas coincidieron prácticamente con la media. En general, la lluvia estuvo casi ausente en verano (un promedio del 3% de la precipitación anual) mientras que la mayor concentración se produjo entre otoño e invierno (promedio del 79%).

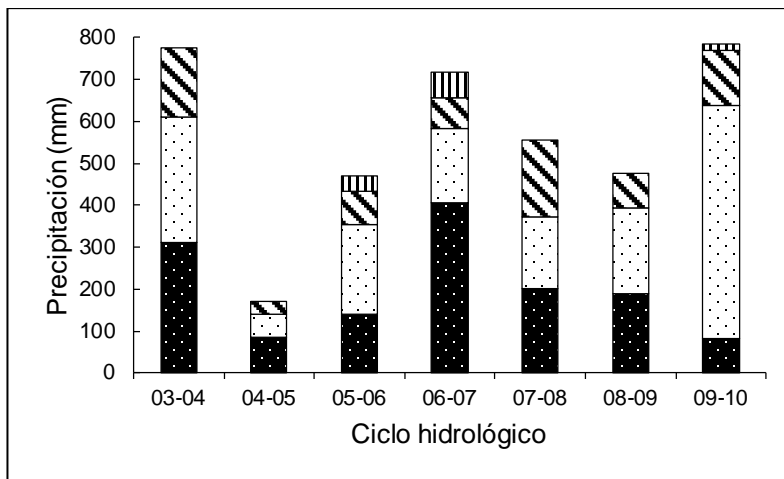


Figura 4.5. Precipitación estacional acumulada para cada ciclo hidrológico durante el período de estudio. Datos medidos en la Estación Meteorológica del Palacio de Doñana. La trama indica la estación: (■) otoño, (□) invierno, (▨) primavera y (▧) verano.

En los 57 puntos de muestreo de la malla permanente, las cotas topográficas previas al perfilado (según LIDAR de 2002) y los niveles topográficos medidos después de la actuación (Figura 4.6a) mostraron diferencias significativas ($t=5.033$; $p<0.0001$), con un descenso medio de 7.1 ± 1.4 cm entre ambos períodos. Este valor no difirió del encontrado en los perfiles realizados sobre 1594 puntos para caracterizar la topografía del

caño (6.9 ± 0.2 cm). Los valores de cota actual de los puntos permanentes también mostraron diferencias significativas entre tramos ($H=22.87$; $p=0.039$; Figura 4.6b). Los tramos más bajos (3, 4, 13 y 14) fueron diferentes a los más altos (9 y 11) y concretamente, el tramo 5 fue significativamente más alto que el tramo 3. Sólo los tramos 2 y 7 no mostraron diferencias con ninguno. La caracterización topográfica del caño (Figura 4.7) muestra como estas diferencias no son graduales y al contrario de lo que se podría esperar tras haberse ejecutado la obra de perfilado del cauce, éste no presenta una pendiente progresiva ascendente desde el sur. Esto es más evidente en el perfil longitudinal donde se aprecian mayores oscilaciones topográficas (Figura 4.7). De igual modo, los canales de drenaje que separaban las antiguas parcelas agrícolas (las intersecciones de los tramos), a pesar de haber sido soterrados en 2004, siguen siendo por lo general zonas más deprimidas por la posterior compactación del suelo con el tiempo. Es en ellos donde se observan, en el perfil longitudinal, las mayores variaciones de nivel.

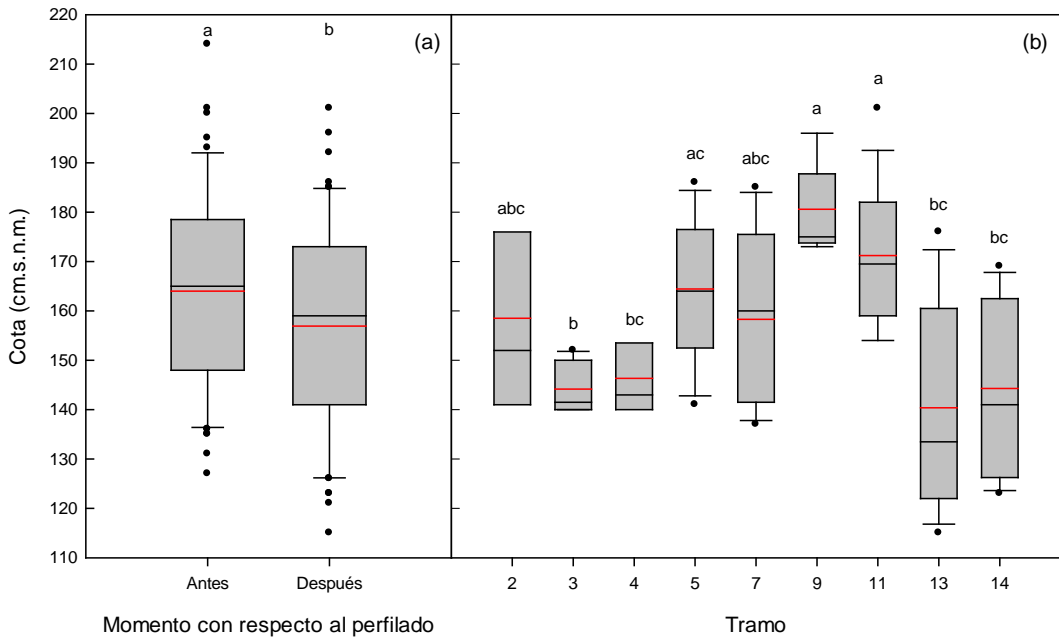


Figura 4.6. Diagramas de caja de las cotas topográficas para los 57 puntos de muestreo localizados sobre el Caño Travieso. (a) Distribución de cotas antes (según LIDAR de 2002) y después del perfilado; (b) distribución de cotas para los 9 tramos con puntos permanentes de muestreo tras el perfilado. Los 9 tramos donde hay puntos permanentes para el muestreo de la vegetación y de sus factores ambientales asociados son: 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 y 14. La línea negra que atraviesa cada caja representa la mediana y la roja representa la media. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

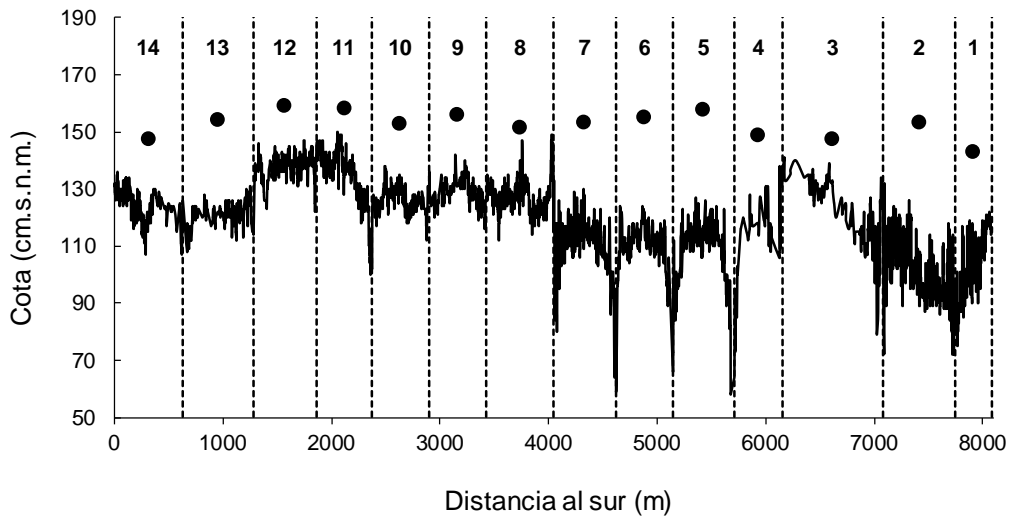


Figura 4.7. Caracterización topográfica de los tramos en los que se dividió el Caño Travieso. La línea continua muestra el perfil de la zona central del cauce del caño y los puntos representan la elevación media de cada tramo. Los 9 tramos donde hay puntos permanentes para el muestreo de la vegetación y de sus factores ambientales asociados son: 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 y 14.

El hidropérido de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO), considerando la totalidad de puntos de muestreo sobre el caño, fue siempre diferente ($\chi^2=222.57$; $p<0.001$; Figura 4.8). Su valor medio para cada ciclo desde 2003-04 a 2009-10 fue de 56 ± 5 , 0 ± 0 , 37 ± 5 , 107 ± 12 , 16 ± 5 , 26 ± 5 y 124 ± 7 días respectivamente y, en global, para todo el período transcurrido tras las actuaciones de restauración, de 52 ± 3 días/ciclo.

Analizando individualmente cada ciclo hidrológico, en cinco ocasiones se encontraron diferencias significativas espaciales, entre tramos, para sus hidropéridos. Así, hubo diferencias entre tramos para sus hidropéridos completos (HIDRO) en los ciclos 2003-04 y 2006-07, para los de primavera (HP) en 2005-06 y 2006-07 y también para los de invierno (HI) en este último ciclo. Por su parte, una comparación interanual, temporal, de los hidropéridos estacionales de todo el caño mostró que los de otoño (HO) de 2003-04 y 2006-07 fueron significativamente superiores al resto. Tanto para las variaciones espaciales como temporales de los hidropéridos, las oscilaciones topográficas entre tramos y la variabilidad estacional e interanual de las precipitaciones parecen ser el motivo de tales diferencias. De este modo, ciclos especialmente húmedos (más de 700 mm), como 2003-04 y 2006-07, y con elevadas precipitaciones otoñales (300-400 mm), podrían explicar 4 de las 5 diferencias de hidropéridos entre tramos en

un mismo ciclo hidrológico (HIDRO de 2003-04, e HIDRO, HI, y HP y de 2006-07). Un temprano y rápido aporte de lluvias comienza inundando los tramos más deprimidos pero no los más elevados. Así, los tramos más deprimidos (3, 4 y 14) presentan mayores hidroperíodos al final de cada estación o ciclo que los tramos más elevados (9 y 11), y puntualmente mayores que en tramos intermedios (2, 5 y 7). No ocurrió lo mismo en el ciclo 2009-10, muy húmedo también aunque muy diferente a los anteriores en cuanto a la distribución estacional de las precipitaciones, donde tras un otoño bastante seco (81 mm), las precipitaciones excepcionalmente intensas de invierno (más de 550 mm acumulados) inundaron todo el terreno muy rápidamente. En el resto de ciclos estudiados, con precipitaciones inferiores o similares a la media de los últimos 30 años, no se registraron inundaciones diferenciadas entre tramos a lo largo del caño.

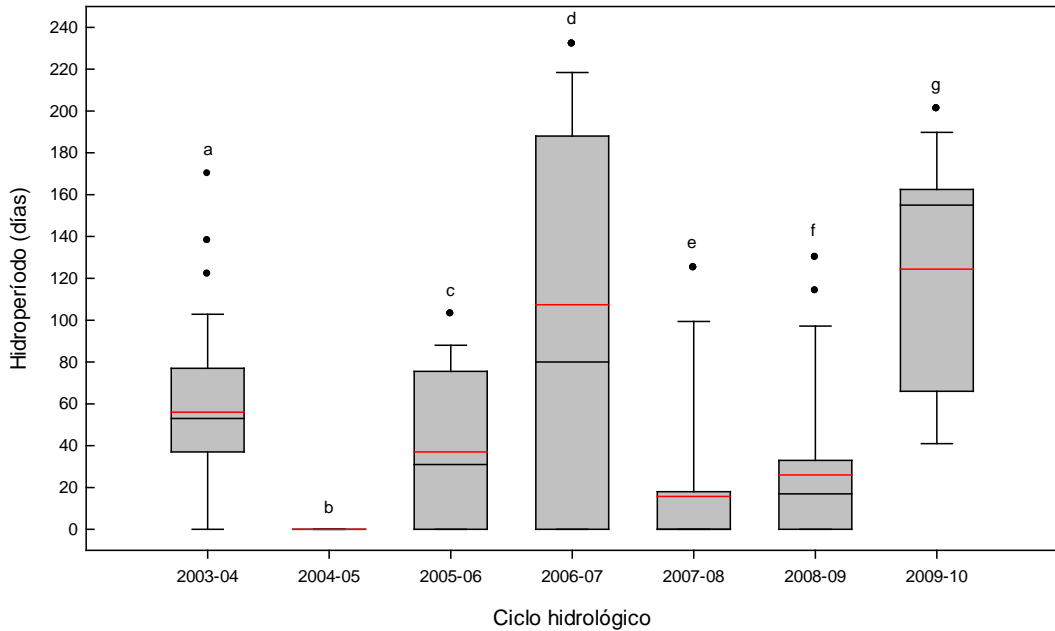


Figura 4.8. Diagrama de caja con la distribución del hidroperíodo de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO) para los 57 puntos de muestreo localizados sobre el Caño Travieso. La línea negra que atraviesa cada caja representa la mediana y la roja representa la media. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Precipitación, cotas e hidroperíodos podrían condicionar así tanto la dispersión de propágulos desde las comunidades naturales al sur de la finca como el establecimiento de poblaciones vegetales de las especies susceptibles de colonizar el caño, particularmente las de dispersión hidrócora. Por una parte parecen existir barreras a la dispersión

generadas por las diferencias de cotas tras el irregular perfilado y la inconclusa anulación de los sistemas de drenaje. Por otra, las inundaciones diferenciadas entre tramos, vinculadas a tanto a la variabilidad estacional e interanual de las precipitaciones como a las diferencias topográficas del terreno podrían determinar los lugares de acceso de estos propágulos y por lo tanto de establecimiento de las primeras poblaciones de especies características de este tipo de marismas.

– *Conductividad eléctrica y pH del suelo*

El análisis de la conductividad no reveló diferencias significativas entre los 6 años en profundidad (ANOVA con medidas repetidas: $F=2.29$; $p=0.076$) pero sí en superficie (ANOVA con medidas repetidas: $F=5.39$; $p=0.002$). En el primer caso, la conductividad media para todo el período fue de 5.7 ± 0.5 mS/cm, y en el segundo caso, la media de cada año de 2004 a 2010 (sin contar 2005 ya que no se tomaron muestras de suelo), fue de 6.3 ± 1.8 , 8.5 ± 2.4 , 3.9 ± 1.3 , 11.1 ± 1.2 , 12.9 ± 3.1 y 8.3 ± 3.4 mS/cm. En cuanto al pH, se encontraron diferencias significativas en superficie y profundidad (ANOVA con medidas repetidas: $F=4.73$; $p=0.004$ y $F=6.11$; $p<0.001$, respectivamente). En el primer caso, el pH medio para cada año de 2004 a 2010 (sin contar 2005) fue de 7.96 ± 0.06 , 7.96 ± 0.06 , 7.76 ± 0.11 , 7.62 ± 0.09 , 7.46 ± 0.08 y 7.78 ± 0.09 , y en el segundo caso, fue de 8.23 ± 0.09 , 8.44 ± 0.08 , 7.92 ± 0.06 , 8.08 ± 0.05 , 8.26 ± 0.05 y 8.34 ± 0.09 . Con todo ello, a pesar de haberse detectado diferencias en el tiempo (salvo en la conductividad en profundidad) en las variables físico-químicas del suelo estudiadas desde 2004, no ha habido tendencias claras y la actuación del perfilado parece no haber incidido sustancialmente en ellas.

• *Análisis de la comunidad vegetal y de los factores ambientales asociados*

Durante el período de estudio se contabilizaron 78 especies diferentes en todo el caño. 2004 fue el año de menor riqueza (28 especies; Tabla 4.2) debido principalmente al uso agrícola de la finca, que durante décadas afectó al cauce drenado del Travieso. Ese verano se produjo la última cosecha y el comienzo de las labores de restauración. En 2005, una vez perfilado el cauce y eliminados muros y canales de drenaje, el valor no fue muy diferente (31 especies) aun con un mayor número de puntos de muestreo (57 frente a 17). El resto de años, la riqueza se incrementó hasta las 60 especies en 2009, produciéndose una importante caída a 39 especies en 2010. Se inventariaron taxones característicos de marismas, de suelos salinos, de pastizales o herbazales, de pastizales

salobres y de pastizales húmedos, de zonas temporalmente encharcadas como los bordes de arroyos y ríos y también especies ruderales o arvenses derivadas de los cultivos.

Las 27 especies que más contribuyeron a las diferencias interanuales en la composición de la comunidad vegetal (SIMPER; Tabla 4.2) aparecen agrupadas en relación a los factores ambientales mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (Figura 4.9; Tabla 4.1), en el que los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 27.5% de la varianza. El eje 1 estuvo fuertemente correlacionado ($p < 0.001$), positivamente con los hidroperíodos de invierno (0.7063), de primavera (0.6985) y con la proporción de suelo desnudo (0.7785), y negativamente con la cota topográfica (-0.7231). El eje 2 estuvo correlacionado positivamente ($p < 0.001$) con el tiempo desde la restauración (0.5188). La validez estadística del análisis fue probada tanto para el primer eje de ordenación como para todos los ejes canónicos por el test de Monte Carlo ($F=4.83$ y 1.98 respectivamente, $p < 0.01$).

El grupo 1 (Figura 4.9) reúne a especies distribuidas por las zonas más elevadas topográficamente, sometidas a períodos de inundación más cortos que permiten mayores cubiertas vegetales y una menor proporción de suelos desnudos. Son especies características de pastizales, a veces degradados, como *Centaureum erythraea*, *Medicago sp.* (mayoritariamente *Medicago polymorpha*), *Plantago coronopus* y *Scorzonera laciniata* y especies ruderales/arvenses como *Melilotus sp.*, *Sonchus oleraceus* y *Anagallis arvensis*. Está también presente *Avena sp.*, que cultivada en todo Caracoles durante la última década antes de ser expropiada la finca (probablemente *A. sativa* o *A. sterilis*), podría haber coexistido en años posteriores con *A. barbata*, frecuente en pastizales de todo el entorno. Este grupo también incluye a *Beta macrocarpa* y *Parapholis pycnantha*, indicativas de suelos más húmedos, y cuya presencia puede estar relacionada con aspectos microtopográficos del terreno tras la eliminación de los sistemas de drenaje.

En el grupo 2 (Figura 4.9) aparecen especies con amplia distribución topográfica entre las que se encuentran algunas de las gramíneas asociadas al uso agrícola y al abandono posterior de los cultivos, como los géneros *Hordeum sp.*, *Lolium sp.* y *Phalaris sp.* Este grupo, como el anterior, reúne algunas especies características de suelos más húmedos como *Polypogon maritimus*, *Juncus bufonius* y *Spergularia sp.* Quizás por eso incluye también una especie exótica invasora procedente del continente americano, *Aster squamatus*, característica mala hierba de los cultivos de regadío, y también muy invasora de medios ruderalizados y humedales en general salobres.

En el grupo 3 (Figura 4.9) se encuentran la mayoría de las especies características de marismas, de pastizales húmedos y hábitats temporalmente encharcados, reflejando probablemente las principales variaciones ambientales ocurridas en el caño durante estos años tras las actuaciones de restauración. *Scirpus maritimus*, *Crypsis aculeata*, *Lythrum sp.*, *Salsola soda*, *Damasonium alisma* y *Suaeda splendens*, aparecen asociadas a una mayor proporción de suelos desnudos que permanecen encharcados durante más tiempo tanto en invierno como en primavera. Este grupo también incluye a especies ruderales/arvenses como *Coronopus squamatus* y *Chenopodium opulifolium*.

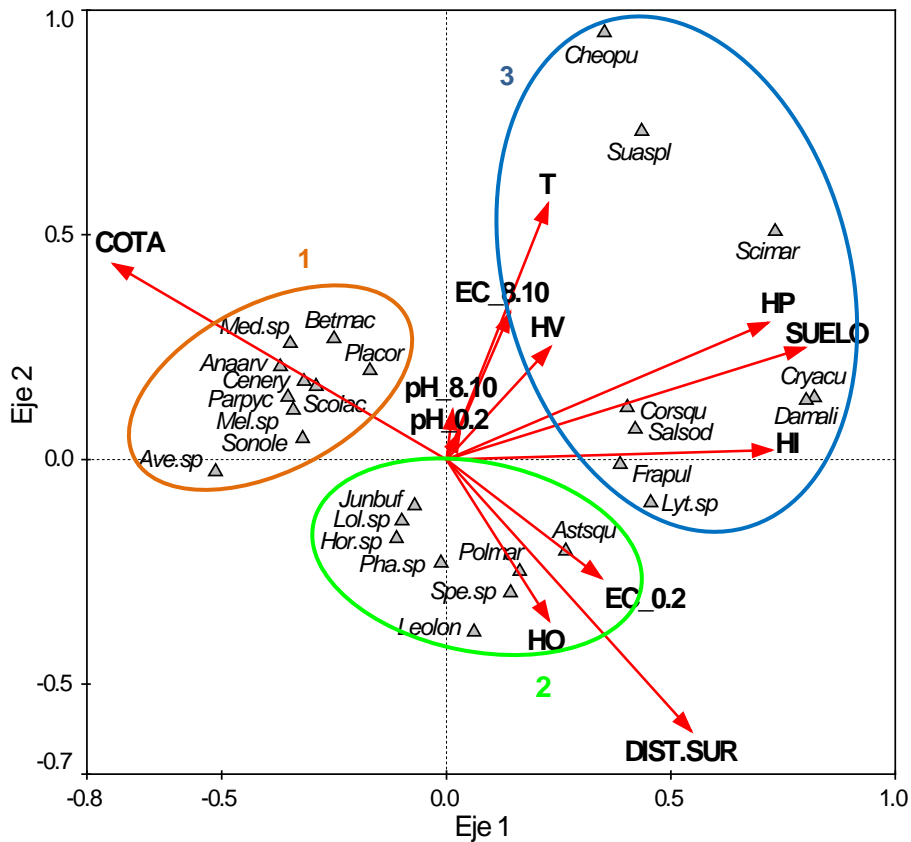


Figura 4.9. Biplot CCA de especies y variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenación para los 36 puntos en los que se tomaron muestras de suelo. Se representan: con flechas rojas, las 12 variables ambientales empleadas en el análisis; con triángulos, los centroides de las 27 especies (abreviaturas en cursiva; su nombre completo aparece registrado en el Listado de abreviaturas); y con circunferencias de colores aparecen las 3 agrupaciones de especies que se mencionan en el texto.

Tabla 4.1. Resultados del CCA para los puntos con muestras de suelo (n=36). Para cada eje se indican los autovalores, porcentajes de varianza de las especies y de las relaciones especie-factores ambientales, correlaciones ponderadas entre especies y los ejes ambientales (Correlaciones E/F), y correlaciones ponderadas entre factores ambientales y los ejes canónicos de las especies. Las correlaciones significativas están señaladas con * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Eje 1	Eje 2
Autovalor	0.575	0.305
Correlaciones E/F	0.978	0.915
% de la variación de las especies	18.0	9.5
% de la variación de la relación E-F	34.6	18.4
<i>Correlación con factores ambientales</i>		
T	0.2206*	0.5188***
COTA	-0.7231***	0.3971
DIST.SUR	0.5318*	-0.5525
HO	0.2227	-0.3268
HI	0.7063***	0.0191
HP	0.6985***	0.2779*
HV	0.2252	0.2277
EC_0.2	0.3356	-0.2405
EC_8.10	0.1383	0.2978
pH_0.2	0.0283	0.0529
pH_8.10	0.0131	0.0989
SUELO	0.7785***	0.2273*

Los resultados del Análisis de Similitud (ANOSIM) indicaron variaciones interanuales en la composición de la comunidad vegetal ($p=0.0001$) y las comparaciones par a par entre años resultaron casi todas diferentes de manera significativa (a excepción de 2004 frente a 2006, 2007 y 2008), como reflejo de la alta variabilidad entre ciclos del clima Mediterráneo.

Las comparaciones de los registros anteriores a las actuaciones de restauración con los de años posteriores desvelaron diferencias sólo entre 2004 y los años 2005, 2009 y 2010 ($p < 0.05$), evidenciando probablemente tanto el impacto directo de las actuaciones sobre la comunidad vegetal (2004 frente a 2005) como su incidencia tras varios años por las modificaciones ambientales inducidas (2004 frente a 2009 y 2010). En 2004, antes de realizarse el perfilado, las cuatro especies más abundantes fueron *Hordeum sp.*, *Lolium sp.*, *Phalaris sp.* y *Avena sp.* (Tabla 4.2), gramíneas características de pastizales o ruderales/arvenses y cultivadas algunas de ellas por toda la finca. Las tres primeras, ampliamente distribuidas por el principal gradiente ambiental (Figura 4.9) presentaron también las mayores frecuencias relativas. *Hordeum sp.* y *Lolium sp.*, la primera y tercera más contribuyentes según SIMPER, aparecieron ese año en más del 80% de los puntos de

muestreo siendo su cobertura conjunta superior al 50%. Otras especies cultivadas extensamente por toda la finca durante muchos años, como algunas variedades de trigo duro y trigo blando, no aparecieron en los muestreos. La disimilitud con 2005, el primer año tras las obras de restauración, es de suponer por el importante impacto que supuso la retirada de suelo por el perfilado sobre el conjunto de las poblaciones vegetales y su banco de semillas. Así, en ese año, el suelo desnudo dominó la superficie muestreada (54.4%), lo que coincidiendo además con el año más seco, motivó una muy baja cobertura de casi todas las especies. Sólo *Hordeum sp.* mantuvo una frecuencia elevada en los puntos de muestreo (84%) aunque su cobertura relativa media se redujo a la mitad (18.5%). Los siguientes cuatro años, de 2006 a 2009, *Hordeum sp.* y *Lolium sp.* siguieron dominando los muestreos con una cobertura entre 17.9 y 27.2 para la primera y 14.5 y 21.6 para la segunda, detectándose una ligera disminución en 2009. La cobertura relativa media de *Phalaris sp.* durante ese tiempo se mantuvo por debajo del 5% y de *Avena sp.* por debajo del 0.5%. Todas ellas pasaron a estar prácticamente ausentes en 2010.

En ese último año, las especies características de hábitats de marismas, de pastizales húmedos, de hábitats temporalmente encharcados y de bordes de arroyos o ríos, pasaron a ser las dominantes, destacando *Salsola soda*, *Lythrum sp.*, *Damasonium alisma*, *Crypsis aculeata*, *Scirpus maritimus* y *Suaeda splendens* por ser las más abundantes (Tabla 4.2). El incremento de este tipo de especies, asociadas a zonas deprimidas con hidroperíodos largos (Figura 4.9), refleja los cambios ambientales inducidos por las obras de restauración tras un ciclo de intensas precipitaciones. Aunque únicamente en 2009 y 2010 existen diferencias significativas en la composición de la comunidad vegetal con respecto a 2004, este tipo de especies incrementó su presencia y abundancia de manera gradual. Así, mientras en 2004 sólo estaban presentes *Salsola soda*, *Lythrum sp.* y *Suaeda splendens* con un 3.6% de la cobertura, *Damasonium alisma* y *Crypsis aculeata* aparecieron por primera vez en 2006 en los puntos de muestreo y *Scirpus maritimus* en 2008. En 2010, todas ellas alcanzaron sus valores más elevados de cobertura media y frecuencia relativa, suponiendo el 45.2% de la cobertura total para ese año. Concretamente *Salsola soda*, la segunda especie más contribuyente según SIMPER, pasó del 3.3% de cobertura relativa media en 2004 al 24.1% en 2010, registrándose en el 98% de los puntos de muestreo.

Tabla 4.2. Listado de las 27 especies más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. La segunda columna indica el hábitat preferente de cada especie según Valdés *et al.* 2007: B, bordes de arroyos y ríos; C, cultivo; HS, suelos húmedos salobres; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. La tercera columna indica el % de contribución acumulado con cada especie. En las siguientes columnas, para cada año y especie se indica la frecuencia relativa (%) y la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la última fila se indica la riqueza específica de cada año.

Especie	Hábitat	C.Acum.		2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010		
		SIMPER	SIMPER	n=17	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57	n=57		
<i>Hor.sp</i>	C, PS, RA	10	94	40.4 ± 6.4	84	18.5 ± 2.7	77	17.9 ± 3.2	51	19.3 ± 3.2	51	19.3 ± 3.2	75	27.2 ± 3.9	74	24.2 ± 4.1	7	0.0 ± 0.0
<i>Salsod</i>	HS	20	59	3.3 ± 1.7	49	3.1 ± 1.0	54	7.9 ± 1.8	72	14.2 ± 2.6	86	11.0 ± 1.6	86	11.0 ± 1.6	95	11.5 ± 1.7	98	24.1 ± 2.8
<i>Lol.sp</i>	RA	27	88	10.0 ± 2.5	32	1.4 ± 0.7	72	14.5 ± 2.5	53	15.7 ± 3.4	77	21.6 ± 3.6	77	21.6 ± 3.6	75	15.0 ± 2.8	26	0.5 ± 0.2
<i>Bermac</i>	M	33	29	0.7 ± 0.5	49	9.2 ± 2.1	56	7.3 ± 1.4	18	1.0 ± 0.4	61	6.7 ± 1.3	61	6.7 ± 1.3	51	9.5 ± 2.0	32	1.1 ± 0.5
<i>Lyt.sp</i>	PH	38	29	0.3 ± 0.1	46	4.7 ± 1.4	46	4.7 ± 1.4	44	3.6 ± 1.1	9	0.3 ± 0.2	9	0.3 ± 0.2	25	0.6 ± 0.2	68	10.1 ± 2.9
<i>Polmar</i>	PH	42	59	5.1 ± 2.0	7	0.3 ± 0.3	47	2.4 ± 0.6	49	5.4 ± 1.5	47	4.9 ± 1.4	47	4.9 ± 1.4	74	7.6 ± 1.6	18	0.4 ± 0.2
<i>Mel.sp</i>	RA	47	35	3.9 ± 2.4	9	0.1 ± 0.0	51	8.6 ± 1.9	26	2.9 ± 1.1	51	5.7 ± 1.5	51	5.7 ± 1.5	53	13.1 ± 2.8	39	1.7 ± 0.6
<i>Placor</i>	P	51	47	1.6 ± 0.7	18	0.2 ± 0.2	33	0.7 ± 0.3	37	4.0 ± 1.2	51	6.1 ± 1.9	54	10.1 ± 2.2	54	10.1 ± 2.2	14	0.2 ± 0.1
<i>Scolac</i>	P	54	21	0.4 ± 0.2	49	1.6 ± 0.4	49	1.6 ± 0.4	39	3.2 ± 0.9	40	9.2 ± 2.4	60	11.8 ± 2.6	60	11.8 ± 2.6	14	0.2 ± 0.1
<i>Med.sp</i>	P	58	18	0.5 ± 0.4	16	1.1 ± 0.7	37	15.1 ± 3.4	16	6.1 ± 2.4	19	3.2 ± 1.4	37	8.1 ± 2.3	37	8.1 ± 2.3	14	0.2 ± 0.1
<i>Pha.sp</i>	P, RA	62	65	7.5 ± 2.9	32	0.5 ± 0.3	40	3.2 ± 1.3	39	4.5 ± 1.7	51	4.2 ± 1.3	46	5.0 ± 1.8	46	5.0 ± 1.8	7	0.0 ± 0.0
<i>Spe.sp</i>	S	65	71	2.3 ± 0.8	51	1.5 ± 0.5	30	1.1 ± 0.4	53	4.5 ± 1.0	51	4.5 ± 1.0	51	4.5 ± 1.0	51	4.5 ± 1.0	28	0.2 ± 0.1
<i>Junbuf</i>	TE	68	82	4.1 ± 1.2	30	1.8 ± 0.7	47	10.8 ± 2.4	23	0.7 ± 0.2	39	1.8 ± 0.6	39	1.8 ± 0.6	23	0.4 ± 0.1	33	1.9 ± 0.7
<i>Suespl</i>	M	71	12	0.0 ± 0.0	11	0.4 ± 0.4	32	1.4 ± 0.6	16	0.4 ± 0.3	21	2.4 ± 0.9	21	2.4 ± 0.9	23	0.4 ± 0.1	42	3.6 ± 1.3
<i>Damali</i>	TE	73	4	0.0 ± 0.0	4	0.0 ± 0.0	19	0.7 ± 0.3	4	0.0 ± 0.0	19	0.7 ± 0.3	32	2.1 ± 1.0	47	4.7 ± 1.5		
<i>Leolon</i>	RA	75	18	0.2 ± 0.1	18	0.2 ± 0.1	35	1.3 ± 0.5	32	1.3 ± 0.4	32	1.3 ± 0.4	35	1.4 ± 0.5	39	3.8 ± 1.2		
<i>Parpyc</i>	PH	77	24	0.3 ± 0.2	18	0.5 ± 0.3	18	0.5 ± 0.3	35	2.0 ± 0.6	4	0.3 ± 0.3	11	0.7 ± 0.5	12	1.3 ± 0.9	44	2.3 ± 0.9
<i>Cryacu</i>	TE	79	5	0.1 ± 0.1	5	0.1 ± 0.1	11	0.1 ± 0.0	4	0.3 ± 0.3	33	1.7 ± 0.7	30	1.7 ± 0.6	42	1.7 ± 0.6		
<i>Cenery</i>	P	80	18	1.0 ± 0.9	11	0.1 ± 0.0	25	0.7 ± 0.3	23	0.9 ± 0.3	23	0.9 ± 0.3	33	0.8 ± 0.2	23	0.8 ± 0.3	14	0.2 ± 0.1
<i>Sonole</i>	RA	82	24	0.9 ± 0.9	26	0.2 ± 0.1	19	0.3 ± 0.2	4	0.2 ± 0.1	37	4.2 ± 1.6	5	0.1 ± 0.0	5	0.1 ± 0.0	25	0.3 ± 0.1
<i>Frapul</i>	M	83	24	0.2 ± 0.1	4	0.0 ± 0.0	19	0.3 ± 0.2	4	0.2 ± 0.1	4	0.1 ± 0.0	4	0.1 ± 0.0	4	0.1 ± 0.0	49	3.3 ± 1.0
<i>Scimar</i>	B	84																
<i>Asisqu</i>	RA	86																
<i>Corisqu</i>	RA	87	29	0.6 ± 0.5	14	0.1 ± 0.0	26	0.3 ± 0.2	7	0.1 ± 0.1	7	0.2 ± 0.1	42	1.3 ± 0.4	30	0.8 ± 0.3	23	1.7 ± 0.8
<i>Cheopu</i>	RA	88	7	0.1 ± 0.0	7	0.1 ± 0.0	7	0.1 ± 0.1	9	0.3 ± 0.2	16	1.3 ± 0.5	16	1.3 ± 0.5	12	0.5 ± 0.3	21	0.3 ± 0.1
<i>Anaarv</i>	RA	89																
<i>Ave.sp</i>	C, P, RA	90	29	8.9 ± 4.9	12	0.5 ± 0.5	11	0.4 ± 0.4	9	0.2 ± 0.1	9	0.3 ± 0.1	9	0.3 ± 0.1	7	0.1 ± 0.1		
	Riqueza específica		28		31		53		51		55		60		60		39	

- *Colonización por helófitos. Caracterización de la población de Scirpus maritimus*

Mediante ortofotografía digital de alta resolución en el año 2007 se detectaron los primeros rodales de *Scirpus maritimus* en el cauce perfilado del Caño Travieso (Figura 4.10). Desde entonces, bien en campo o con ortofotografía digital de alta resolución, se comprobó la colonización y estabilización de ésta y otras cuatro especies de helófitos: *Typha dominguensis*, *Scirpus litoralis*, *Juncus subulatus* y *Eleocharis palustris*. Sólo las dos primeras se registraron en los puntos de la malla permanente de muestreo, *Scirpus maritimus* desde 2008 y *Typha dominguensis* de manera puntual en 2010; las otras tres se detectaron en recorridos de campo en 2010. *Typha dominguensis*, *Scirpus litoralis*, *Juncus subulatus* y *Eleocharis palustris* no han sido consideradas en este apartado debido a su baja densidad de ocupación (menos del 5% de cobertura de todo el caño en otoño de 2011, datos de campo no publicados) y al pequeño tamaño de sus rodales, que impide su correcta fotointerpretación.



Figura 4.10. Distribución espacial de los rodales de *Scirpus maritimus* detectados en las ortofotos de 2007, 2008, 2010 y 2011.

En 2007 (Tabla 4.3) aparecen los primeros individuos (85 rodales) de *Scirpus maritimus*, tras las intensas y duraderas inundaciones del ciclo 2006-07 (7 meses de inundación media registrada para los rodales establecidos). Estas condiciones permitieron la llegada de propágulos desde el sur por hidrocoria al sobrepasarse el umbral de inundación necesario para anular la barrera topográfica que suponían los tramos más elevados ubicados al sur de la finca. Aunque los primeros individuos estuvieron en gran parte concentrados (el 67% de ellos en el tramo 8), aparecieron en diversos puntos a lo largo de todo el caño (en 9 de los 14 tramos). Éstos se caracterizaron por su reducido

tamaño (6 m² de media) y por su proximidad a la zona de máxima inundación en el centro del caño (21 m de media).

En 2008 (Tabla 4.3), a pesar de haber registrado un hidroperíodo muy inferior (algo más de un mes de inundación media para los rodales) se pudieron colonizar zonas más elevadas que en 2007 ($\chi^2=17.532$, $gl=1$, $p<0.0001$) gracias a la considerable reducción de DRP o la distancia a los rodales ya establecidos desde el año anterior ($\chi^2=202.107$, $gl=1$, $p<0.0001$), con independencia de DIST.SUR ($\chi^2=2.941$, $gl=1$, $p>0.05$) y ARP ($\chi^2=1.372$, $gl=1$, $p>0.05$). Este año aumentan considerablemente en número (346 nuevos) y superficie total ocupada (casi 10 veces mayor que un año antes).

En 2010 (Tabla 4.3), se produjo un incremento exponencial de la colonización con la aparición de más de 3800 nuevos rodales en zonas aún más elevadas que en los años anteriores ($\chi^2=134.447$, $gl=1$, $p<0.0001$); además la superficie total ocupada se incrementó 19 veces con respecto a la de 2008 mientras que la superficie media de los rodales casi se duplicó (19 m²). Este fenómeno estuvo motivado tanto por las favorables condiciones ambientales durante ese año (casi 6 meses de inundación media registrada en los rodales) sumado a una mayor disponibilidad de semillas del año anterior. Esta mayor disponibilidad de semillas era de esperar debido a la mayor proximidad a los rodales ya establecidos desde el año anterior ($\chi^2=21.629$, $gl=1$, $p<0.0001$) y a la disminución relativa del tamaño de los mismos ($\chi^2=29.397$, $gl=1$, $p<0.0001$), de manera que los rodales de mayor tamaño dejaron de ser los únicos en torno a los cuales aparecían individuos nuevos aunque, a pesar de ello, seguían siendo relativamente grandes (47 m²) con respecto al tamaño medio de todos los rodales en 2008 (10 m²).

Finalmente en 2011 (Tabla 4.3), tras un hidroperíodo moderado (inundaciones medias de los rodales de algo más de dos meses), aunque ya no se colonizan lugares más elevados con respecto a 2010 ($\chi^2=0.51$, $gl=1$, $p>0.05$), los 1671 nuevos rodales se encuentran algo más alejados del límite sur de la finca ($\chi^2=8.131$, $gl=1$, $p<0.05$) y 5 veces más cerca (a menos de 10 m) de rodales ya establecidos ($\chi^2=54.323$, $gl=1$, $p<0.0001$) que presentan superficies significativamente menores (29 m²) ($\chi^2=52.393$, $gl=1$, $p<0.0001$), todo ello fruto de la abundante disponibilidad de semillas en 2010. De este modo, con más de 4500 rodales detectados, la superficie total ocupada prácticamente se duplicó con respecto a 2010. A pesar de ello, la proporción de superficie del caño ocupada por esta especie permaneció aún muy baja (3.47%).

Tabla 4.3. Caracterización de los rodales de *Scirpus maritimus* detectados en las ortofotos de 2007, 2008, 2010 y 2011.

	2007	2008	2010	2011
Nº rodales	85	391	4105	4513
Nº rodales nuevos	85	346	3828	1671
Nº rodales con superficie <0,81m ² (máx.resolución)	0	17	40	52
Nº tramos con rodales	9	14	14	14
Superficie media rodales (m ²)	6	10	19	35
Superficie total ocupada (m ²)	475	4046	77389	155808
Superficie relativa ocupada (%)	0.01	0.09	1.72	3.47
Distancia media al centro del caño (m)	21	24	46	43
<i>Valores medios de las variables ambientales para los rodales nuevos</i>				
Cota (cm)	127	130	134	134
Hidroperíodo (días)	211	37	166	66
Distancia al límite sur de la finca (m)	4135	4760	4557	4911
Distancia al rodal más cercano del año anterior (m)	4156	90	49	9
Área del rodal más cercano del año anterior (m ²)	1	123	47	29

El mejor modelo GAM binomial (AUC=0.934), compuesto por los predictores COTA, HIDRO, DIST.SUR, DRP y ARP fue muy significativo ($\chi^2=9912.8$, $gl=38.72$, $p<0.0001$), permitiendo explicar gran parte de la desviación (51.4%) de la probabilidad de aparición de un nuevo rodal de *Scirpus maritimus* en un punto dado del caño durante los años 2007, 2008 y 2010. En general, se observó una creciente colonización de zonas cada vez más elevadas (Figura 4.11a) repartidas por todo el largo del caño (Figura 4.11b). El hidroperíodo, asociado en los primeros años con la aparición de los rodales, tendió a perder importancia (una vez superado el umbral mencionado), mientras que la fue adquiriendo tanto la distancia como el área de los rodales más cercanos ya establecidos en años anteriores, ambas variables relacionadas con la disponibilidad de semillas. El mayor tamaño de los rodales más cercanos de un año con respecto al tamaño medio de todos los del año anterior, refleja que gran parte de la colonización ocurre en torno a rodales relativamente grandes (Figura 4.11c), aunque esta diferencia se fue minimizando con el paso del tiempo (Tabla 4.3). La expansión de la población de *S. maritimus* durante estos años, reflejada también en la disminución de la distancia al rodal más próximo (DRP), favoreció la probabilidad de aparición de nuevos individuos (Figura 4.11d).

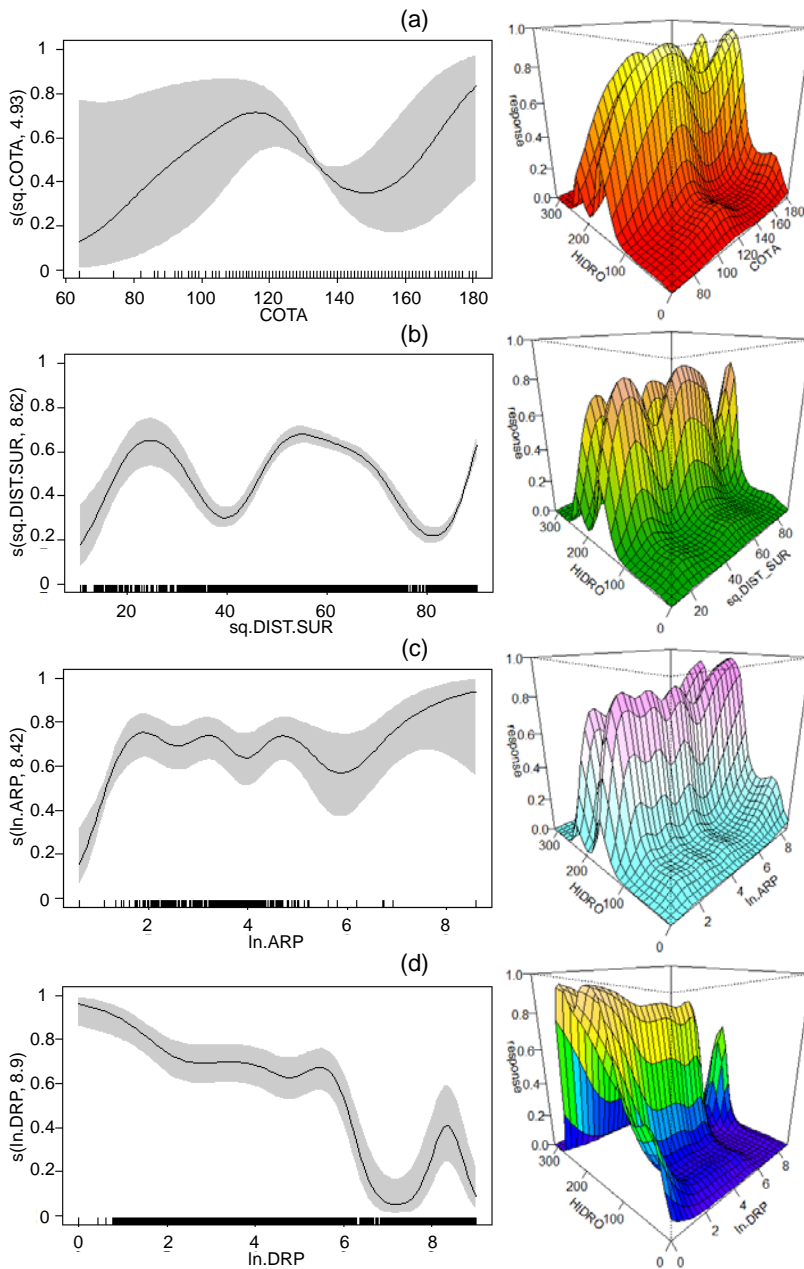


Figura 4.11. Izquierda: respuesta parcial de 4 de las variables ambientales predictoras según el modelo GAM generado. De arriba abajo: (a) COTA, (b) sq.DIST.SUR, (c) ln.DRP y (d) ln.ARP. Se representan las funciones suavizadas con el intervalo de confianza del 95% (superficie sombreada). En el eje Y se representa la estimación del *spline* en cada variable predictor (manteniendo constante las otras variables en el modelo), cuya etiqueta indica el nombre de la variable suavizada y los grados de libertad estimados. Derecha: representación de la variable respuesta del modelo GAM (presencia o ausencia de un individuo nuevo de *S. maritimus*) según la co-variación de las 4 predictoras anteriores con el hidroperíodo (HIDRO).

- *Dispersión de semillas por hidrocoria*

- *Muestreos en la lámina de agua*

En los muestreos de semillas hidrócoras, se identificaron 18 especies (Tabla 4.4), todas ellas presentes también en los muestreos de vegetación. De éstas, 13 fueron especies características de hábitats temporalmente encharcados, representando el 83% del total de las semillas recogidas. *Damasonium alisma*, *Suaeda sp.*, *Salsola soda* y *Rumex dentatus*, registraron las densidades más elevadas por ese orden. *Damasonium alisma* fue con mucha diferencia la especie más abundante (más de un tercio del total) y la única que apareció en las tres zonas muestreadas, alcanzando en el tramo 14 en 2006 la densidad de semillas más alta registrada en los muestreos ($6.91E-05$ semillas/cm³). *Suaeda sp.* fue la que más años apareció (2007, 2009 y 2010), con una densidad máxima también en el tramo 14 pero en 2010 ($1.94E-05$ semillas/cm³). *Salsola soda* sólo se encontró en los tramos 3 y 9 en 2010 ($8.33E-06$ y $4.31E-06$ semillas/cm³) y *Rumex dentatus* únicamente durante los dos primeros años, alcanzando la mayor densidad en el tramo 9 en 2007 ($1.33E-05$ semillas/cm³). *Arthrocnemum macrostachyum*, quenopodiácea arbustiva dominante en la marisma circundante, apareció de manera testimonial en el tramo 14 en 2009; del mismo modo, *Sarcocornia perennis subsp. alpini*, otra quenopodiácea perenne autóctona de interés, apareció en el tramo 9 en 2007. En todas las muestras recogidas, no se detectaron semillas de helófitos, salvo de *Scirpus maritimus* en el tramo 9 en 2010.

- *Muestreos en depósitos de semillas*

Al comparar la superficie total de los depósitos encontrados en cada transecto (AD) entre los 9 tramos muestreados, se detectaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis: $H=96.04$; $p<0.001$). Con el test de Mann-Whitney de comparaciones par a par se comprobó que el AD de los tramos 3, 4 y 9 (0.41 ± 0.04 , 0.45 ± 0.08 y 0.61 ± 0.09 m²/m respectivamente) fue significativamente mayor al de los tramos 5, 10 y 14 (0.28 ± 0.06 , 0.28 ± 0.07 y 0.15 ± 0.05 m²/m respectivamente), y en los que, a su vez, fue superior al de los tramos 11 y 12 (0.02 ± 0.01 y 0.03 ± 0.02 respectivamente). En el tramo 13 no se encontraron depósitos. Por el contrario, no se detectaron diferencias significativas en el AD entre las dos distancias muestreadas al centro del caño, DIST.TRAV1 y DIST.TRAV2 (test de Mann-Whitney; $p=0.68$). De las variables ambientales calculadas para cada transecto muestreado, COTA, PENDIENTE y DIST.TRAV presentaron correlaciones débiles aunque significativas con la superficie total de los depósitos (coeficiente de Spearman= -0.145 , 0.155 y -0.194 respectivamente; $p<0.05$). DIST.SUR fue la única que presentó una correlación elevada con AD (coeficiente de Spearman= 0.6 ; $p<0.001$), indicando que cuanto más al norte, mayor concentración de estos depósitos.

Tabla 4.4. Relación de especies aparecidas en los muestreos en la lámina de agua (A) y en los depósitos de semillas (D) en las tres zonas muestreadas.

	Sur	Intermedia	Norte
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	A		
Asteráceas		D	D
<i>Beta macrocarpa</i>	D	D	D
<i>Centaurium sp.</i>		A	
<i>Coronopus squamatus</i>	D	D	DA
<i>Damasonium alisma</i>	DA	DA	DA
<i>Hordeum sp.</i>			A
<i>Juncus bufonius</i>		A	A
<i>Lolium sp.</i>	A	A	
<i>Lythrum sp.</i>			A
<i>Plantago sp.</i>	D	A	A
<i>Polipogon maritimus</i>			A
<i>Rumex dentatus</i>	DA	DA	D
<i>Salicornia ramossisima</i>	A	A	
<i>Salsola soda</i>	D	DA	DA
<i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>		A	
<i>Scirpus maritimus</i>	D	DA	D
<i>Spergularia sp.</i>			A
<i>Suaeda sp.</i>	DA	DA	D
<i>Torilis nodosa</i>	A		A

El espesor de los depósitos fue de 3.4 ± 0.4 cm, lo que supuso un volumen medio muestreado de $78.51 \text{ cm}^3/\text{muestra}$. En total, se identificaron 7271 semillas pertenecientes a 9 especies de plantas vasculares (Tabla 4.4), de las que tan sólo una mínima parte no pudo ser determinada (0.1%). En la zona intermedia se encontraron las mayores concentraciones ($42.1 \text{ semilla/cm}^2$), tanto en los transectos más alejados como en los más próximos al centro del caño (54.7 y $17.0 \text{ semillas/cm}^2$ respectivamente). En las otras dos zonas (norte y sur), con $14.01 \text{ semillas/cm}^2$ para la primera y 3.5 para la segunda, las muestras más cercanas al centro del caño presentaron mayores densidades (14.3 y $5.0 \text{ semillas/cm}^2$) que las más alejadas ($<1 \text{ semilla/cm}^2$).

Damasonium alisma fue de nuevo la especie más abundante con casi tres cuartos de todas las semillas encontradas (74%) con una densidad máxima de $43.2 \text{ semillas/cm}^2$. Ésta apareció en todos los lugares salvo en los transectos más alejados al centro del caño de la zona sur. *Salsola soda*, la segunda especie en abundancia (14%) fue la única que apareció en todos los lugares (también en todas las muestras) con una densidad media de $2.1 \text{ semillas/cm}^2$. Como en las muestras de agua en 2010, en los depósitos también hubo semillas de *Scirpus maritimus*. Ésta fue la tercera especie más abundante con un 6% de las semillas encontradas y una densidad media de 1 semilla/cm^2 , apareciendo en los mismos lugares que *Damasonium alisma*. En la zona intermedia, con 3.7 y 5.5

semillas/cm² en DIST.TRAV1 y DIST.TRAV2 respectivamente, *S. maritimus* alcanzó las densidades más altas entre las tres zonas muestreadas (Kruskal-Wallis: $H=7.735$; $p<0.05$) aunque no se detectaron diferencias significativas entre ambas distancias al centro del caño (test de Mann-Whitney; $p=0.32$).

- *Comparación entre la vegetación del Traviesto y la de las zonas de referencia*

Teniendo en cuenta todas las especies presentes (84 anuales y 16 perennes), la vegetación perteneciente a las 3 categorías de cota más elevadas (Artmac+hel, Artmac y Suaver) fue distinta todos los años entre la hallada en la zona perfilada y en las zonas de referencia. Únicamente en Scilit, situada en la zona más baja, en 2007 y 2008 no se registraron diferencias ($p_{2007}=0.164$; $p_{2008}=0.057$). Al considerar exclusivamente las 84 especies anuales, excluyendo las perennes del análisis, esas divergencias se mantuvieron, salvo en el caso de Artmac en 2005 ($p=0.175$). Se puede concluir por tanto, que no sólo existen diferencias entre las comunidades de especies perennes entre ambas zonas sino que también entre las anuales. Esto también queda reflejado en el análisis de ordenación multivariante (Figura 4.12), aunque al valorar sólo las especies anuales, la proximidad entre los grupos establecidos por el análisis se redujera (Figura 4.12b).

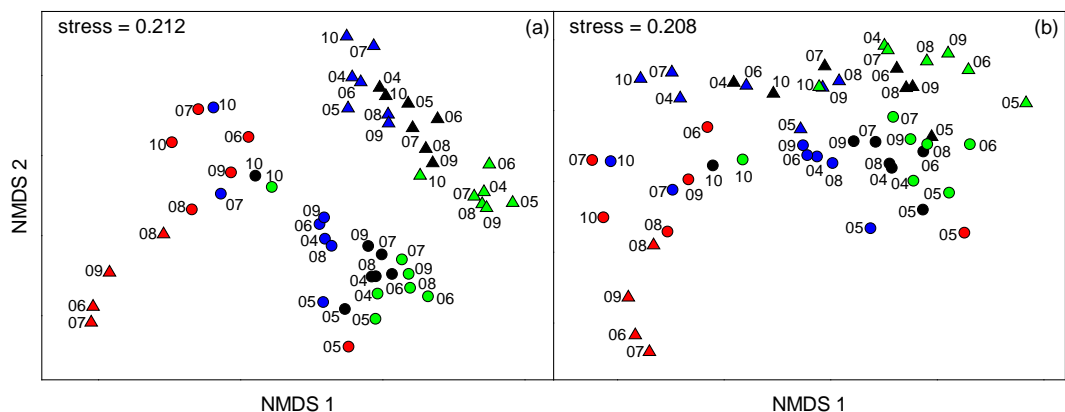


Figura 4.12. NMDS basado en (a) 84 especies anuales y 16 perennes y en (b) 84 especies anuales. Los símbolos representan los centroides para cada año de los puntos de Traviesto pertenecientes a las cuatro comunidades potenciales: Scilit (●), Artmac+hel (●), Artmac (●) y Suaver (●), así como de sus análogas de las zonas de referencia: Scilit (▲), Artmac+hel (▲), Artmac (▲) y Suaver (▲). Los números indican los años de 2004 a 2010.

Las especies perennes dominantes, que estructuran cada una de las principales comunidades, por su elevada abundancia en las zonas de referencia y ausencia en

Travieso (salvo de *Scirpus maritimus*), parecen ser las que, en mayor medida, contribuyen a esas diferencias (Tabla 4.5).

En las zonas de referencia, por lo general la comunidad dominada por *Scirpus litoralis* carece de estrato anual asociado (Capítulo 2). En esa misma cota en el Travieso, la ausencia de *Scirpus litoralis*, la escasez de *Salicornia ramosissima* y la abundancia de algunas especies de marisma (*Salsola soda*, *Damasonium alisma*, *Crypsis aculeata* y *Suaeda splendens*) y de pastizales (*Hordeum sp.*, *Lythrum sp.* y *Polypogon maritimus*) marcaron la diferencia.

En la comunidad potencial de *Arthrocnemum macrostachyum* acompañado de helófitos (Artnac+hel), la ausencia en el Travieso de las perennes estructurales *Arthrocnemum macrostachyum* y *Juncus subulatus* y la menor abundancia de *Scirpus maritimus* tuvo gran importancia. La principal comunidad anual asociada a esta comunidad de perennes en las zonas de referencia (Capítulo 2) estuvo caracterizada por *Polypogon maritimus*, *Damasonium alisma*, *Rumex dentatus* y *Lythrum sp.* en baja cobertura; aunque en el Travieso, salvo para *Polypogon maritimus*, la cobertura relativa media de estas especies fue menor aún. En general, la diferente proporción de especies características de marisma en ambas zonas fue determinante. Así, mientras que en la zona de referencia predominaban *Damasonium alisma*, *Rumex dentatus* y *Salicornia ramosissima*, en el Travieso lo hicieron otras como *Salsola soda*, *Spergularia sp.*, *Beta macrocarpa*, *Crypsis aculeata*, *Suaeda splendens* y *Frankenia pulverulenta*.

La comunidad dominada por *Arthrocnemum macrostachyum* estuvo ausente en el Travieso. Entre las especies anuales asociadas con mayor frecuencia a esta comunidad en las zonas de referencia (Capítulo 2) abundaron *Medicago sp.* y *Leontodon longirostris*, que escasearon a esas cotas en el caño, donde se registró una elevada abundancia de *Hordeum sp.*, *Salsola soda* y *Lolium sp.*.

Por encima de los 183 cm en el Caño Travieso, cotas correspondientes a la comunidad de *Suaeda vera* en las zonas de referencia, aparecieron numerosas especies ruderales, entre las que predominó *Lolium sp.*; junto a ella también abundaron *Melilotus sp.*, *Foeniculum vulgare*, *Centaurea diluta*, *Torilis nodosa*, *Aster squamatus*, *Conyza canadensis*, *Chenopodium opulifolium* y *Picris echioides*; no registrándose *Plantago* con la abundancia con la que ocurrió en las zonas de referencia donde fue el principal género acompañante de la comunidad dominada por *Suaeda vera* (Capítulo 2).

Tabla 4.5. Listado de las especies más contribuyentes, según el análisis SIMPER, en la diferencia entre el Travieso y la zona de referencia. Para cada una de las 4 comunidades potenciales, se indican las especies cuyo porcentaje de contribución acumulada alcanzó el 90% de la disimilitud, colocadas en una columna u otra en función de en cuál de ambas zonas fue más abundante y en orden descendente de importancia. Las especies exclusivas de alguna zona (presentes en esa y ausentes en la otra) aparecen subrayadas; y las especies perennes estructurales de cada comunidad aparecen resaltadas en color. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.

Scilit		Artmac+hel		Artmac		Suaver	
Referencia	Travieso	Referencia	Travieso	Referencia	Travieso	Referencia	Travieso
<u>Scilit</u>	<u>Salsod</u>	<u>Artmac</u>	<u>Salsod</u>	<u>Artmac</u>	<u>Hor.sp</u>	<u>Suaver</u>	<u>Lol.sp</u>
Salram	Hor.sp	Damali	Hor.sp	Med.sp	Salsod	<u>Artmac</u>	Betmac
	Lyt.sp	<u>Junsub</u>	Polmar	Leolon	Lol.sp	Plalan	Salsod
	Damali	<u>Scimar</u>	Lol.sp	Placor	Betmac	Placor	Hor.sp
	Cryacu	Lyt.sp	Spe.sp	Polmar	Mel.sp	Pha.sp	Scolac
	<u>Suaspl</u>	Rumden	Pha.sp	Rumden	Junbuf	Med.sp	Mel.sp
	Polmar	Placor	Betmac	Parpyc	Scolac	Polmar	Spe.sp
		Leolon	Cryacu	Chamix	Lyt.sp	Leolon	<u>Foevul</u>
		Med.sp	Junbuf	Spe.sp	Pha.sp	Bro.sp	Cendil
		Sarper	Suaspl	Damali	Cenery	Junbuf	Tornod
		Corsqu	Mel.sp	Plalan	Sonole	Parpyc	Astsqu
		Dampol	Frapul	Corsqu	Suaspl	Cenery	Chamix
		Salram		Anaarv	Cheopu	Anaarv	Ave.sp
		Astsqu			Astsqu	Sonole	<u>Concan</u>
						Gaufra	Cheopu
						Lyt.sp	Picech
						Trires	
						Gerdis	
						Rumden	
						Trisqu	
						Roscri	
						<u>Damali</u>	

En general, mientras que algunas especies de marisma escasearon en el Travieso (como *Salicornia ramosissima* y *Rumex dentatus*), otras se vieron favorecidas por las nuevas condiciones ambientales de la zona perfilada (como *Salsola soda*, *Beta macrocarpa*, *Crypsis aculeata*, *Frankenia pulverulenta* y *Suaeda splendens*). Algunas especies ruderales y de pastizales predominaron en el Travieso (como *Lolium sp.*, *Melilotus sp.*, *Hordeum sp.* y *Scorzonera laciniata*), y otras en cambio, fueron más comunes en las zonas de referencia (como *Leontodon longirostris*, *Coronopus squamatus*, *Medicago sp.*, *Plantago coronopus* y *Parapholis pycantha*).

4.4 Discusión

En la actualidad, las obras para recuperar los flujos de agua que aporta el río Guadiamar a la marisma de Doñana no se han ejecutado en su totalidad y el cauce del Caño Travieso sigue interrumpido en su entrada a la finca Caracoles. Sí se abrió su contacto con la marisma al sur de la finca y se perfiló su cauce, lo que junto con la retirada parcial de los muros perimetrales y la eliminación de los sistemas de drenaje, permite que en los períodos de lluvia el canal pueda inundarse parcial o totalmente, bien directamente por las precipitaciones, bien por los aportes de agua desde la marisma adyacente a la que está conectado. Esto ha facilitado la recuperación de hábitats de especies características de humedales. No obstante, los cambios en la inundación y el drenaje de los suelos no supusieron variaciones significativas en su salinidad ni pH. Aun habiéndose anulado los canales de drenaje que permitían el lavado salino de los suelos para mejora de los cultivos, la conductividad de éstos no se incrementó continuamente durante el período de estudio y sus variaciones estuvieron asociadas probablemente a los cambios ambientales interanuales característicos del clima Mediterráneo.

La retirada de la capa superficial de suelo (primeros 7 cm) en el cauce del Caño Travieso no sólo significó la disminución de su cota topográfica y la conectividad con la marisma, sino la eliminación directa de la vegetación preexistente y la consecuente aparición de suelo desnudo que favoreció la colonización de nuevas especies. Sin embargo, el perfilado del caño no contempló homogeneizar el terreno ni establecer una pendiente gradual desde el noreste en Entremuros hacia la marisma al sur, en el sentido del flujo natural del agua del Caño Travieso desde el río Guadiamar. Al contrario, la caracterización topográfica realizada tras las actuaciones mostró una pendiente descendente de sur a norte y una elevada heterogeneidad del terreno, con numerosos desniveles que actuaron como barreras entre los distintos tramos considerados en el caño para su estudio. Como consecuencia de esto, aunque se permitió la entrada de agua desde la marisma y se registró un incremento significativo de los hidroperíodos, los desniveles del perfil determinaron en ocasiones diferencias en las inundaciones entre los distintos tramos. Las precipitaciones otoñales e invernales de cada ciclo fueron las que verdaderamente marcaron la duración de las inundaciones en el caño, lo que demuestra la recuperación, al menos parcial, del funcionamiento hidrológico de la zona restaurada, regido ahora por la aleatoriedad de los procesos ambientales y la variabilidad de la precipitación en el clima Mediterráneo. Así, en ciclos meteorológicamente secos, como el 2004-2005 no hubo inundaciones, mientras otros de abundantes lluvias, como el 2009-2010, inundaron todo el caño rápidamente.

Anulados los sistemas de drenaje, la microtopografía del terreno también pasó a ser determinante. La heterogeneidad de cotas topográficas y las oscilaciones interanuales de las precipitaciones condicionaron tanto la dispersión de propágulos desde las comunidades naturales al sur de la finca como el establecimiento de poblaciones vegetales de las especies susceptibles de colonizar el caño, particularmente las de dispersión hidrócora. Así, por una parte, las abundantes lluvias y el prolongado hidroperíodo de otoño de 2006 bien podrían haber favorecido la dispersión inicial de semillas de *Scirpus maritimus* por el caño, al superar las barreras generadas por las diferencias de cotas tras el irregular perfilado y la incompleta eliminación de los sistemas de drenaje, registrándose las primeras poblaciones de esta especie durante 2007. Por otra, las diferencias de cotas e hidroperíodos, éstos últimos condicionados por las precipitaciones, facilitaron el asentamiento diferencial de los primeros colonizadores. De este modo, aunque los primeros individuos de *Scirpus maritimus* aparecieron en 9 de los 14 tramos del Travieso, el 67% de los 85 rodales registrados se establecieron durante el primer año en el sector medio de su cauce (tramo 8), marcando la dirección de su posterior propagación hacia el resto de zonas.

Año tras año los individuos estabilizados de *Scirpus maritimus* han funcionado como nuevas fuentes de propágulos, siendo la probabilidad de aparición de un nuevo rodal mayor cuanto menor fuese la distancia a sus predecesores, como queda reflejado en el modelo aditivo generalizado (GAM), por lo que la distancia entre los nuevos lugares disponibles y los rodales pueden limitar la colonización (Pugnaire *et al.* 2006). La progresiva disminución de esta distancia que se ha detectado con el tiempo, es reflejo del proceso de ocupación por esta especie. También resultó determinante el tamaño de los rodales establecidos en años anteriores, de modo que cuanto mayor fue su superficie, y por ende la producción de semillas, más se incrementaba la probabilidad de aparición de nuevos rodales. La superficie del caño ocupada por esta especie fue casi 9 veces superior en 2008 que en 2007, mientras que entre 2008 y 2010 se multiplicó por 19 y finalmente en 2011 se duplicó la de 2010. Estos incrementos en superficie colonizada suponen incrementos igualmente importantes de semillas disponibles. Según Clevering (1995), *Scirpus maritimus* presenta un elevado crecimiento vegetativo así como una rápida dispersión clonal, lo que para Espinar *et al.* (2005), sumado a la lenta liberación y elevada flotabilidad de sus semillas ($t_{100}=61\pm 3.5$ días), le confieren una gran capacidad de dispersión y colonización frente a otros helófitos de la marisma de Doñana, si las condiciones ambientales son adecuadas.

En este sentido, los períodos de inundación que se produjeron durante el estudio, y en particular los más largos, facilitaron la dispersión no sólo de *Scirpus maritimus* sino también de otras especies de marisma por todo el caño. Boedeltje *et al.* 2004 detectaron

un incremento en el número de especies y propágulos cuanto mayor fuese el caudal de un canal, poniendo de manifiesto la importancia para la dispersión del concepto del *flood-pulse* (Junk *et al.* 1989). Al producirse la inundación del terreno con las lluvias otoño-invernales, las semillas de plantas acuáticas emergentes, como *Scirpus maritimus*, que permanecían sobre el sustrato, se desplazan con el agua. Cuanto mayor sea el incremento del nivel del agua, mayor será la continuidad de la superficie inundada y, consecuentemente, las semillas tendrán más accesibilidad a lugares aislados por posibles elevaciones del terreno. De este modo, un nivel mínimo de la lámina de agua es crucial para garantizar la disponibilidad de semillas y, con ello, la colonización. En el presente estudio, esto queda reforzado al comprobar que entre 2008 y 2010 prácticamente se duplicó la distancia al centro del caño desde los rodales de *Scirpus maritimus* y se produjo el mayor incremento en la cota media a la que aparecieron los rodales nuevos, todo ello como consecuencia de las fuertes inundaciones de ese último ciclo.

Si bien el hidroperíodo de otoño de 2006 incidió en la dispersión de semillas por el caño, los hidroperíodos de invierno y primavera y la microtopografía fueron importantes en la estructuración de la vegetación que lo fue colonizando durante el período de estudio. *Scirpus maritimus*, *Crypsis aculeata*, *Lythrum sp.*, *Salsola soda*, *Damasonium alisma* y *Suaeda splendens*, especies características de marismas, aparecieron asociadas a una mayor proporción de suelos desnudos que permanecieron encharcados durante más tiempo tanto en invierno como en primavera, reflejando las principales variaciones ambientales ocurridas en la finca durante estos años tras las actuaciones de restauración. Otras especies, frecuentes en pastizales más secos, a veces degradados, como *Avena sp.*, *Centaurium erythraea*, *Medicago sp.*, *Plantago coronopus* y *Scorzonera laciniata* y algunas especies ruderales/arvenses como *Melilotus sp.*, *Sonchus oleraceus* y *Anagallis arvensis*, se distribuyeron por las zonas más elevadas topográficamente, sometidas a períodos de inundación más cortos que permitieron mayores cubiertas vegetales y una menor cantidad de suelos desnudos. Un tercer grupo de especies con una amplia distribución de cota, entre las que se encontraban algunas de las gramíneas asociadas al uso agrícola y al abandono posterior de los cultivos de los géneros, como *Hordeum sp.*, *Lolium sp.* y *Phalaris sp.*, mantuvieron una presencia relevante durante gran parte del estudio, fluctuando vinculadas a las variaciones climáticas interanuales. Los cambios ambientales inducidos por las actuaciones también se pudieron constatar en la presencia de especies indicativas de suelos más húmedos asociadas a cada uno de estos dos últimos grupos, como *Beta macrocarpa* y *Parapholis pycnantha* o *Polypogon maritimus*, *Juncus bufonius* y *Spergularia sp.* respectivamente.

Las variaciones ambientales relacionadas con las actuaciones también se evidenciaron a partir de 2009 en los cambios de composición de la comunidad vegetal del

caño. La comparación de los registros anteriores a las obras de restauración con los de años posteriores desvelaron diferencias entre 2004 y los años 2009 y 2010. Taxones como *Hordeum sp.* y *Lolium sp.*, aunque siguieron destacando en los muestreos, pasaron a estar prácticamente ausentes durante el último año, mientras que especies características de hábitats de marismas como *Salsola soda*, *Lythrum sp.*, *Damasonium alisma*, *Crypsis aculeata*, *Scirpus maritimus* y *Suaeda splendens*, incrementaron su presencia y abundancia de manera gradual y pasaron a ser las dominantes en 2010. A pesar de estos cambios, tras el período de estudio existen marcadas diferencias entre la comunidad vegetal del caño y las establecidas en las zonas de referencia, reflejadas principalmente en la ausencia de especies perennes estructurales, como *Scirpus litoralis*, *Juncus subulatus*, *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*, o en el caso de *Scirpus maritimus*, debido a su menor abundancia a pesar de su reciente recuperación. De las dos agrupaciones vegetales que predominan en los caños temporalmente inundados de la marisma de Doñana (Rivas-Martínez *et al.* 1980), únicamente la especie dominante del “castañuelar”, el helófito *Scirpus maritimus*, comenzó a recuperarse aunque la proporción de superficie del caño que ocupa permanece bastante baja todavía (3.47%), indicando las favorables condiciones ambientales de este hábitat para su asentamiento. Por el contrario, la presencia testimonial del helófito característico del “bayuncar”, *Scirpus litoralis*, pone de manifiesto que dichas condiciones ambientales generadas en el Travieso no alcanzan ni el nivel de salinidad necesario ni el suficiente grado de inundación para su asentamiento. La trayectoria ambiental de este ecosistema, marcada tanto por las transformaciones agrícolas de los años 70 como por las recientes labores de restauración, está siendo bastante diferente a la trayectoria seguida en las zonas de referencia. Esta divergencia puede ser la razón del paralelismo detectado entre la composición de especies anuales de un sitio y otro a lo largo de las cuatro comunidades potenciales comparadas, tras comprobar como las especies predominantes de cada grupo según su hábitat característico (marisma, pastizal y ruderal) fueron diferentes entre ambas zonas.

Pero el patrón de colonización registrado no es únicamente resultado de las precipitaciones, las cotas, la inundación y los hidroperíodos. En un ambiente de aguas estancadas temporalmente como este, la acción del viento puede no sólo condicionar la flotabilidad sino también la distribución espacial de los depósitos de restos vegetales flotantes y semillas, que con la retirada de las aguas se acumulan sobre el suelo desnudo en los márgenes del caño en los límites del área inundada (*drifflines*). La dirección SO predominante del viento en Doñana (Siljeström *et al.* 2002; Rodríguez-Ramírez *et al.* 2003), pudo resultar determinante por mover el agua estancada en el caño hacia el noreste, facilitando así la entrada y dispersión de semillas desde las poblaciones situadas al sur en las inmediaciones de la finca, con lo que se podría explicar la mayor concentración registrada de estos depósitos hacia el norte. Por su parte, el importante

papel que juegan los *driftlines* en la colonización ha sido reconocido en varias ocasiones (Ungar & Woodell 1993; Lefeuvre *et al.* 2000; Wolters *et al.* 2005). El alto contenido en semillas de especies características de hábitats temporalmente encharcados registrado en dichos depósitos demuestra que la hidrocoria ha sido un proceso trascendente de dispersión al actuar de manera selectiva. La germinación de macrófitos emergentes, una vez el sustrato queda expuesto al bajar el nivel del agua, puede tener lugar en los *driftlines* de las orillas desnudas de los ríos (Woodell 1985). Concretamente, es en esos lugares donde se dan las óptimas condiciones ambientales para la germinación y establecimiento de *Scirpus maritimus* (Clevering 1995). Desde una perspectiva metodológica, esto confiere gran relevancia a los *driftlines* de cara a evaluar la dispersión de propágulos por agua, al ser testigos acumulativos y remanentes de la hidrocoria, pues para el trampeo de semillas en agua resulta imprescindible considerar la temporalidad en la dispersión de especies de marisma (Wolters *et al.* 2005). Además, la distribución espacial diferenciada de estos depósitos a lo largo del caño (más abundantes cuanto más al norte) y la variación en la concentración de semillas de especies como *Scirpus maritimus* (mayor en la zona intermedia), determinará la ubicación de los futuros reclutamientos. Los nuevos rodales aparecidos en 2011, que se encuentran algo más alejados del límite sur de la finca que en el año precedente, parecen confirmar esta hipótesis.

Parece por tanto que durante los primeros años tras las labores de restauración, la creciente colonización de *Scirpus maritimus* estuvo marcada por factores determinísticos, como la cota o la distancia al límite sur de la finca, aunque fueron los factores estocásticos, como el hidroperíodo, la disponibilidad de semillas o el viento, los que resultaron ser más importantes.

El concepto de resiliencia, introducido por Holling (1973), puede resumirse como la capacidad de una especie o un ecosistema de recuperarse tras una perturbación natural o antrópica. En el caso del Travieso, el simple abandono de los cultivos no podía significar el cese definitivo de las perturbaciones sobre el caño, siendo necesaria para ello la ejecución de medidas activas de restauración que le devolviera la continuidad con la marisma de alrededor y así restablecer las condiciones hidrológicas originales. Sin embargo, al no haberse recuperado la funcionalidad completa del caño, ya que aún no se ha producido la conexión con el resto de la cuenca aguas arriba, sería aventurado hablar del fin de las perturbaciones en el área de estudio. Incluso en el hipotético caso de que se restableciera totalmente su conexión, las severas transformaciones ocurridas durante las últimas décadas en toda la cuenca del río Guadiamar, hacen muy difícil la recuperación hidrológica a la situación previa a los años 70. La restauración ecológica de zonas riparias requiere, por tanto, de una aproximación holística por medio de la cual las actuaciones y

condiciones a lo largo de toda la cuenca deberían ser consideradas (Kauffman *et al.* 1997). Muchas zonas riparias son capaces de recuperarse rápidamente tras el final de las perturbaciones antrópicas debido a que su biota ha desarrollado adaptaciones para sobrevivir e incluso reproducirse a pesar de frecuentes eventos de perturbaciones naturales que caracterizan los sistemas riparios (Gecy & Wilson 1990), lo que le confiere una relativamente alta resiliencia.

Es por tanto que el actual proyecto de restauración integra los dos enfoques metodológicos posibles: activo y pasivo. El primer enfoque, que implica una intervención humana ya que el ecosistema ha perdido su inherente capacidad de recuperación por su severa degradación (Kauffman *et al.* 1997), está exclusivamente encaminado a la anulación parcial de las perturbaciones generadas 30 años atrás que impedían la regeneración hidrológica por sí misma (eliminación de diques, anulación del sistema de drenaje y recuperación del perfilado original del caño). El enfoque pasivo, que no requiere intervención alguna y se basa en la sucesión espontánea (Prach & Hobbs 2008), se pone en práctica en el caño inmediatamente después al permitir la regeneración natural de la comunidad vegetal.

Dadas estas circunstancias, una aproximación de final abierto para evaluar el éxito de la restauración (*open-ended approach*; Hughes *et al.* 2011) sería más apropiada que una basada en unos objetivos específicos derivados de los sistemas de referencia (*target-driven restoration*). Según una aproximación de final abierto, el caño actualmente se presenta como un ecosistema novel, que está siendo estructurado por la colonización de *Scirpus maritimus*, y cuya trayectoria está determinada por las condiciones que le han dado lugar. Estas condiciones no han reproducido las de las zonas de referencia aledañas, y podrán cambiar según las decisiones tomadas por los organismos de gestión, aumentando así la incertidumbre sobre los procesos. En cualquier caso, el conjunto de las actuaciones de restauración de la primera fase del proyecto ha mejorado significativamente las condiciones ambientales del caño, incrementando la invasibilidad del mismo y, por tanto, facilitando la recolonización por macrófitos acuáticos nativos.

En conclusión, el hidropériodo, factor de enorme trascendencia en todos los procesos, estuvo fuertemente condicionado tanto por la elevación y la reapertura parcial del caño tras las obras de restauración como por la estacionalidad de las precipitaciones. El hecho de que la duración de las inundaciones fuera siempre significativamente diferente entre los siete años de estudio, está relacionado con la enorme dependencia climática del proceso de recolonización en un medio semiacuático como lo es éste, en el que la ausencia de influencia fluvial y mareal, hacen que el único aporte hídrico sea pluvial. En este tipo de ambientes, la impredecibilidad climática produce un amplio rango

de condiciones hidrológicas en un cuerpo de agua todos los años (Espinari & Serrano 2009). El carácter impredecible de las lluvias, típico del clima Mediterráneo, hace que puedan alternarse sequías y ciclos muy húmedos en el transcurso de pocos años. Además, ha quedado demostrado cómo los factores asociados a la disponibilidad de semillas, como DRP y ARP, juegan un papel importante en la aparición de nuevos reclutamientos. Y en este sentido, aunque no haya sido objeto directo de estudio, se ha podido constatar la relevancia de la direccionalidad del viento en los procesos de dispersión y deposición de semillas. Todo ello parece indicar que los factores implicados en la recuperación de la vegetación original de un caño restaurado en una marisma no mareal depende, al menos en sus primeros estadios, principalmente de factores estocásticos una vez se hayan eliminado las barreras físicas; aunque los factores determinísticos (como la cota topográfica y la salinidad) también son importantes, éstos no comienzan a actuar hasta que los estocásticos se desencadenan de manera favorable. Esto parece coincidir con la idea de “estocasticidad temprana – determinismo ambiental tardío” (Erfanzadeh *et al.* 2010b) que se fundamenta en la ausencia de limitaciones a la dispersión entre la marisma adyacente y la nueva creada, circunstancias que se dieron en el Caño Travieso a partir de la ejecución de las actuaciones de restauración. En este sentido, el funcionamiento actual de este ecosistema se parece más al de un ecosistema estrictamente terrestre que al de una marisma mareal, donde la distribución de la comunidad vegetal durante los primeros estadios de sucesión ecológica está marcada por factores estocásticos como la disponibilidad de semillas, la disponibilidad de espacio, la capacidad de dispersión o la duración de las inundaciones (Myster & Pickett 1990; Lepš *et al.* 2000). En cambio, en marismas mareales, el elemento estocástico relacionado con la disponibilidad de semillas, no suele ser un factor limitante gracias a la rápida dispersión realizada por mareas (Erfanzadeh *et al.* 2010b).

4.5 Bibliografía

- Adam, P. (1993). *Saltmarsh Ecology*, Paperback edition, Cambridge, Cambridge University Press, 461 p.
- Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. 2nd ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 388 p.
- Alwan, A.A., Appiah-Kubi, A. & Majland-Kristensen, P. (2001). *The possible impact of the restoration of River Skjern*. Environmental Studies, University of Aarhus.
- Amat, J.A. (1986). Some aspects of the foraging ecology of a wintering Greylag Goose Anser anser population. *Bird Study*, 33: 74-80.
- Amat, J.A. (1995). Effects of wintering greylag geese Anser anser on their Scirpus food plants. *Ecography*, 18: 155-163.
- Armentano, T.V. (1990). Soils and ecology: tropical wetlands. En: *Wetlands: A Threatened Landscape* [Williams, M. (ed.)]. The Alden Press, Ltd., Oxford, UK, pp. 115-144.
- AYESA (2001). *Proyecto "Doñana 2005". Estudio para el Desarrollo de la Actuación nº 6. Recuperación del Caño Travieso*, Tomo único. Documento nº 1. Memoria y anejos, 58 p.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Thompson K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490.
- Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Un proyecto para la regeneración de Doñana*, Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, 52 p.
- Beas, B.J., Smith, L.M., LaGrange, T.G. & Stutheit, R. (2013). Effects of sediment removal on vegetation communities in Rainwater Basin playa wetlands. *Journal of Environmental Management*, 128: 371-379.
- Beeftink, W.G., Nieuwenhuize, J., Stoeppler, M. & Mohl, C. (1982). Heavy-metal accumulation in salt marshes from the western and eastern Scheldt. *The Science of the Total Environment*, 25: 199-223.
- Boedeltje, G., Bakker, J.P., Ten Brinke, A., Van Groenendael, J.M. & Soesbergen, M. (2004). Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology*, 92: 786-796.
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213-233.
- Buisson, E. & Dutoit, T. (2004). Colonisation by Native Species of Abandoned Farmland Adjacent to a Remnant Patch of Mediterranean Steppe. *Plant Ecology*, 174: 371-384.

- Buisson, E., Dutoit, T., Torre, F., Römermann, C. & Poschlod, P. (2006). The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115: 6-14.
- Bustamante, J. (2006). Cambios en la dinámica hídrica de la marisma de Doñana. En la memoria final del proyecto Reconstrucción de las fluctuaciones poblacionales de las aves de Doñana a lo largo de las tres últimas décadas. Mayo de 2006.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council. UK. 141 p.
- Clemente, L., García, L.V. & Siljeström, P. (1998). *Los suelos del Parque Nacional de Doñana*. O.A. Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Colección Técnica. Madrid.
- Clevering, O.A. (1995). Germination and seedling emergence of *Scirpus lacustris* L. and *Scirpus maritimus* L. with special reference to the restoration of wetlands. *Aquatic Botany*, 50: 63-78.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J. & Standish, R.J. (2008). What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:104-112.
- Dausse A., Bonis A., Bouzillé, J.B. & Lefeuvre, J.C. (2008). Seed dispersal in a polder after partial tidal restoration: Implications for salt-marsh restoration. *Applied Vegetation Science*, 11: 3-12.
- Davis, M.A. & Pelsor, M. (2001). Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecology Letters*, 4: 421-428.
- Díaz-Delgado, R., Bustamante, J., Pacios, F. & Aragonés, D. (2006). Hydroperiod of Doñana marshes: Natural or anthropic origin of inundation regime? En: ESA & Ramsar Convention (Eds.) Proceedings of the 1st GlobWetland Symposium. 19–20 October, Frascati, Italy.
- Elsley-Quirk, T., Middleton, B.A. & Proffitt, C.E. (2009). Seed dispersal and seedling emergence in a created and a natural salt marsh on the Gulf of Mexico coast in Southwest Louisiana, USA. *Restoration Ecology*, 17: 422-432.
- Erfanzadeh, R., Garbutt, A., Pétilion, J., Maelfait, J.P. & Hoffmann, M. (2010 a). Factors affecting the success of early salt-marsh colonizers: seed availability rather than site suitability and dispersal traits. *Plant Ecology*, 206: 335-347.
- Erfanzadeh, R., Pétilion, J., Maelfait, J.P. & Hoffmann, M. (2010 b). Environmental determinism versus biotic stochasticity in the appearance of plant species in salt-marsh succession. *Plant Ecology and Evolution*, 143: 43-50.
- Espinar, J.L. (2004). *Ecology of emergent macrophytes in the Doñana marsh* (Ecología de las comunidades de grandes helófitos de la marisma de Doñana). Ph.D. Thesis, University of Sevilla, Spain, 214 p.

- Espinar, J.L. (2009). 1410 Pastizales salinos mediterráneos (*Juncetalia maritimi*). En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, 77 p.
- Espinar, J.L., García, L.V., García-Murillo, P. & Toja, T. (2002). Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? *Journal of Vegetation Science*, 13: 831-840.
- Espinar, J.L., Thompson, K. & García, L.V. (2005). Timing of seed dispersal generates a bimodal seed bank depth distribution. *American Journal of Botany*, 92: 1759-1763.
- Espinar, J.L. & Serrano, L. (2009). A quantitative hydrogeomorphic approach to the classification of temporary wetlands in the Doñana National Park (SW Spain). *Aquatic Ecology*, 43: 323-334.
- Fagan, K.C., Pywell, R.F., Bullock, J.M. & Marrs, R.H. (2008). Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. *Journal of Applied Ecology*, 45:1293-1303.
- Fernández-León, C. (1984). Alimentación invernal de la polla de agua (*Gallinula chloropus*) en las marismas del Guadalquivir. *Ardeola*, 31: 136-139.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- Foster, B.L., Murphy, C.A., Keller, K.R., Aschenbach, T.A., Questad, E.J. & Kindscher, K. (2007). Restoration of prairie community structure and ecosystem function in an abandoned Hayfield: a sowing experiment. *Restoration Ecology*, 15: 652-661.
- Galatowitsch, S.M., Anderson, N.O. & Ascher, P.A. (1999). Invasiveness in wetland plants of temperate North America. *Wetlands*, 19: 733-755.
- García, L.V., Clemente, L., Marañón, T. & Moreno, A. (1993). Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 4: 417-424.
- García-Murillo, P., Fernández-Zamudio, R., Cirujano, S. & Sousa, A. (2007). Aquatic macrophytes in Doñana protected area (SW Spain): An overview. *Limnetica*, 25: 71-80.
- García-Viñas, J.I., Mintegui, J.A. & Robredo, J.C. (2005). *La vegetación en la marisma del Parque Nacional de Doñana en relación a su régimen hidráulico*. Serie Técnica Naturaleza y Parques Nacionales. Ed. Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- García-Viñas, J.I., Gastón, A., Roper, C., Gonzalo, C., Robredo, J.C. & Mintegui, J.A. (2011). Predicting temporary wetland plant community responses to changes in the hydroperiod. Póster 54º Symposium IAVS Lyon.
- Gecy, J.L. & Wilson, M.V. (1990). Initial establishment of riparian vegetation after disturbance by debris flows in Oregon. *The American Midland Naturalist Journal*, 123: 282-291.

- Gleason, R.A., Euliss Jr., N.H., Hubbard, D.E. & Duffy, W.G. (2003). Effects of sediment load on emergence of aquatic invertebrates and plants from wetland soil egg and seed banks. *Wetlands*, 23: 26-34.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990). *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- Hughes, F.M.R., Stroh, P.A., Adams, W.M., Kirby, K.J., Mountford, J.O. & Warrington, S. (2011). Monitoring and evaluating large-scale, 'open-ended' habitat creation projects: A journey rather than a destination. *Journal for Nature Conservation*, 19: 245-253.
- Huiskes, A.H.L., Koutstaal, B.P., Herman, P.M.J., Beeftink, W.G., Markusse, M.M. & De Munck, W. (1995). Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. *Journal of Ecology*, 83: 559-567.
- IBM Corp. Released (2012). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0*. Armonk, NY: IBM Corp.
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. En: *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*, Dodge D.P. (Eds.). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science, 106: 110-127.
- Jurik, T.W., Wang, S.C. & Van der Valk, A.G. (1994). Effects of sediment load on seedling emergence from wetland seed banks. *Wetlands*, 14: 159-165.
- Kauffman, J.B., Beschta, R.L., Otting, N. & Lytjen, D. (1997). An ecological perspective of riparian and stream restoration in the western United States. *Fisheries*, 22: 12-24.
- Keddy, P.A. (2000). *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kellogg, C.H. & Bridgham, S.D. (2002). Colonization during early succession of restored freshwater marshes. *Canadian Journal of Botany*, 80: 176-185.
- Khan, M.A. & Gul, B. (2006). Halophyte seed germination. En: *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants* (eds. M.A. Khan & D.J. Weber), pp. 11-30. Springer Netherlands.
- Lefeuvre, J.-C., Boucharad, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P. & Radureau, A. (2000). European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel Bay, France. *Wetland Ecology and Management*, 8: 197-161.
- Lepš, J., Michálek, J., Rauch, O. & Uhlík, P. (2000). Early succession on plots with the upper soil horizon removed. *Journal of Vegetation Science*, 11: 259-264.

- Lugo, A.E., Brown, S. & Brinson, M.M. (1990). Concepts in wetland ecology. En: *Ecosystems of the World*. Vol. 15, *Forested Wetlands* [Lugo, A.E., M. Brinson, S. Brown (eds.)]. Elsevier Sci. Publ., New York, NY, pp. 53-85.
- Luo, H.R., Smith, L.M., Allen, B.L. & Haukos, D.A. (1997). Effects of sedimentation on playa wetland volume. *Ecological Applications*, 7: 247-252.
- Luo, H.R., Smith, L.M., Allen, B.L. & Haukos, D.A. (1999). Sources of recently deposited sediments in playa wetlands. *Wetlands*, 19: 176-181.
- Luque, C.J., Castellanos, E.M., Castillo, J.M., González, M., González-Vilches, M.C. & Figueroa, M.E. (1998). Distribución de metales pesados en sedimentos de las marismas del Odiel (Huelva, SO. España). *Cuaternario y Geomorfología*, 12: 77-85.
- Marañón, T., García, L.V., Murillo, J.M. & Clemente, L. (1989). Las Marismas del Guadalquivir, reserva biogenética de plantas tolerantes a la salinidad. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 48: 725-740
- Mauchamp, A., Chauvelon, P. & Grillas, P. (2002). Restoration of floodplain wetlands: opening polders along a coastal river in Mediterranean France, Vistre marshes. *Ecological Engineering*, 18: 619-32.
- Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. (2007). *Wetlands*. 4rd edition, New York, John Wiley and Sons, Inc., 600 p.
- Mitsch, W.J., Wu, X., Nairn, R.W., Weihe, P.E., Wang, N., Deal, R. & Boucher, C.E. (1998). Creating and restoring wetlands: a whole-ecosystem experiment in self-design. *BioScience*, 48: 1019-1030.
- Moyle, P.B. (2013). Novel aquatic ecosystems_the new reality for streams in California and other Mediterranean climate regions. *River Research and Applications*. Published online in Wiley Online Library. doi: 10.1002/rra.2709
- Myster, R.W. & Pickett, S.T.A. (1990). Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields. *American Midland Naturalist*, 24: 231-238.
- Neff, K.P. & Baldwin, A.H. (2005). Seed dispersal into wetlands: techniques and results for a restored tidal freshwater marsh. *Wetlands*, 25: 392-404.
- Odum, W.E., Smith III, T.J., Hoover, J.K. & McIvor, C.C. (1984). The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC, USA. FWS/OBS-83/17.
- Prach, K. & Hobbs, R.J. (2008). Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16: 363-366.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T., Armas, C. & Gutiérrez, L. (2006). Colonization processes in semi-arid Mediterranean old-fields. *Journal of Arid Environments*, 65: 591-603.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.

- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rand, T.A. (2000). Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *Journal of Ecology*, 88: 608-621.
- Reinhardt, A.C. & Galatowitsch, S.M. (2008). The transition from invasive species control to native species promotion and its dependence on seed density thresholds. *Applied Vegetation Science*, 11: 131-138.
- Rivas-Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S. & Valdés, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2: 5-189.
- Rodríguez-Ramírez, A., Ruiz, F., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., Pino, R. & Muñoz, J.M. (2003). Analysis of the recent storm record in the southwestern Spanish coast: implications for littoral management. *The Science of the Total Environment*, 303: 189-201.
- Rosef, L. (2008). Germinable soil seed banks in abandoned grasslands in central and western Norway and their significance for restoration. *Applied Vegetation Science*, 11: 223-230.
- Rozema, J., Otte, M.L., Broekman, R., Kamber, G. & Punte, H. (1990). The response of *Spartina anglica* to heavy metal pollution. *Spartina anglica - a research review*. ITE research publication nº 2. A.J. Gray & P.E.M. Benham. pp. 63-68.
- Rubio-Casal, A.E., Castillo, J.M., Luque, C.J. & Figueroa, M.E. (2003). Influence of salinity on germination and seeds viability of two primary colonizers of Mediterranean salt pans. *Journal of Arid Environments*, 53: 145-154.
- Saura, J., Bayán, B., Casas, J., Ruíz de Larramendi, A. & Urdiales, C. (2001). *Documento Marco para el Desarrollo del Proyecto Doñana 2005*. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, 201 p.
- Shuman, C.S. & Ambrose, R.F. (2003). A comparison of remote sensing and ground-based methods for monitoring wetland restoration success. *Restoration Ecology*, 11: 325-333.
- Siljeström, P., Clemente, L. & Rodríguez-Ramírez, A. (2002). Clima. En: *Parque Nacional de Doñana* (CANSECO Eds.), 43-56.
- Smith, L.M. & Haukos, D.A. (2002). Floral diversity in relation to playa wetland area and watershed disturbance. *Conservation Biology*, 16: 964-974.
- Spautz, H., Nur, N., Stralberg, D. & Chan, Y. (2006). Multiple-scale habitat relationships of tidal-marsh breeding birds in the San Francisco Bay estuary. *Studies in Avian Biology*, 32: 247-269.
- Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L. & Hobbs, R.J. (2007). Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in western Australia. *Journal of Applied Ecology*, 44: 435-445.
- Ter Braak, C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power, 500 pp.
- Tsai, J.S., Venne, L.S., McMurry, S.T. & Smith, L.M. (2007). Influences of land use and wetland characteristics on water loss rates and hydroperiods of playas in the Southern High Plains, USA. *Wetlands*, 27: 683-692.
- Ungar, I.A. (1978). Halophyte seed germination. *The Botanical Review*, 44: 233-264.
- Ungar, I.A. & Woodell, S.R.J. (1993). The relationship between the seed bank and species composition of plant communities in two British salt marshes. *Journal of Vegetation Science*, 4: 531-536.
- Valdés, B., Talavera, S. & Galiano, E.F. (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Ketres Editora, S.A. Barcelona.
- Valdés, B., Girón, V., Sánchez-Gullón, E. & Carmona, I. (2007). Catálogo florístico del Espacio Natural de Doñana (SO de España). Plantas vasculares. *Lagascalia*, 27: 73-362.
- Walker, K.J., Stevens, P.A., Stevens, D.P., Mountford, J.O., Manchester, S.J & Pywell, R.F. (2004). The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation*, 119: 1-18.
- Weishar, L.L., Teal, J.M. & Hinkle, R. (2005). Stream order analysis in marsh restoration on Delaware Bay. *Ecological Engineering*, 25: 252-259.
- Wolters, M., Garbutt, A. & Bakker, J.P. (2005). Plant colonization after managed realignment: the relative importance of diaspore dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 42: 770-777.
- Wood, S.N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.
- Woodell, S.R.J. (1985). Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio*, 61: 223-229.
- Yee, T.W. & Mitchell, N.D. (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2: 587-602.

CAPÍTULO 5

EL PAPEL DEL BANCO DE SEMILLAS EN EL PROCESO DE RESTAURACIÓN DE LA FINCA CARACOLE



5.1 Introducción

El banco de semillas es el conjunto de semillas viables (Simpson *et al.* 1989) no germinadas presentes en el suelo, potencialmente capaces de reemplazar plantas adultas anuales o perennes (Harper 1977; Baker 1989). Es considerado un conjunto dinámico, ya que existe un flujo continuo de aportes y pérdidas de semillas. Los aportes están originados por la lluvia de semillas (dispersión local) y por la llegada de diásporas de otras zonas (dispersión a larga distancia), mientras que las pérdidas se pueden producir por germinación, falta de viabilidad, procesos de redispersión, depredación, parasitismo y muerte fisiológica (Reiné-Viñales 1998). De este modo, el banco de semillas funciona como un almacén de semillas o “memoria” de comunidades de plantas pasadas (Bakker *et al.* 1996). La persistencia de las semillas en el suelo, determinada tanto por su longevidad como por su propensión a germinar (Thompson & Grime 1979), es utilizada para establecer una clasificación del banco de semillas en 3 tipos (Thompson 2000): transitorios (menos de 1 año), persistentes a corto plazo (entre 1 y 5 años) y persistentes a largo plazo (más de 5 años). Las semillas permanecen en un estado de dormancia que se interrumpe cuando se dan las condiciones ambientales favorables para su germinación (Baskin & Baskin 1998).

El estudio del banco de semillas puede aportar información sobre la vegetación pasada (Adams & Steigerwalt 2008), la distribución y la abundancia relativa de las especies (Smith & Kadlec 1983; Haukos & Smith 1993) y el potencial de regeneración (Hopfensperger 2007). En este sentido, numerosos trabajos destacan el papel que puede desempeñar el banco de semillas en procesos de restauración (Davy 2002; González-Alday *et al.* 2009) al tratarse de un componente primordial de la resiliencia del ecosistema (Thompson 2000), gracias al cual se podrían restablecer poblaciones autóctonas anteriormente destruidas o degradadas. Desde el punto de vista de la restauración ecológica, el banco de semillas del tipo persistente es el que con mayor probabilidad podría contribuir a la regeneración de las comunidades (Bakker *et al.* 1996).

Concretamente en los humedales, el banco de semillas es un factor importante en la trayectoria sucesional (Van der Valk 1981) y ha sido empleado en estudios de restauración para determinar la presencia de especies ausentes en la vegetación y como elemento comparativo entre los humedales restaurados y los de referencia (Galatowitsch & Van der Valk 1996). Sin embargo, una de las alteraciones más comunes a las que se ven sometidos estos ecosistemas como es el drenaje artificial prolongado, deriva en un empeoramiento del banco de semillas al inicio de la sucesión secundaria (Wienhold & Van der Valk 1989). En las marismas, muchas especies perennes no presentan un banco de semillas persistente (Hutchings & Russell 1989; Thompson 1997), mientras que las

especies anuales pueden producir gran cantidad de semillas longevas (Jutila 2001; Middleton 2003), siendo habitual la disimilitud entre la composición del banco de semillas y la vegetación estante (Van der Valk 1981; Wilson *et al.* 1993; Ungar & Woodell 1996; Marañón 1998; Davy 2002). Todo esto hace que el banco de semillas presente ciertas limitaciones de cara a la restauración de humedales (Wolters & Bakker 2002; Bossuyt & Honnay 2008), recayendo dicha responsabilidad en mayor medida sobre los mecanismos de dispersión que introducen propágulos desde otros lugares, siempre y cuando la hidrología se haya recuperado previamente (Galatowitsch & Van der Valk 1996; Zobel *et al.* 1998).

El banco de semillas del suelo es además un buen indicador de la influencia de las prácticas agrícolas a largo plazo (Mayor & Dessaint 1998). Éste se ve profundamente alterado debido a la intensidad y rotación de los cultivos, al enterramiento en profundidad de las semillas debido al uso de maquinaria pesada, a la remoción del suelo alterando su estructura, a la incorporación de semillas con la siembra y al aumento de la fertilidad del suelo (Bekker *et al.* 1997). Es por ello que el banco de semillas presente en campos de cultivo abandonados esté caracterizado, casi de manera generalizada, por el empobrecimiento en semillas de especies nativas (Buisson & Dutoit 2004; Römermann *et al.* 2005; Hobbs & Cramer 2007; Standish *et al.* 2007), reemplazadas por semillas no deseadas para la restauración, como malas hierbas o ruderales, favorecidas por el cese de la actividad agrícola y que suelen presentar una mayor persistencia en el suelo (Bakker & Berendse 1999; Dölle & Schmidt 2009). Es precisamente justo después del abandono cuando la composición y la densidad del banco de semillas pueden jugar un papel crucial en la dinámica de la vegetación (Baskin & Baskin 1998; Luzuriaga *et al.* 2005). Estas consideraciones apuntan a que el banco de semillas ejerza de factor limitante para la revegetación natural basada en la sucesión espontánea de un ecosistema degradado (Warren *et al.* 2002; Cramer *et al.* 2008).

En ocasiones, la retirada de la capa más superficial del suelo ha sido empleada como medida activa de restauración en lugares cuyo banco de semillas está dominado por especies no deseadas (Hölzel & Otte 2003; Beas *et al.* 2013). Con esta técnica se pretende, además de mejorar la hidrología, potenciar la germinación de especies nativas con semillas persistentes que se encuentren en capas más profundas del suelo y eliminar las semillas de malas hierbas depositadas más recientemente en superficie (Hausman *et al.* 2007). Sin embargo, el resultado puede que no sea el esperado dado que así se podría estar incrementando a su vez el establecimiento de especies ruderales persistentes cuyas semillas enterradas no estaban expuestas previamente a condiciones favorables para su germinación (Bakker & Berendse 1999).

En marismas no mareales con una marcada estacionalidad, como las que se extienden por gran parte de Doñana, el banco de semillas ha sido descrito en varias ocasiones (Grillas *et al.* 1993; Marañón 1998; Espinar *et al.* 2005; Espinar & Clemente 2007). Pero desde la perspectiva de la restauración ecológica no se había procedido a su estudio en un espacio como éste. En una amplia zona transformada, cultivada durante años y posteriormente abandonada y reconectada parcialmente con su entorno, existe una elevada incertidumbre del papel que puede desempeñar el banco de semillas del suelo en los mecanismos de sucesión secundaria y en la posible restauración de la vegetación. En este contexto, el presente capítulo pretende (a) caracterizar el banco de semillas presente en las zonas restauradas dentro de Caracoles y en las zonas de referencia, según su riqueza, densidad y composición, (b) comprobar la existencia de diferencias entre las distintas zonas, a lo largo del tiempo, bajo diferentes condiciones de inundación y a distintas profundidades, y finalmente (c) diagnosticar el estado del banco de semillas para evaluar su viabilidad de cara a la restauración de la vegetación nativa.

5.2 Material y Método

5.2.1 Muestreo de campo y experimentos de laboratorio

Casi toda la información se obtuvo en base a 35 puntos fijos de la malla permanente de muestreo establecida para el seguimiento de la vegetación en toda la finca Caracoles (Capítulo 1). Además, para el estudio en particular del banco de semillas, se establecieron 2 puntos de muestreo ajenos a la malla permanente en el cauce del Caño Travieso antes y después de su paso por la finca (Figura 5.1).

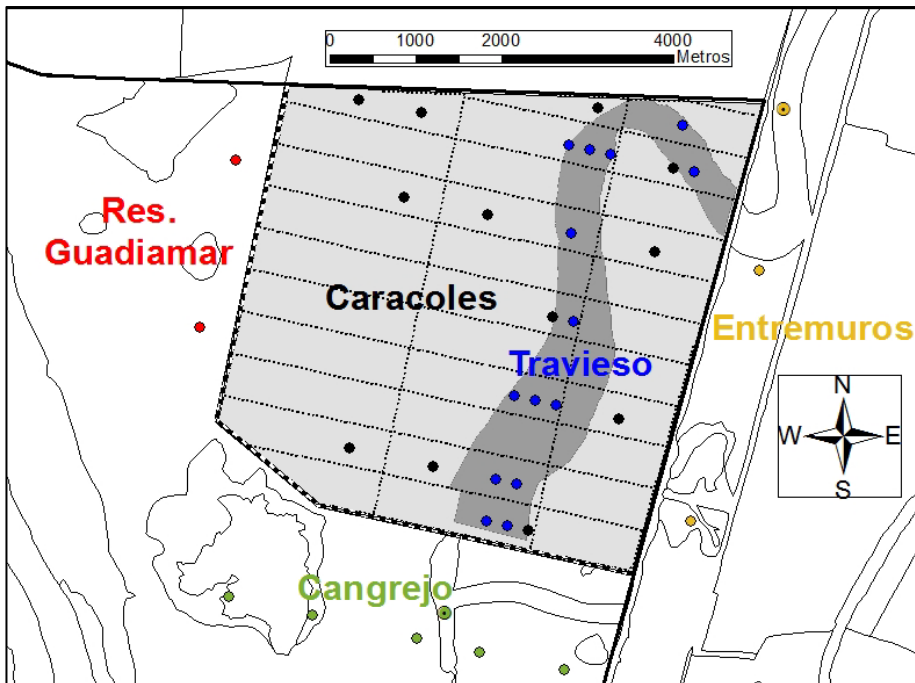


Figura 5.1. Localización de los 37 puntos de muestreo del banco de semillas coloreados según la zona en la que se encuentran: Caracoles (●), Travieso (●), Cangrejo (●), Reserva del Guadamar (●) y Entremuros (●). De ellos, los dos puntos de muestreo ajenos a la malla permanente ubicados en el cauce del Caño Travieso antes y después de su paso por la finca (en Entremuros y Cangrejo respectivamente) están simbolizados de manera diferente. Dentro de la finca, la zona sombreada de gris claro pertenece a la zona no perfilada de Caracoles (de aquí en adelante Caracoles), mientras que la zona sombreada de gris oscuro corresponde al Caño Travieso (de aquí en adelante Travieso). Las líneas finas discontinuas que recorren la finca representan los antiguos canales de drenaje ya soterrados. Las zonas de referencia se muestran de color blanco (sin sombrear). La línea gruesa discontinua representa los diques perimetrales que fueron eliminados durante la primera fase de la restauración, mientras que la línea gruesa continua se corresponde con los diques que actualmente están en pie.

La distribución de los puntos entre las zonas muestreadas fue de 26 en la zona de restauración (12 en la zona no perfilada de Caracoles y 14 en la zona perfilada del Caño Travieso) y 11 en las zonas de referencia (6 en Cangrejo, 2 en Reserva del Guadiamar y 3 en Entremuros).

- *Recogida de muestras*

La recogida de muestras para el banco de semillas se realizó entre los meses de septiembre y octubre, después del principal período de producción de semillas y antes de las primeras lluvias de otoño. Éstas se tomaron cada dos años en 4 ocasiones: la primera de ellas, previa a las obras de la 1ª fase de restauración en 2004, y las tres siguientes, con posterioridad a la misma en 2006, 2008 y 2010.



Figura 5.2. Fotografía de (a) la extracción del banco de semillas con la sonda, (b) la apertura de la sonda, (c) las rodajas de 4 cm de espesor correspondientes a las 4 muestras más superficiales de suelo y (d) el momento del embolsado de las muestras.

Las prospecciones (Figura 5.2a) se realizaron empleando una sonda cilíndrica de 10 cm de diámetro y 16 cm de profundidad que permitió dividir cada una de las tomas de suelo (*soil cores*) en 4 rodajas de 4 cm de espesor (Figura 5.2b,c). Cada una de ellas fue embolsada y etiquetada individualmente para su posterior manipulación en el laboratorio (Figura 5.2d). En los 37 puntos de muestreo se cogieron 3 réplicas iguales distanciadas a 1 metro entre sí, en las que se realizó una primera toma de suelo de los primeros 16 cm más superficiales y posteriormente, una segunda toma de 16 a 32 cm de profundidad. Esta intensidad de muestreo se tradujo en un total de 888 muestras de suelo recogidas cada uno de los 4 años de estudio. Tal volumen de muestras motivó una priorización de las mismas para posteriormente ser tratadas en el laboratorio, así que se seleccionaron todas las muestras de la primera toma de suelo (0-16 cm) y sólo las muestras más profundas (16-32 cm) de 11 puntos seleccionados al azar pero repartidos entre todas las zonas muestreadas.

- *Preparación de las muestras en el laboratorio*

Durante el pretratamiento, las muestras de suelo fueron secadas y homogeneizadas a temperatura ambiente. Se tomaron submuestras de 50 g que se extendieron en placas de Petri de 14 cm de diámetro (Figura 5.3a) donde fueron humedecidas hasta la saturación, y selladas con papel de parafina. A continuación, en la fase de estratificación, se mantuvieron durante 60 días en oscuridad a 4 °C en una cámara fría, para inducir así la interrupción de la dormancia de las semillas.

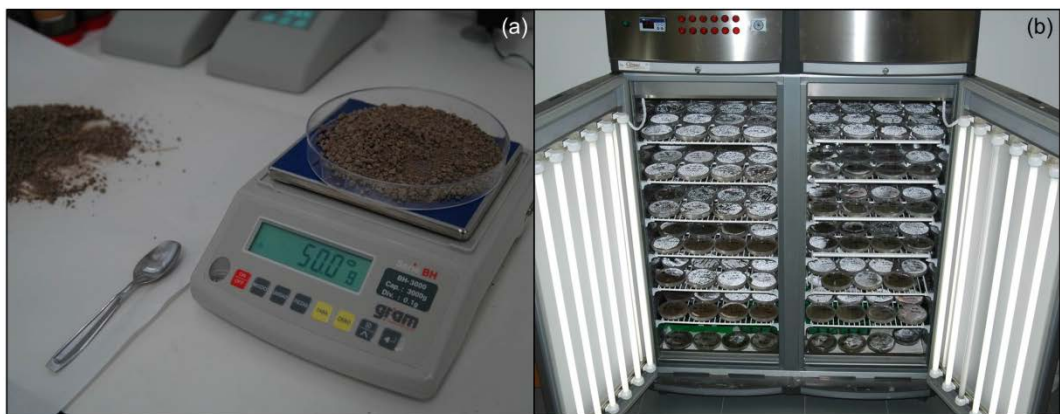


Figura 5.3. Fotografía de (a) la fase de preparación de las placas de Petri con 50 g de submuestra previamente seca y homogeneizada y (b) la cámara de germinación abierta con las placas en su interior.

Tras la estratificación, las placas se colocaron en una cámara de germinación (Climas, mod. Grow Chamber, AGP1300) con fotoperíodo de 12 horas de luz a 22 °C y 12 horas de oscuridad a 17 °C (Figura 5.3b). Ambas temperaturas se aproximan a la media de las máximas de primavera y a la media de la misma estación en el área de Doñana, según datos de la Estación Meteorológica del Palacio de Doñana (36°59'N, 6°26'W). La luz fue provista por tubos fluorescentes verticales de luz fría con una intensidad lumínica de 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$. En estas condiciones se aplicaron dos tratamientos complementarios secuenciados: primero, un tratamiento húmedo en el que las placas se mantuvieron humedecidas hasta saturación durante 45 días para obtener información acerca de la composición del pastizal; y posteriormente, un tratamiento inundado, en el que las placas eran rellenadas con agua hasta quedar las muestras de suelo ligeramente sumergidas (3-5 mm) durante otros 45 días, favoreciendo la germinación de macrófitos acuáticos y helófitos que pudieran no haber germinado durante el primer tratamiento.

- *Revisiones de placas, identificación de especies y registro de datos*

Las placas se revisaron una vez por semana durante los 90 días del experimento (Figura 5.4a) para comprobar nuevas germinaciones y la disponibilidad de agua, volviéndose a humedecer si era necesario. Las plántulas aparecidas (Figura 5.4b) se identificaron, se fotografiaron y se retiraron para maximizar la posibilidad de que germinase el mayor número de semillas viables (Marañón 2001). Semana tras semana, las placas eran cambiadas de posición en el interior de la cámara para permitir que todas ellas recibieran una cantidad de luz similar; además, ocasionalmente el suelo de cada placa era removido cuidadosamente para homogeneizar las condiciones dentro de la misma. Cuando la identificación de las plántulas resultaba complicada en sus primeros estadios, éstas eran trasplantadas usando sustrato universal a semilleros (Figura 5.4c), y posteriormente a tiestos (Figura 5.4d), donde se permitía su crecimiento hasta que pudieran ser identificadas.

Para facilitar la labor de identificación de las especies en sus primeros estadios, paralelamente y también en placas de Petri, se pusieron a germinar semillas de especies conocidas (recogidas en el campo durante los muestreos). Todo el proceso de revisión de las placas y de identificación de plántulas fue acompañado de un exhaustivo seguimiento fotográfico que sirvió de guía para la identificación en posteriores muestreos.

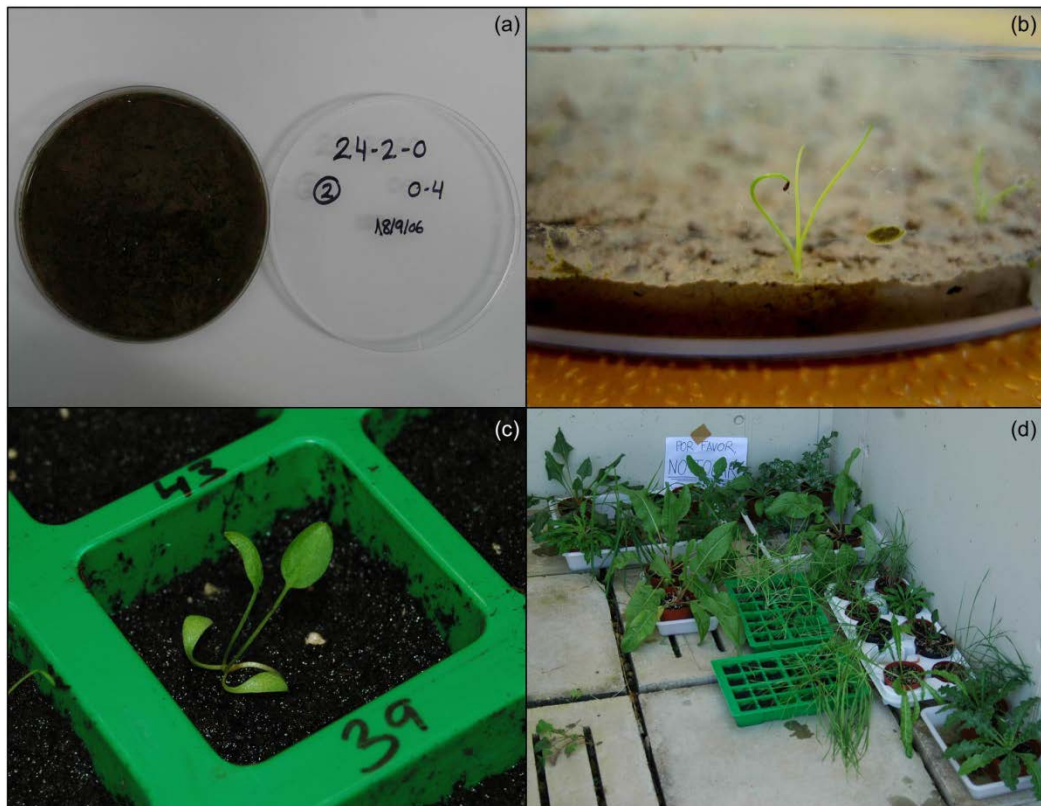


Figura 5.4. Fotografía de (a) placa de Petri etiquetada y abierta durante su revisión, (b) plántula germinada en el interior de una placa, (c) plántula transplantada en un semillero y (d) tiestos y semilleros con plantas de mayor tamaño situadas al aire libre.

5.2.2 Análisis estadístico

La riqueza específica (número de especies), la densidad (número de semillas por metro cuadrado) y la composición taxonómica (abundancia de semillas de cada especie) son los atributos del banco de semillas más estudiados (Thompson 2000; Bedoya-Patiño *et al.* 2010). En el presente capítulo, dichos atributos fueron calculados para todas las muestras revisadas del banco de semillas, siendo empleada en los posteriores análisis la media de los valores en las 3 réplicas de cada punto.

Para comprobar la existencia de diferencias de riqueza y densidad entre las distintas zonas, a lo largo del tiempo, bajo diferentes condiciones de inundación y a distintas profundidades, se realizaron distintos análisis univariantes paramétricos y no paramétricos (según se cumplieran los criterios de normalidad y de homogeneidad de

varianzas). En el caso de la riqueza, pudieron emplearse pruebas paramétricas, concretamente ANOVA para la comparación entre las 5 zonas y ANOVA con medidas repetidas para comprobar diferencias entre los 4 años. En cambio, para las comparaciones de la densidad se tuvieron que emplear pruebas no paramétricas, el test de Kruskal-Wallis entre zonas y el test de Friedman entre años. Dentro de cada zona, cada año se comprobó la existencia de diferencias significativas en los dos parámetros anteriores entre las 8 profundidades muestreadas y entre los 2 tratamientos aplicados sucesivamente. Con el test de Kruskal-Wallis se estudió la variación de riqueza y densidad a distintas profundidades, y con el test de Friedman la variación entre el tratamiento húmedo y el inundado. En todos los análisis con más de dos grupos comparados, siempre que la prueba resultó ser significativa se llevaron a cabo análisis post-hoc (Tukey o Mann-Whitney) para hacer la comparación par a par entre los grupos.

La composición taxonómica del banco de semillas en cada profundidad y con cada tratamiento fue comparada entre todas las combinaciones de zonas y años mediante el Análisis de Similaridad (ANOSIM). A su vez, el Análisis del Porcentaje de Similitud (SIMPER) fue usado para calcular la contribución relativa de cada especie en las posibles diferencias establecidas (Clarke & Warwick 1994). En el caso de detectarse diferencias significativas entre los grupos comparados, éstos fueron ordenados y visualizados gráficamente mediante un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS). La medida de asociación usada en todos estos análisis multivariantes fue el coeficiente de Bray-Curtis, empleando la densidad de cada especie log transformada.

Las especies identificadas pudieron clasificarse según Valdés *et al.* (2007) en 3 grupos según la afinidad de su hábitat característico en el Espacio Natural de Doñana: el grupo 1, formado por especies de los ambientes más húmedos y/o salobres en el que se enmarcan las especies típicas de marisma; el grupo 2, incluye aquellas especies propias de pastizales o herbazales; y el grupo 3, integra todas aquellas especies más generalistas ruderales o arvenses.

En todos los casos se fijó un nivel de significación de 0.05. Para los análisis estadísticos se usaron los programas informáticos IBM SPSS 21.0 (IBM Corp. 2012), PAST 2.14 (Hammer *et al.* 2001) y R versión 3.0.0 (R Core Team 2013).

5.3 Resultados

- Variabilidad en la densidad y en la riqueza específica
 - Entre zonas y años

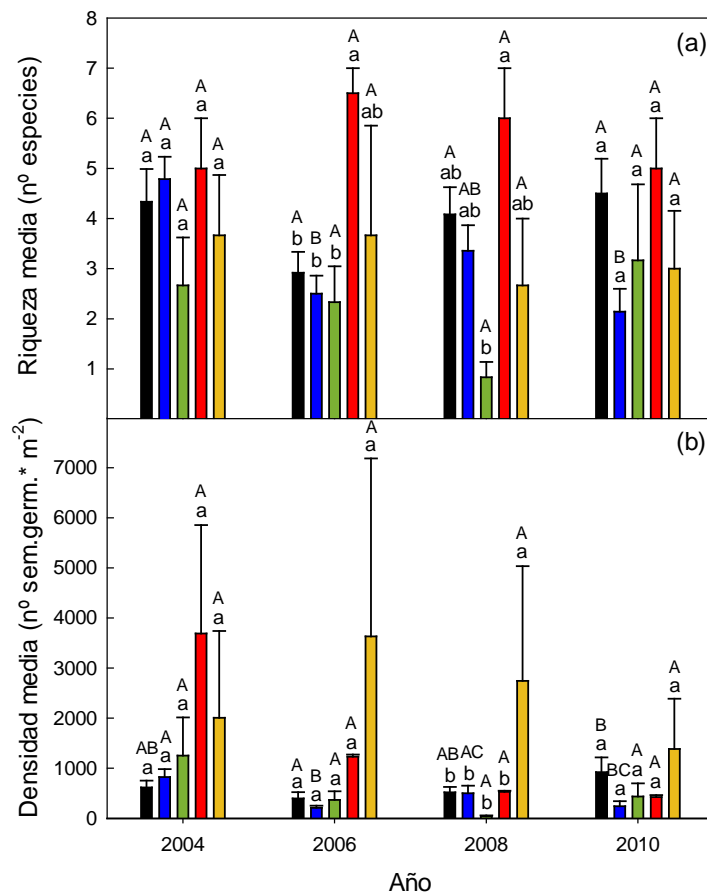


Figura 5.5. a) Riqueza media (nº especies) y b) densidad media (nº semillas germinadas/m²) por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. Barras con diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre las zonas en un mismo año, mientras que con letras mayúsculas indican diferencias significativas entre años en una misma zona ($p < 0.05$; el test de Kruskal-Wallis y de ANOVA para diferencias entre zonas en la densidad media y la riqueza media respectivamente, y el test de Friedman y de ANOVA con medidas repetidas para diferencias entre años en la densidad media y la riqueza media respectivamente).

A nivel general, no se detectaron diferencias significativas entre el conjunto de zonas restauradas y el de las zonas de referencia ni en riqueza ni en densidad (test de Mann-Whitney, $p > 0.05$). Así, con una riqueza media de casi 4 especies por punto, la densidad media dentro de la finca fue de 523 ± 57 semillas/m², mientras que en el conjunto de las zonas de referencia, con una riqueza media de 3.1 ± 0.4 especies, la densidad media fue de 1220 ± 340 semillas/m².

A nivel particular, al comparar ambos parámetros entre zonas, sólo se detectaron diferencias en los años centrales (Figura 5.5a,b). En Reserva del Guadiamar se registró un mayor número de especies que en Caracoles, Travieso y Cangrejo en 2006 y también con respecto a este último en 2008. Únicamente en 2008 se produjeron diferencias en la densidad de semillas entre zonas, siendo en Entremuros superior que en el resto de zonas.

La riqueza específica varió significativamente a lo largo del tiempo únicamente en el Travieso (ANOVA con medidas repetidas: $F=8.23$; $p < 0.001$), donde se ha producido un patente descenso del número de especies medio encontrado por punto desde 5 en 2004 a 2 especies en 2010. En el resto de lugares, estas variaciones no fueron tan acusadas (Figura 5.5a). Y en cuanto a la densidad, las diferencias también volvieron a registrarse sólo dentro de la finca, aunque en este caso en ambas zonas restauradas (Figura 5.5b). Así en Caracoles, el menor valor medio se dio en 2006 con 396 semillas/m² y el mayor en 2010 con 923 semillas/m²; en el Travieso en cambio, osciló durante los tres primeros años con un considerable descenso tras las actuaciones de restauración, pasando de 825 semillas/m² en 2004 a 209 semillas/m² en 2006, y aumentando posteriormente hasta 503 semillas/m² en 2008 para luego mantenerse.

– *A distintas profundidades*

En general, se observa una disminución progresiva en ambos parámetros conforme aumenta la profundidad, produciéndose normalmente un importante descenso a partir del primer estrato, donde se concentra la gran mayoría de las especies y semillas (Figura 5.6). A pesar de esto, sólo se encontraron diferencias significativas a distintas profundidades de riqueza y densidad en ambas zonas de restauración. Concretamente, en la zona de Caracoles, estas diferencias parecen hacerse cada vez más patentes con el paso del tiempo desde la restauración, debido a la progresiva concentración de semillas de cada vez más especies en superficie, siendo en 2010 la zona con mayor densidad media en los primeros centímetros de suelo. Por debajo de 20 cm de profundidad la presencia de semillas fue, salvo excepciones, prácticamente nula, registrándose con frecuencia ciertos repuntes en la capa inmediatamente superior (16-20 cm).

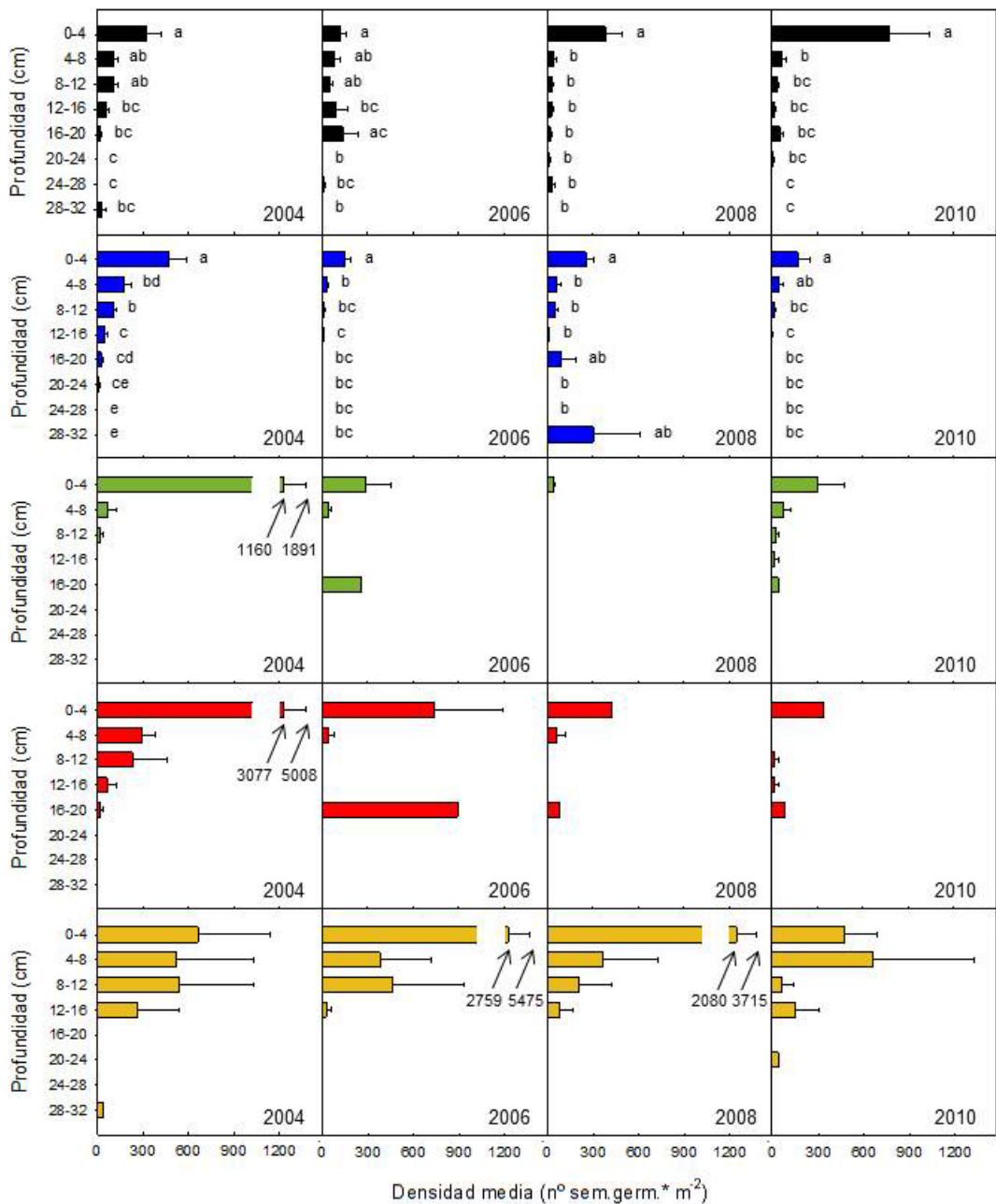


Figura 5.6. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) en cada una de las 8 profundidades muestreadas por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas entre las 8 profundidades ($p < 0.05$; test de Kruskal-Wallis).

– Según el tratamiento

Al comparar riqueza y densidad entre los dos tratamientos sucesivos aplicados a las muestras de suelo con distintos grados de saturación de agua, las únicas diferencias ocurrieron dentro de la finca donde, salvo en Caracoles en 2006 y en Travieso en 2010, ambos parámetros fueron significativamente superiores durante el tratamiento húmedo (Figura 5.7). Cabe destacar también en este sentido, un aparente crecimiento de tales diferencias en la zona no perfilada de la finca desde 2006 como consecuencia de un progresivo aumento tanto del número de especies aparecidas como de la densidad de semillas germinadas durante el tratamiento húmedo. Así, en 2010 el 96% de las especies y el 91% de las semillas germinadas de esta zona se produjo en los primeros 45 días bajo condiciones de saturación del suelo sin exceso de agua.

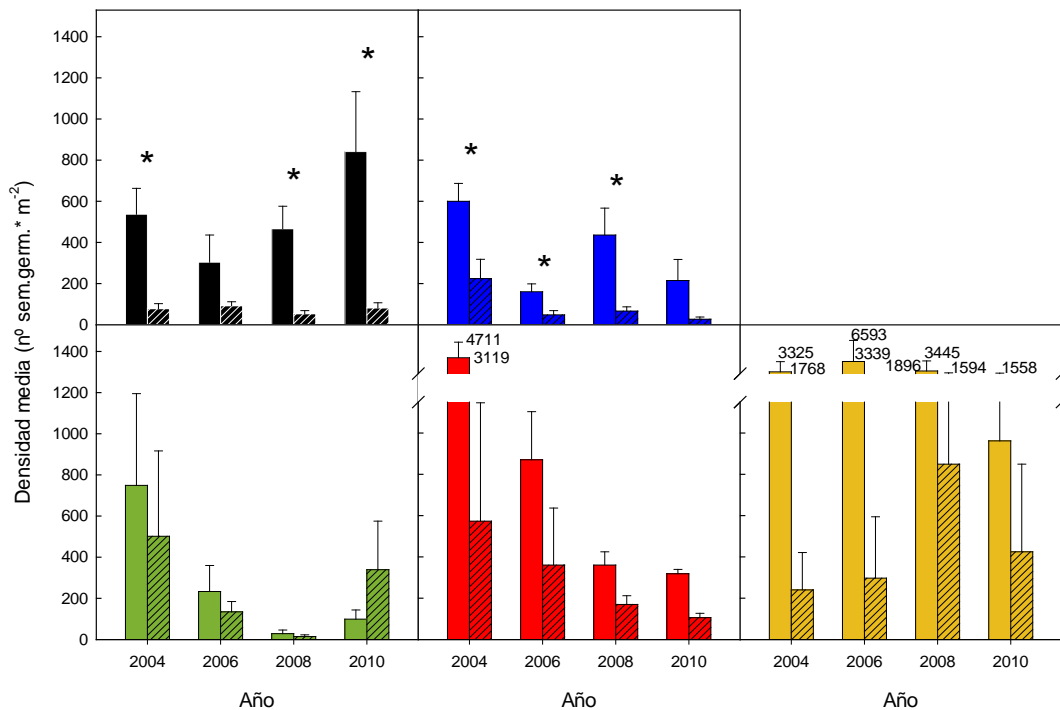


Figura 5.7. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) tras el tratamiento húmedo (barras sin trama) y el tratamiento inundado (▨) por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. El asterisco sobre parejas de barras indica diferencias significativas entre ambos tratamientos ($p < 0.05$; test de Friedman).

- *Composición taxonómica del banco de semillas*

De las 8 profundidades estudiadas, el test ANOSIM sólo detectó diferencias significativas en la composición de especies del banco de semillas en la capa más superficial del suelo (0-4 cm), tanto para el tratamiento húmedo como para el tratamiento inundado. En ninguna de las otras profundidades y para ninguno de los dos tratamientos se encontraron diferencias ni en la composición de especies entre años para una misma zona ni entre zonas para un mismo año, probablemente a consecuencia de los bajos valores de densidad por especie. A continuación se describen los resultados más destacados en la capa más superficial.

A 0-4 cm de profundidad, las únicas variaciones significativas en la abundancia del conjunto de especies entre años durante el tratamiento húmedo (Tabla 5.1) se dieron dentro de Caracoles (ANOSIM, $R_{\text{global}}=0.279$; $p<0.0001$) y de Travieso (ANOSIM, $R_{\text{global}}=0.162$; $p<0.05$). De este modo, en Caracoles la composición del banco de semillas fue igual durante los tres primeros muestreos (de 2004 a 2008) produciéndose el cambio en 2010. Algo similar ocurrió en Travieso donde solamente no hubo diferencias entre 2004 y 2006. El cambio que se produce en la composición del banco de semillas en Caracoles desde los primeros años hasta 2010, se debe principalmente al incremento de especies típicas de pastizales o pastizales húmedos como *Centaureum sp.* y *Polypogon maritimus*, y en menor medida, al ligero aumento de ruderales como *Melilotus sp.* y *Aster squamatus* y de especies de marisma como *Beta macrocarpa*. A su vez, en Travieso los cambios conforme pasó el tiempo se originaron con la proliferación continuada de especies ruderales (como *Lolium sp.* y *Melilotus sp.*) que han ido aumentando su proporción en detrimento de las de ambientes más húmedos (como *Juncus bufonius* y *Spergularia sp.*); sin embargo, gramíneas frecuentes en pastizales e incluso en cultivos (como *Hordeum sp.* y *Phalaris sp.*) fueron bastante abundantes en esta zona en 2004, descendiendo súbitamente tras las actuaciones de restauración.

Tabla 5.1. Densidad media (n° semillas germinadas/m²) por zona y año en la profundidad 0-4 cm para las especies más contribuyentes. El orden de aparición de las mismas indica su importancia según el análisis SIMPER entre zonas y años para la profundidad 0-4 cm durante los tratamientos húmedo e inundado. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la columna “Tr.” se especifica el tratamiento: húmedo (h) y el inundado (i). La tercera columna indica el hábitat característico de cada especie según Valdés *et al.* 2007: C, cultivo; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. Las letras de la fila “≠ intra ZONA” indican las diferencias significativas según el análisis ANOSIM entre años para una misma zona: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■); mientras que la fila “≠ intra AÑO” aquellas entre zonas para un mismo año: 2004 (■), 2006 (■), 2008 (■) y 2010 (■).

Tr.	Especie	Hábitat	Caracoles				Travieso				Cangrejo				Res.Guadiamar				Entremuros			
			04	06	08	10	04	06	08	10	04	06	08	10	04	06	08	10	04	06	08	10
	<i>Lol.sp</i>	RA	11	53	32	53	18	12	39	33											184	226
	<i>Polmar</i>	PH	21	4	21	156	61	18	73	6			7			21		42	14			
	<i>Cen.sp</i>	P,TE	92		205	258	6	3	6	6							85	21				
	<i>Junbuf</i>	TE	46	14	7	4	27	21	21						21	64				14		
	<i>Spe.sp</i>	S	28		4		33	33	9						21	21			71			
	<i>Hor.sp</i>	C, PS, RA		11			142	12	3	6			14					21				
	<i>Mel.sp</i>	RA		4	4	64		9	30	39												
	<i>Artmac</i>	M									120	57	7	28	106	21		64		71		14
h	<i>Betmac</i>	M	18	4	11	71			3	9			7					21				
	<i>Lyt.sp</i>	PH	4		7					49	241	57			1485	106	42					
	<i>Junsub</i>	M									297	57	7		1040				382	792	382	
	<i>Astsqu</i>	RA				32													57	424	764	71
	<i>Placor</i>	P	32		18	7	3	3	21											14		
	<i>Rumden</i>	M			4	18										85	42	64		1132		14
	<i>Pha.sp</i>	P,RA	14			18	15	3														
	<i>Med.sp</i>	RA					3	3			21		7		42					14	57	
	≠ intra ZONA		a	a	ab	b	a	a	b	c												
	≠ intra AÑO		a		ac	a	b		a	a	c		b	b	ac		bc	ab	ac		bc	b
	<i>Polmar</i>	PH	7	18	4	21	112	12	9	3	14	7		57		21	42	21	28			
	<i>Junsub</i>	M									28			21	297				71	184	57	57
	<i>Artmac</i>	M										21	7	50	21						28	
	<i>Lol.sp</i>	RA			4	4	6	3	6												14	
	<i>Lyt.sp</i>	PH									318	35		78	21	276						
	<i>Betmac</i>	M	4		7				3					7				21				
	<i>Cen.sp</i>	P,TE		4	4	4				3							21					
i	<i>Astsqu</i>	RA																		28	566	42
	<i>Rumden</i>	M		4												21	21	21				
	<i>Med.sp</i>	RA		7	4						35										14	
	<i>Junbuf</i>	TE				4	9															
	<i>Anaarv</i>	RA									35	21		7								14
	<i>Spe.sp</i>	S			7			3				7								14		
	≠ intra ZONA																					
	≠ intra AÑO					a				ab				b				ab				ab

A partir de que se efectuaran las actuaciones de restauración en 2004, Caracoles y Travieso siempre tuvieron una composición del banco de semillas semejante entre sí. De manera similar, entre las zonas de referencia nunca hubo diferencias (Tabla 5.1). En éstas, fue habitual el dominio del banco de semillas por parte de especies del grupo 1, características de marismas (como *Arthrocnemum macrostachyum*, *Juncus subulatus* o *Rumex dentatus*) o de pastizales húmedos (como *Lythrum sp.*). Contrariamente, en estas zonas la abundancia de semillas de especies ruderales (grupo 3) fue de poca trascendencia (<20%), aunque en Entremuros durante los últimos años se incrementaron considerablemente debido principalmente a la aparición de *Lolium sp.* y a la considerable presencia de *Aster squamatus*. En esta zona en particular, las especies de pastizales (grupo 2) estuvieron prácticamente ausentes durante todo el estudio (Figura 5.8). Con respecto a los dos puntos de muestreo ajenos a la malla permanente y ubicados en el cauce del Caño Travieso antes y después de su paso por la finca (Figura 5.1), lo más destacable fue que sólo aparecieron semillas en las dos capas más superficiales (0-4 y 4-8 cm). Además resultaron ser, tanto en número de especies como en densidad de las mismas, más pobres que las respectivas zonas de referencia donde se encuentran (Entremuros y Cangrejo). Sin embargo, su composición estuvo íntegramente formada por especies características de marisma, como *Arthrocnemum macrostachyum*, *Juncus subulatus*, *Scirpus litoralis*, *Scirpus maritimus*, *Spergularia sp.* y *Suaeda sp.*.

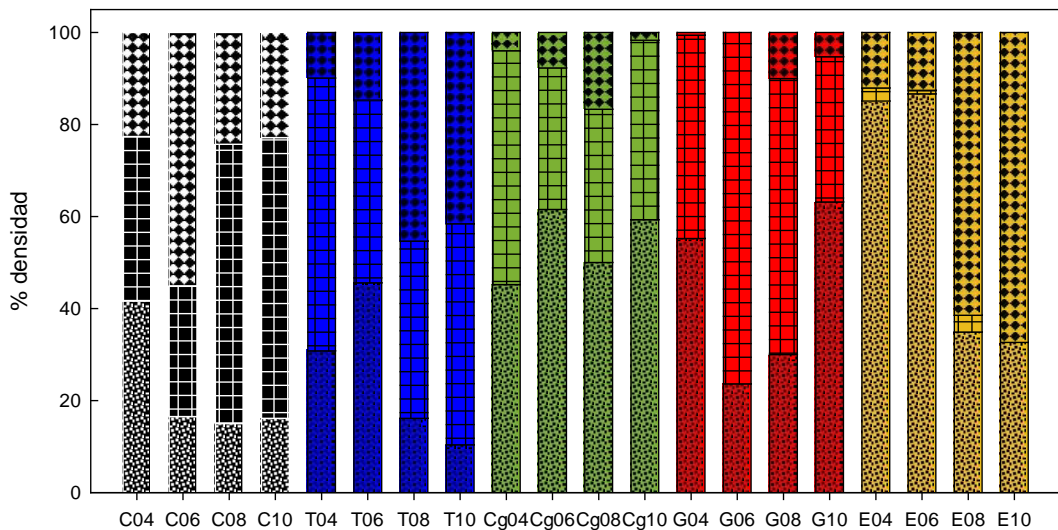


Figura 5.8. Proporción de densidad para cada uno de los 3 grupos de especies establecidos según la afinidad de sus hábitat característicos: grupo 1 (■), grupo 2 (□) y grupo 3 (◆). La relación de las especies que forman cada grupo se encuentra en la Tabla 5.2. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■).

Por otro lado, al comparar las zonas de restauración frente a las de referencia durante el tratamiento húmedo, todos los años se detectó heterogeneidad de especies salvo en 2006 (Tabla 5.1). Aparte de eso, la única similitud de composición de Travieso con alguna de las zonas de referencia se produjo en 2010 con Reserva del Guadiamar. No obstante, Caracoles fue semejante a esta zona durante todo el estudio e incluso a Entremuros hasta 2008.

También a esa profundidad (0-4 cm), pero durante el tratamiento de inundación del suelo, la abundancia del conjunto de especies fue mucho más homogénea tanto a nivel espacial como temporal, apareciendo diferencias sólo entre Caracoles y Cangrejo en 2010 (Tabla 5.1). Durante este tratamiento, *Polypogon maritimus* fue una de las especies más habituales en casi todas las zonas. A pesar de no existir prácticamente diferencias significativas en la composición entre las zonas de referencia ni las restauradas, es destacable la ausencia en estas últimas (Caracoles y Travieso) de especies perennes de marisma que por el contrario resultaron ser bastante abundantes en las zonas de referencia, como *Arthrocnemum macrostachyum* o *Juncus subulatus*.

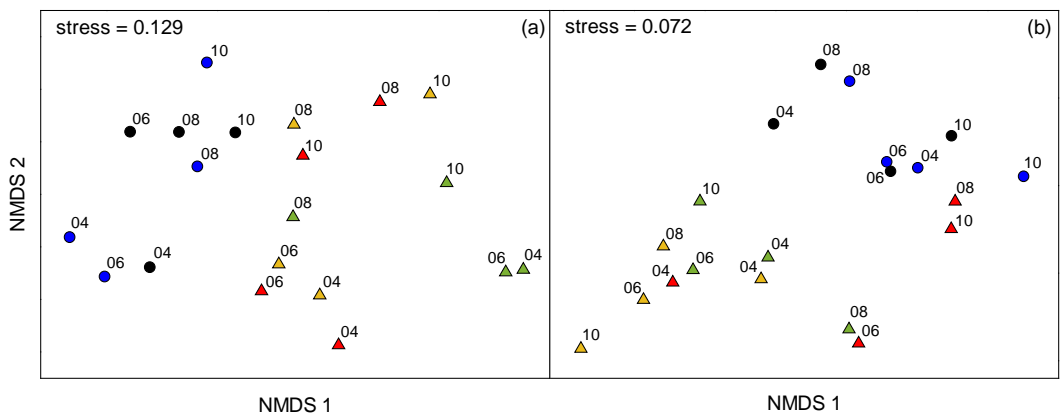


Figura 5.9. NMDS basado en (a) 31 especies aparecidas en 109 puntos a 0-4 cm de profundidad durante el tratamiento húmedo y en (b) 17 especies aparecidas en 62 puntos a 0-4 cm de profundidad durante el tratamiento inundado. Los símbolos representan los centroides para cada año (indicado con números) de los puntos de cada zona: círculos para las zonas de restauración, Caracoles (●) y Travieso (●), y triángulos para las zonas de referencia, Cangrejo (▲), Reserva del Guadiamar (▲) y Entremuros (▲).

La ordenación gráfica de los puntos derivada del análisis NMDS muestra cierta asociación diferenciada entre los centroides de las zonas restauradas y los de las zonas de referencia a 0-4 cm de profundidad, al no existir solapamiento alguno entre dichas

agrupaciones ni en condiciones de humedad (Figura 5.9a) ni de inundación (Figura 5.9b). Aunque, Caracoles pueda parecerse en algunos momentos a ciertas zonas de referencia según los análisis ANOSIM, en esta ordenación gráfica se aprecia una mayor asociación con los puntos de Travieso. Esto se debe a que su composición es bastante más similar a esta última presentando muchas especies en común, sin poderse haber evidenciado diferencias entre ambas zonas en cuanto a riqueza, densidad o composición una vez se efectuaran las labores de restauración en 2004.

Tabla 5.2. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) de todas las especies según la profundidad y la zona (restaurada –RES– o referencia –REF–). Los asteriscos indican densidades <1. Las especies se ordenan en tres grupos por la afinidad de sus hábitats característicos según Valdés *et al.* 2007; el significado de sus siglas aparece en el Listado de abreviaturas, así como el nombre completo de las especies. Además, se indica el ciclo vital de cada una de ellas: anuales (a), perennes (p) y bienales (b).

Grupo	Hábitat	Ciclo vital	Especie	Profundidad (cm)															
				0-4		4-8		8-12		12-16		16-20		20-24		24-28		28-32	
				RES	REF	RES	REF	RES	REF	RES	REF	RES	REF	RES	REF	RES	REF	RES	REF
1	M	p	<i>Artmac</i>		57		6	*	3	*	4		29		3				
1	M	a	<i>Betmac</i>	15	4	6		2		2				1		3		5	
1	TE	a	<i>Damali</i>		8														
1	TE	a	<i>Junbuf</i>	19	5	11	5	11	*	7		1							
1	M	p	<i>Junsub</i>		248		83	*	95		40		3						
1	TE	p	<i>Phraus</i>		7														
1	TE	a	<i>Ranpar</i>		*		2												
1	M	a	<i>Rumden</i>	3	90	*	4					4		1					
1	HS	a	<i>Salsod</i>		*														
1	M	p	<i>Scillit</i>		3														
1	B	p	<i>Scimar</i>	1	2	*			*			1							
1	S	a	<i>Spe.sp</i>	15	9	7	*	6	*	2									
1	M	a	<i>Sua.sp</i>	3	*	*	*												
2	P,TE	a	<i>Cen.sp</i>	69	6	4		*		*		12		1					
2	C, PS, RA	a	<i>Hor.sp</i>	23	3	3													
2	PH	a	<i>Lyt.sp</i>	8	187	4	5	*		1			69						
2	PH	a	<i>Parpyc</i>	1		*													
2	P,RA	a	<i>Pha.sp</i>	8		1		*		*									
2	P	a	<i>Placor</i>	10	2														
2	PH	a	<i>Polmar</i>	69	21	22	4	13	2	4		6	7						
2	P	b	<i>Scolac</i>	4															
3	RA	a	<i>Anaarv</i>	2	14			*											
3	RA	b	<i>Astsqu</i>	4	133	*	57	*	2										
3	RA	a	<i>Branig</i>			*		*										3	
3	RA	a	<i>Cheopu</i>	*		*				*									
3	RA	p	<i>Conarv</i>	*															
3	RA	a	<i>Corsqu</i>	2	2	*	*												
3	RA	p	<i>Foevol</i>	4		3		3		1									
3	RA	a	<i>Gerdis</i>		*			*										3	
3	RA	a	<i>Lol.sp</i>	34	29	3		2		*		3							
3	RA	a	<i>Med.sp</i>	2	16		*	*	*									3	
3	RA	a	<i>Mel.sp</i>	19		8		7		*		11	13		3			31	
3	RA	b	<i>Picech</i>							*									
3	RA	a	<i>Sonole</i>	2		*		*											
			<i>Sin.ident</i>	10	14	2	8	2		2		4							

De todas las semillas germinadas, en las zonas restauradas el 95% pertenecieron a especies anuales, frente al 3% de perennes; en cambio, en las zonas de referencia las anuales supusieron tan solo un 37% mientras que las perennes el 47%. El resto fueron especies con ciclo de vida bienal. Al analizar la composición de semillas por profundidades tanto en el conjunto de las zonas restauradas como en las zonas de referencia (Tabla 5.2), se pudo comprobar que casi todas las especies aparecieron en la capa más superficial donde además se dieron las mayores densidades. A partir de ahí, se produjo un descenso gradual generalizado de dichas densidades conforme aumentaba la profundidad. No obstante, se observaron ciertos repuntes a 16-20 cm de algunas especies como *Arthrocnemum macrostachyum*, *Rumex dentatus*, *Centaurium sp.*, *Lythrum sp.*, *Polypogon maritimus* o *Melilotus sp.*. Tras esa profundidad, la presencia de semillas fue testimonial. De todas las especies aparecidas, a nivel general *Juncus subulatus* presentó las mayores densidades en los 4 primeros estratos. En cambio, los otros dos helófitos aparecidos, *Scirpus maritimus* y *Scirpus litoralis*, únicamente se registraron de manera presencial.

5.4 Discusión

Los cambios ambientales inducidos en la finca tras las actuaciones de restauración, se vieron reflejados en el banco de semillas tanto de la zona no perfilada de Caracoles como del cauce perfilado del Caño Travieso, a través de diversas variaciones estructurales y del dinamismo en la composición de especies germinadas a lo largo del período de estudio.

En la zona no perfilada de Caracoles, el significativo aumento registrado en la densidad de especies (no en la riqueza) derivó en diferencias en la composición taxonómica entre 2010 y los primeros años. Esto parece estar asociado a una progresiva concentración de semillas en superficie y cuya germinación tendió a incrementarse en las condiciones menos extremas de humedad (suelos saturados no inundados). Este tipo de tendencia puede suponer un hándicap para la recuperación de la vegetación original a través del banco de semillas, ya que este aumento de densidad no se traduce en un aumento significativo de especies en esta zona. Consecuentemente, se puede estar produciendo un posible estancamiento de su diversidad, es decir, cada vez hay más semillas pero de las mismas especies. Además, la entrada de nuevas especies de marisma a esta zona es muy leve y por ello, mínima su repercusión. La explicación ecológica puede estar seguramente en una mayor producción de semillas de la vegetación existente (Jutilla 2001; Middleton 2003), usada como estrategia competitiva por las especies anuales de pastizales que se fueron estableciendo con el paso del tiempo en esta zona. Sin embargo, el incremento de las especies de pastizal en esta zona se debió principalmente al aumento de *Centaureum sp.* y *Polypogon maritimus*. A pesar de que la identificación de especies del género *Centaureum* resultó ser imposible, teniendo en cuenta la vegetación establecida en la superficie (Capítulo 3), lo más probable es que éstas fueran *C. erythraea* o *C. spicatum*, siendo la primera típica de pastizales o herbazales, mientras que la segunda aparece en zonas húmedas y bordes de cursos de agua, preferentemente sobre suelos salinos o salobres en lugares temporalmente encharcados (Valdés *et al.* 2007). También *P. maritimus* aparece normalmente asociada a condiciones húmedas en el espacio de Doñana y buena prueba de ello fue su notable respuesta al tratamiento de inundación. Es por ello, que el aumento de estos taxones bien puede apuntar hacia la recuperación parcial de los regímenes naturales de inundación que se está produciendo en la finca desde las actuaciones de restauración, a pesar de estar aún muy condicionados por las lluvias (Capítulo 3).

En el Travieso, la acción de un perfilado de 7 cm de media en todo el cauce (Capítulo 4) parece haber tenido rápidas aunque parciales repercusiones positivas sobre el banco de semillas. Así, a pesar de no apreciarse una clara tendencia debido a cierto

repunte en 2008, se redujo considerablemente tanto el número de especies como la cantidad de semillas presentes en el suelo tras las actuaciones de restauración. Esto era previsible dado que la capa más superficial del suelo concentra la mayor parte de las semillas (Roberts 1981). Dicho declive fue especialmente intenso en el banco de semillas de las gramíneas *Hordeum sp.* y *Phalaris sp.*, que aunque fueron poco empleadas en los cultivos de la finca (Capítulo 1) bien pudieron estar asociadas a éstos como malas hierbas, siendo lo habitual su presencia en pastizales. Sin embargo en el Travieso, no fue hasta 2010 cuando se dejaron de detectar diferencias de riqueza o densidad entre las distintas profundidades y entre ambos tratamientos. En este sentido, esas dos particularidades revelaron una evidente homogeneización estructural semejante a la encontrada en todas las zonas de referencia. Por el contrario, en términos de composición su divergencia fue manifiesta con respecto a estas zonas, debido a la dirección tomada por los continuos cambios producidos en superficie año tras año desde 2006 en Travieso. Tales cambios parecen indicar una cierta ruderalización de su banco de semillas en los últimos años debido a la progresiva proliferación de especies, como *Lolium sp.* y *Melilotus sp.*, en detrimento de otras más especialistas de ambientes temporalmente inundados (como *Juncus bufonius* y *Spergularia sp.*) cuyo avance cabría esperar tras el perfilado del Travieso. Como indican algunos autores (Hölzel & Otte 2003; Hausman *et al.* 2007; Beas *et al.* 2013), la remoción de sedimentos en actuaciones de restauración puede servir como mecanismo para eliminar especies exóticas y malas hierbas del banco de semillas. Este aparente contrasentido puede deberse a las condiciones ambientales creadas justo después de la eliminación de los primeros centímetros de suelo en 2004. Al no ser estas condiciones lo suficientemente estresantes (principalmente en cuanto al hidropérido y la salinidad; Capítulo 4), unido al hecho de tratarse de un terreno desprovisto de vegetación, esto permitió que algunas especies generalistas con semillas persistentes presentes en capas inferiores del suelo tuvieran la oportunidad de establecerse. Este posible aspecto perjudicial de la remoción de suelo superficial también fue puesto de manifiesto por Bakker & Berendse (1999). Otra posibilidad pudo ser la llegada de propágulos desde los alrededores, donde estas especies fueron bastante abundantes (Capítulo 3); aunque esta opción parece menos probable dado el descenso de la riqueza y densidad del banco de semillas en Travieso tras el perfilado. Por todo ello, actuaciones en proyectos de restauración que supongan la retirada de suelos deberían ser realizadas con las máximas precauciones posibles, ya que el efecto positivo que se busca, en este caso, eliminando los aportes de sedimentos que se fueron depositando durante varias décadas por labores de labranza en el cauce anulado del caño, puede no serlo para el banco de semillas.

A pesar de detectarse muy pocas diferencias significativas en riqueza y densidad entre las zonas restauradas y las marismas de referencia, el banco de semillas presente en éstas últimas se ha caracterizado por una gran homogeneidad espacial y temporal en todos

los parámetros objeto de este estudio, incluyendo su distribución en profundidad y la germinación durante los distintos tratamientos aplicados. Esta elevada estabilidad estructural, junto con una composición apenas variable y rica en especies típicas de ambientes temporalmente encharcados, salobres, de marismas o de bordes de arroyos y ríos (incluidas en el grupo 1; Tabla 5.2), marcaron las diferencias encontradas con respecto a las zonas restauradas (Figura 5.9). Los casos más llamativos son los que hacen referencia a especies perennes propias de estadios avanzados de sucesión en este ecosistema. Así, *Arthrocnemum macrostachyum* y *Juncus subulatus*, especies características de agrupaciones vegetales de suma importancia en la marisma interior de Doñana como el “almajar” y el “almajar mixto”, correspondientes a la asociación *Arthrocnemo glauci-Juncetum subulati* Brullo & Furnari 1976 (Rivas-Martínez *et al.* 1980; García-Viñas *et al.* 2005), fueron muy abundantes en el banco de semillas de las zonas de referencia y estuvieron prácticamente ausentes en el de Travieso y Caracoles. Por otro lado, conviene destacar la escasa densidad registrada de los helófitos *Scirpus maritimus* y *Scirpus littoralis*, dominantes del “castañuelar” y del “bayuncar”, correspondientes a las asociaciones *Scirpetum maritimi* (Christiansen 1934) R. Tx. 1937 y *Scirpetum compacto-littoralis* Br-Bl. 1931 em. respectivamente (Rivas-Martínez *et al.* 1980; García-Viñas *et al.* 2005), a pesar de constituir parte de las comunidades de perennes presentes en las zonas de referencia (Capítulo 2). Pero dentro de la marisma no mareal de Doñana, esta última circunstancia no ha sido exclusiva del entorno de Caracoles ya que en algunos estudios estas especies no aparecieron (Marañón 1998) o bien, en el caso concreto de *S. maritimus*, no se encontraron semillas viables por debajo de 4 cm (Espinar *et al.* 2005). Otro de los motivos puede ser, como apunta Espinar *et al.* (2005), la elevada flotabilidad de las semillas de este género (especialmente de *S. maritimus*), al propiciar una rápida refluotación de las semillas y evitando así que éstas queden atrapadas en las grietas del suelo que se cierran al comenzar las inundaciones.

El papel que juegan las grietas sobre la estructura del banco de semillas puede ser relativamente importante (Harper 1977) al funcionar como vector de dispersión secundaria de las semillas a través del perfil del suelo (Espinar & Clemente 2007). Además, por esta razón pueden alterar el habitual gradiente descendente de semillas viables con la profundidad, por el que normalmente se encuentran más enterradas las semillas más longevas (Thompson 1997). La presencia de grietas en el suelo durante el verano es bastante habitual en la marisma de Doñana (Clemente *et al.* 1998), puesto que la aparición de éstas se ve favorecida en ambientes con alternancia de estaciones secas y húmedas, con presencia de materiales finos en el suelo (como arcillas) y con elevadas concentraciones de sales (Nichols & Grismer 1997; Hallett & Newson 2005). Espinar *et al.* (2005) asocian la distribución bimodal de especies helofíticas (con un repunte también a 16-20 cm), al hecho de que la profundidad media de las grietas presentes en la marisma

de Doñana se encuentra en torno a 20 cm (Clemente *et al.* 1998); de ese modo, la mayoría de las semillas que caen a través de las grietas tienden a depositarse cerca del fondo de las mismas. A su vez, este fenómeno parece explicar la distribución bimodal en el perfil del suelo que presentaron algunas especies aparecidas de este trabajo (como *Arthrocnemum macrostachyum*, *Rumex dentatus*, *Centaureum sp.*, *Lythrum sp.*, *Polypogon maritimus* o *Melilotus sp.*), que alcanzaron sus mayores densidades tanto en superficie como a 16-20 cm. Desgraciadamente, esta presencia de semillas viables en profundidad no parece ser demasiado trascendente de cara a la restauración ya que la mayor parte de ellas pertenecen a especies poco interesantes o bien se dan en las zonas de referencia.

El contenido en especies anuales también influyó drásticamente en las diferencias establecidas entre las zonas de referencia y las restauradas (37% y 95% respectivamente). A pesar de ello, éstas no siempre aparecieron con mayores densidades donde cabría esperar. Mientras que algunas especies características de hábitats susceptibles de sufrir cierta inundación (incluidas en el grupo 1; Tabla 5.2), aparecieron más vinculadas a las zonas de referencia, como *Rumex dentatus* y *Damasonium alisma*, otras en cambio destacaron en mayor medida en el banco de semillas de las zonas restauradas, como *Juncus bufonius*, *Spergularia sp.* y *Beta macrocarpa*. Conforme pasaba el tiempo, las dos primeras experimentaron un retroceso tanto en Caracoles como en Travieso. Por el contrario, también se dio la situación inversa, existiendo especies ruderales (incluidas en el grupo 3; Tabla 5.2) que predominaron en alguna zona de la marisma aparentemente bien conservada. Así, en Entremuros se produjo un rápido incremento en la proporción de este tipo de especies en los últimos años, como consecuencia del despeque de la germinación de *Lolium sp.* durante el tratamiento húmedo y de *Aster squamatus* durante el húmedo y el inundado. En el primer caso, este fenómeno parece estar bastante relacionado, con la distribución exclusiva que presenta la comunidad anual dominada por *Lolium rigidum* en esta zona de referencia (Capítulo 2); y en el segundo caso, *Aster squamatus* se trata de una especie exótica procedente del continente americano y muy invasora de medios ruderalizados y humedales en general salobres, con lo que su presencia puede ser achacable a una entrada de semillas desde cultivos de regadío ubicados aguas arriba en la cuenca del río Guadiamar, ambientes bastante alterados en los que esta especie se comporta como mala hierba.

La comparación de los resultados del presente estudio con respecto a otros realizados anteriormente en las marismas no mareales de Doñana sobre el banco de semillas resultó compleja. Mientras que algunos se centraron exclusivamente en el contenido de macrófitos acuáticos (Grillas *et al.* 1993; Espinar & Clemente 2007), otros estudiaron sólo lo referente a los helófitos autóctonos de la marisma no mareal de Doñana (Espinar *et al.* 2005). Únicamente Marañón (1998) estudió el banco de semillas en una

comunidad próxima a las aquí consideradas. Este autor describe un banco de semillas dominado por especies anuales (80-100%) de manera similar a ambas zonas restauradas (95%), compartiendo además muchas de sus especies más abundantes (*Plantago coronopus*, *Juncus bufonius*, *Centaureum pulchellum* o *Polypogon maritimus*). No obstante, la densidad media registrada en el presente estudio fue muy inferior a la de aquél (unas 49000 semillas/m²), donde tan solo 3 especies significaron más del 70% (*Plantago coronopus*, *Juncus bufonius* y *Trisetaria panicea*). Tales discrepancias parecen deberse a motivos meramente metodológicos. En su caso, se trata de un muestreo realizado únicamente en un año (en 1989), sobre una comunidad más específica que se corresponde a la comunidad tipo 2 de García *et al.* 1993 (formada por pastizales mezclados con arbustos dispersos de *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*), a una profundidad también más concreta (únicamente 0-4 cm) y con diferente procedimiento de germinación (realizaron dos tandas de 8 meses cada una en invernadero). Por esta razón es conveniente realizar estas equiparaciones con mucha precaución.

La comparación entre la composición del banco de semillas y la vegetación en superficie ha sido objeto de muchos estudios en ambientes muy diversos, siendo bastante frecuente la baja similitud entre ambas partes, incluso en ausencia de cualquier perturbación. Esto se debe en parte a que el banco de semillas puede acumular especies predominantes de diferentes estadios de sucesión ecológica dependiendo de la longevidad de las semillas (Davy 2002); y así normalmente, la similitud entre la vegetación y el banco de semillas es cada vez menor conforme avanza la sucesión (Thompson 2000; Luzuriaga *et al.* 2005). También, esa disparidad es habitual en humedales (Van der Valk 1981; Wilson *et al.* 1993; Ungar & Woodell 1996), no siendo la marisma de Doñana una excepción (Marañón 1998). Sin embargo, en comparación con los humedales, los pastizales presentan mayor grado de similitud, e incluso en caso de perturbación, éste aumenta con el tiempo transcurrido (Hopfensperger 2007). Aunque en el presente trabajo no se ha cotejado dicha similitud, al analizar la información de forma general se comprobó que, como ocurre en los pastizales, la composición del banco de semillas parece reflejar de manera bastante aproximada la comunidad vegetal establecida en la superficie de la finca Caracoles (Capítulos 3 y 4), dominada por especies anuales, principalmente características de pastizales y arvenses o ruderales y en su mayoría, gramíneas y compuestas. Éste es uno de los rasgos más representativos del legado biológico de los campos de cultivo abandonados (Mauchamp *et al.* 2002; Buisson & Dutoit 2004; Römermann *et al.* 2005; Buisson *et al.* 2006; Hobbs & Cramer 2007; Standish *et al.* 2007; Cramer *et al.* 2008; Rosef 2008). En éstos, las condiciones creadas con el cese de la actividad agrícola favorece la aparición de malas hierbas o ruderales, que poseen escaso interés de cara a la restauración y que además suelen presentar una

mayor persistencia en el suelo (Bakker & Berendse 1999). Esto explica la práctica ausencia de especies nativas perennes pertenecientes a estadios avanzados de la sucesión en ambas zonas restauradas, cuya baja persistencia inhibe su viabilidad tras largos períodos de permanencia en el suelo.

En definitiva, tras haber diagnosticado el estado de conservación del banco de semillas en las zonas restauradas de la finca Caracoles, podemos afirmar que éste actúa como factor limitante para la revegetación natural basada en la sucesión espontánea. Dándose estas circunstancias, la posibilidad de restaurar este tipo de ambientes únicamente a partir del banco de semillas es bastante remota (Warren *et al.* 2002; Cramer *et al.* 2008; Dölle & Schmidt 2009) y por tanto, se hacen necesarias otras fuentes de semillas presentes en el entorno en forma de poblaciones remanentes de vegetación nativa (Bonet 2004).

5.5 Bibliografía

- Adams, C.R. & Steigerwalt, N.M. (2008). Methodology for wetland seedbank assays. En: Environmental Horticulture Department, Florida Cooperative Extension Service, IFAS, University of Florida, Gainesville, FL. EDIS, ENH1090.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998). Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, London, UK.
- Baker, H.G. (1989). The Ecology of Soil Seed Banks. Some Aspects of Natural History of Seed Banks. Academic Press, San Diego, California.
- Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., & Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490.
- Bakker, J.P. & Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 63-68.
- Beas, B.J., Smith, L.M., Hickman, K.R., LaGrange, T.G. & Stutheit, R. (2013). Seed bank responses to wetland restoration: do restored wetlands resemble reference conditions following sediment removal?. *Aquatic Botanic*, 108: 7-15.
- Bedoya-Patiño, J.G., Estévez-Varón, J.V. & Castaño-Villa, G.J. (2010). Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14: 77-91.
- Bekker, R.M., Verweij, G.L., Smith, R.E.N., Reine, R., Bakker, J.P. & Schneider, S. (1997). Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives?. *Journal of Applied Ecology*, 34: 1293-1310.
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213-233.
- Bossuyt, B. & Honnay, O. (2008). Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, 19: 875-884.
- Buisson, E. & Dutoit, T. (2004). Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology*, 174: 371-384.
- Buisson, E., Dutoit, T., Torre, F., Römermann, C. & Poschlod, P. (2006). The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115: 6-14.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council. UK. 141 p.

- Clemente, L., García, L.V. & Siljeström, P. (1998). *Suelos del Parque Nacional de Doñana*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., & Standish, R.J. (2008). What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 104-112.
- Davy, J. (2002). Establishment and manipulation of plant populations and communities in terrestrial systems. En: Perrow, M., Davy, J. (Eds.), *Handbook of Ecological Restoration*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 223-241.
- Dölle, M. & Schmidt, W. (2009). The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. *Applied Vegetation Science*, 12: 415-428.
- Espinar, J.L., Thompson, K. & García, L.V. (2005). Timing of seed dispersal generates a bimodal seed bank depth distribution. *American Journal of Botany*, 92: 1759-1763.
- Espinar, J.L. & Clemente, L. (2007). The impact of vertic soil cracks on submerged macrophyte diaspore bank depth distribution in Mediterranean temporary wetlands. *Aquatic Botany*, 87: 325-328.
- Galatowitsch, S.M. & Van der Valk, A.G. (1996). The vegetation of restored and natural prairie wetlands. *Ecological Applications*, 6: 102-112.
- García, L.V., Marañón, T., Moreno, A. & Clemente, L. (1993). Above ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 4: 417-424.
- García-Viñas, J.I., Mintegui, J.A. & Robredo, J.C. (2005). *La vegetación en la marisma del Parque Nacional de Doñana en relación a su régimen hidráulico*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. 297 p.
- González-Alday, J., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. (2009). Soil seed bank formation during early revegetation after hydroseeding in reclaimed coal wastes. *Ecological Engineering*, 35: 1062-1069.
- Grillas, P., García-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., Duarte, C. M., Tan Ham, L. & Grossmann, A. (1993). Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* 94: 1-6.
- Hallett, P.D. & Newson, T.A. (2005). Describing soil crack formation using elastic-plastic fracture mechanics. *European Journal of Soil Science*, 56: 31-38.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9.
- Harper, J.L. (1977). *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Haukos, D.A. & Smith, L.M. (1993). Seed-bank composition and predictive ability of field vegetation in playa lakes. *Wetlands*, 13: 32-40.

- Hausman, C.E., Fraser, L.H., Kershner, M.W. & Szalay, F.A. (2007). Plant community establishment in a restored wetland: Effects of soil removal. *Applied Vegetation Science*, 10: 383-390.
- Hobbs, R.J. & Cramer, V.A. (2007). Old field dynamics: regional and local differences, and lessons for ecology and restoration. *Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland*, Island Press, pp. 309-317.
- Hölzel, N. & Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, 6: 131-140.
- Hopfensperger, K.N. (2007). A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116: 1438-1448.
- Hutchings, M.J. & Russell, P. J. (1989). The seed regeneration dynamics of an emergent salt marsh. *Journal of Ecology*, 77: 615-637.
- IBM Corp. Released (2012). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0*. Armonk, NY: IBM Corp.
- Jutila, H.M. (2001). Effect of flooding and draw-down disturbance on germination from a seashore meadow seed bank. *Journal of Vegetation Science*, 12: 729-738.
- Keddy, P.A. (2000). *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Olano, J. & Loidi, J. (2005). Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica*, 27: 57-66.
- Marañón, T. (1998). Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 9: 371-378.
- Marañón, T. (2001). Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC, AEET, Madrid, 153-181.
- Mauchamp, A., Chauvelon, P. & Grillas, P. (2002). Restoration of floodplain wetlands: opening polders along a coastal river in Mediterranean France, Vistre marshes. *Ecological Engineering*, 18: 619-32.
- Mayor, J.P. & Dessaint, F. (1998). Influence of weed management strategies on soil seedbank diversity. *Weed Research*, 38: 95-106.
- Middleton, B.A. (2003). Soil seed banks and the potential restoration of forested wetlands after farming. *Journal of Applied Ecology*, 40: 1025-1034.
- Nichols, J.R. & Grismer, M.E. (1997). Measurement of fracture mechanics parameters in silty-clay soils. *Soil Science*, 162: 309-322.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

- Reiné-Viñales, R. J. (1998). El banco de semillas del suelo en comunidades pratenses de montaña, con distintos regímenes de gestión agrícola. Tesis doctoral.
- Rivas-Martínez, S., Costa, M., Castroviejo, S. & Valdés, E. (1980). La vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-190.
- Roberts, H.A. (1981). Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-56.
- Römermann, C., Dutoit, T., Poschlod, P. & Buisson, E. (2005). Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological conservation*, 121: 21-33.
- Rosef, L. (2008). Germinable soil seed banks in abandoned grasslands in central and western Norway and their significance for restoration. *Applied Vegetation Science*, 11: 223-230.
- Simpson, R.L., Leck, M.A. & Parker, V.T. (1989). Seed banks: general concepts and methodological issues. En: *Ecology of soil seed banks*. Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpsons R.L. (Eds.). Academic Press, San Diego, California, 3-8.
- Smith, L.M. & Kadlec, J.A. (1983). Seed banks and their role during drawdown of a North American marsh. *Journal of Applied Ecology*, 20: 673-684.
- Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L. & Hobbs, R.J. (2007). Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in Western Australia. *Journal of Applied Ecology*, 44: 435-445.
- Thompson, K. (1997). *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity* (Vol. 1). Cambridge University Press.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of seed banks. En: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition. Fenner, M. (Ed.). CAB International, Wallingford, UK.
- Thompson, K. & Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- Ungar, I.A. & Woodell, S.R.J. (1996). Similarity of seed banks to aboveground vegetation in grazed and ungrazed salt marsh communities on the Gower Peninsula, South Wales. *International Journal of Plant Sciences*, 157: 746-749.
- Valdés, B., Girón, V., Sánchez-Gullón, E. & Carmona, I. (2007). Catálogo florístico del Espacio Natural de Doñana (SO de España). Plantas vasculares. *Lagascalía*, 27: 73-362.
- Van der Valk, A.G. (1981). Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 62: 688-696.
- Warren, J., Christal, A. & Wilson, F. (2002). Effects of sowing and management on vegetation succession during grassland habitat restoration. *Agriculture, ecosystems & environment*, 93: 393-402.
- Wienhold, C. E. & Van der Valk, A.G. (1989). The impact of duration of drainage on the seed banks of northern prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany*, 67: 1878-1884.

- Wilson, S.D., Moore, D.R.J. & Keddy, P.A. (1993). Relationship of marsh seed banks to vegetation patterns along environmental gradients. *Freshwater Biology*, 29: 361-370.
- Wolters, M. & Bakker, J.P. (2002). Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh. *Applied Vegetation Science*, 5: 55-62.
- Zobel, M., Van der Maarel, E. & Dupré, C. (1998). Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, 1: 55-66.

DISCUSIÓN GENERAL

En la presente tesis doctoral se analizan los principales procesos ecológicos que han tenido lugar en la finca Caracoles durante los 6 años siguientes a la 1ª fase de restauración de la Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005 que fue ejecutada en 2004. A lo largo de la misma, se exponen los principales resultados obtenidos tras el seguimiento de la comunidad vegetal y de los factores ambientales, prestando especial atención a los cambios producidos tanto espacial como temporalmente. En este sentido, el diseño metodológico empleado permitió cubrir los potenciales gradientes ambientales tanto dentro de la zona restaurada como en las zonas de referencia circundantes. Dentro de la finca, el Caño Travieso requirió ser tratado con independencia al resto, dado su carácter fluvial (a pesar de su falta de funcionalidad hasta la fecha) y motivado también por su perfilado (generando nuevas condiciones ambientales). En el resto de la zona restaurada se ha permitido un proceso de sucesión secundaria desde el abandono de los cultivos. Por otro lado, fue necesaria la distinción entre especies anuales y perennes, debido a la diferencia entre sus ciclos vitales y sus implicaciones de cara a la restauración. Además, el estudio del banco de semillas ha permitido evaluar su estado así como su trascendencia en el proceso de sucesión ecológica tras las actuaciones de restauración.

La Actuación nº 6 contemplaba la restauración del Caño Travieso y de la finca Caracoles a través de una serie de obras de ingeniería que permitieran recuperar sus aportaciones hídricas y su configuración original, devolviéndole su conexión natural con el resto de la marisma de Doñana. Anuladas las limitaciones estructurales iniciales, la restauración adquiere un enfoque pasivo, por el que la revegetación natural se basa en el proceso de sucesión espontánea. La velocidad y alcance de este proceso, ya de por sí lento en ambientes muy alterados, dependerá en gran medida de la dirección y la magnitud de los cambios ambientales derivados de las actuaciones de restauración. Sin embargo, las transformaciones que sufrió la marisma fueron severas e irreversibles en gran medida, por lo que es descartable una hipotética recuperación de las condiciones prístinas, no pudiéndose volver al estado de naturalidad original. La incertidumbre de hacia qué estado se dirigen pues las comunidades estudiadas dependerá en primer lugar de dónde se sitúe el horizonte temporal y, en segundo lugar, de la trayectoria que tomen en función del proceso de sucesión ecológica. En este sentido, la capacidad predictora de este estudio resulta bastante limitada debido en gran parte a la importante dependencia climática del funcionamiento de la marisma no mareal, y más aún cuando está limitada su funcionalidad. Es por ello fundamental que el presente proyecto se aborde con un enfoque flexible dentro del marco de la Gestión Adaptativa. Así, las acciones son emprendidas de

manera experimental y sus resultados sirven para la toma de decisiones y el posterior diseño de las futuras actuaciones que permitan una mejor gestión integrada de este espacio. De esta forma, las limitaciones son redirigidas, creando excelentes oportunidades experimentales y de aprendizaje, y consecuentemente reduciendo incertidumbres y riesgos de conseguir un resultado indeseable.

Con el diseño metodológico empleado en esta tesis doctoral se ha podido comprobar la relevancia de ciertos aspectos para el correcto seguimiento de comunidades vegetales. Así, en ambientes con gran variabilidad climática intra e interanual, como lo es la marisma de Doñana, es de vital importancia la realización de seguimientos con carácter anual para poder detectar el mayor rango de posibilidades ambientales y por tanto reducir el riesgo de perder información de interés. Esta consideración adquiere aún mayor importancia en el caso de que en la comunidad vegetal predominen las especies anuales, pues éstas reflejan mejor dicha variabilidad. No obstante, como se constata en el Capítulo 2, el estudio de la distribución espacial y temporal de las comunidades de especies perennes, por un lado permite determinar en cierta medida la distribución de las comunidades anuales asociadas a ellas, y en segundo término, puesto que se tratan de las dominantes y las estructuralmente más importantes en las zonas de referencia, su seguimiento permite detectar posibles cambios direccionales en las comunidades de referencia (*moving target*). Paralelamente, al igual que se requieren seguimientos anuales y a largo plazo para captar la mayor parte de esta variabilidad temporal, ocasionalmente es necesaria la selección de varias zonas de referencia para cubrir la mayor parte del rango ambiental de la zona restaurada, sobre todo al tratarse de lugares que presentan una considerable heterogeneidad y un gran tamaño. En el caso de la finca Caracoles, la elevada fragmentación de la marisma adyacente por medio de diques hacia el norte y hacia el este, el reducido tamaño de algunas zonas aledañas, el variable estado de conservación, así como la diferenciada distribución espacial de las comunidades perennes entre ellas, llevó a seleccionar finalmente 5 zonas de referencia. Todas éstas abarcaron colectivamente los rangos de elevación y las condiciones ambientales de la zona restaurada, no siendo ninguna de ellas representativa de manera individual.

Tras haber analizado y discutido los resultados más destacados obtenidos durante el período 2004-2010 (y en algunos casos hasta 2011), es posible realizar una valoración de la 1ª fase de restauración. En general, dichas actuaciones han sido decisiones acertadas de cara a la recuperación ambiental de la finca Caracoles, y sus repercusiones son ya constatables en ciertos aspectos en la matriz ambiental. Así, la recuperación de la integridad de la finca con su entorno, la anulación del sistema artificial de drenaje y la recuperación del perfilado original del Caño Travieso, han favorecido muchos de los procesos ecológicos que han tenido lugar tras el abandono de los cultivos. Por un lado, la

pérdida de aislamiento derivada tras la eliminación de parte de los diques perimetrales ha producido, aunque sólo parcialmente, la recuperación de los hidroperíodos característicos de estas marismas continentales. Éstos, al ser altamente dependientes del régimen de precipitaciones, únicamente tras años muy lluviosos parecen haber incidido de manera significativa en las condiciones ambientales registradas. Además, esta reconexión con las zonas aledañas, donde habitan comunidades de marisma bien conservadas, permite la entrada de semillas de especies autóctonas desde el exterior, haciendo que su disponibilidad no llegue a ser un verdadero factor limitante para la recuperación de las comunidades vegetales. A su vez, la restitución de la topografía original de la finca tras el relleno de los canales de drenaje y el perfilado del Travieso, ha anulado las barreras físicas que limitaban la dispersión y alteraban los niveles de salinidad del terreno. Sin embargo, el efecto de estas actuaciones sobre la salinidad y otros factores físico-químicos del suelo no ha llegado a ser demasiado evidente durante el período de estudio. Por todo ello, los cambios en el conjunto de los factores abióticos han sido ligeros, lo que sin duda ha tenido repercusiones directas sobre la vegetación.

Transcurridos los primeros años tras el abandono de las tierras de cultivo y las actuaciones de restauración, la comunidad vegetal de la finca difiere de las existentes en las marismas de las zonas de referencia. La tasa de cambio registrada en la vegetación de la zona no perfilada de la finca se asemeja por el momento más a la de ecosistemas estrictamente terrestres que a la de ecosistemas extremófilos, como son las marismas no mareales bajo clima Mediterráneo. La lentitud de los cambios registrados en la comunidad vegetal de la zona restaurada queda patente al comprobar cómo las poblaciones de especies arbustivas autóctonas aún no se han consolidado y cómo, a pesar de su gran variabilidad interanual, especies anuales generalistas (principalmente gramíneas y compuestas) siguen siendo las dominantes. La intensa competencia ejercida por éstas últimas en ausencia de unas condiciones lo suficientemente estresantes que permitan la aparición y propagación de especies halófilas, el lento crecimiento y la reducida ocupación de especies arbustivas autóctonas, así como el deteriorado estado de conservación del banco de semillas carente de especies de interés de cara a la restauración, están condicionando sustancialmente la velocidad de recuperación de la comunidad vegetal.

No obstante, y a pesar de todos estos condicionantes que ralentizan el proceso de sucesión ecológica, también se han podido verificar ciertos aspectos positivos en la dinámica de la vegetación. De este modo, al considerar el tiempo transcurrido desde el abandono de los cultivos en la zona no perfilada se constató una tendencia creciente en la abundancia de especies características de pastizales húmedos, marismas o suelos salobres. Por otro lado, aunque la vegetación perenne todavía no se haya extendido ampliamente

por la superficie de la finca, las poblaciones ya presentes están creciendo, aunque a ritmos diferentes según el tipo de hábitat (Capítulos 3 y 4). Así, en la zona no perfilada de Caracoles, con unos regímenes de inundación menos severos debido a encontrarse a cotas más elevadas, las poblaciones arbustivas de vegetación halófila autóctona (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*), a pesar de presentar un crecimiento lento, aumentaron considerablemente su superficie de ocupación. En cambio, en el cauce perfilado del Caño Travieso, que presenta mayores hidroperíodos, el comienzo de la recolonización por helófitos, principalmente *Scirpus maritimus*, se produjo a más velocidad. Estas nuevas poblaciones tendrán una creciente importancia en los siguientes años por el papel que juegan como fuentes de propágulos hacia otras zonas de la finca donde aún no han llegado.

Además de los estudios desarrollados en los capítulos de esta memoria, se han realizado otros que aunque no quedan reflejados en este trabajo, han permitido comprender mejor el funcionamiento de los procesos ecológicos que tienen lugar en la zona restaurada. Se realizaron seguimientos anuales de la vegetación que colonizaba los antiguos canales de drenaje (soterrados en 2004) y los bordes de caminos que todavía atraviesan la finca. Éstos han sido ocupados parcialmente aunque de manera significativa por vegetación halófila perenne, como *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*, e incluso en algunos casos por helófitos, como *Scirpus maritimus* y *Juncus subulatus*. Las particulares condiciones deprimidas que se han originado en estos lugares han favorecido la mayor permanencia de agua, facilitando la aparición de estas especies. Esta ocupación puede tener consecuencias muy interesantes de cara a la restauración que habría que estudiar más en profundidad, ya que tanto canales de drenajes soterrados como caminos podrían funcionar como vectores de dispersión de este tipo de especies por toda la finca, favoreciendo así la disponibilidad de sus semillas.

A pesar de la incertidumbre que suscita, en cuanto a su influencia sobre el régimen de inundaciones y a sus efectos sobre la trayectoria sucesional de las actuales comunidades dentro de la finca, la 2ª fase de la Actuación nº 6 del Proyecto *Doñana 2005* tendrá sin duda una enorme trascendencia en los mismos. Esta última fase (comenzada en verano de 2014) consiste en la permeabilización del muro este de la finca que linda con Entremuros. La obra permitirá la reconexión del Caño Travieso con la cuenca del río Guadiamar, devolviéndole su carácter fluvial con los aportes de agua que llegan desde el norte y recuperando así gran parte de su funcionalidad original como una de las principales entradas de agua a la marisma de Doñana. En este supuesto, el resto de la finca recuperaría a su vez su papel como llanura de inundación en épocas de crecidas del caño. Una de las consecuencias más previsibles derivadas del aumento del área de contacto de las zonas restauradas con las de referencia, es una mayor entrada de

propágulos en la finca potenciada por la dispersión hidrócora. Aunque esto puede considerarse una ventaja en el caso de tratarse de semillas de especies autóctonas de la marisma, también puede conllevar posibles amenazas si por el contrario se tratasen de semillas de especies exóticas invasoras. Es el caso de la *Spartina densiflora*, no registrada al oeste de Entremuros y cuyo avance parece haberse restringido a ciertas zonas con influencia mareal de la marisma, gracias en parte, a la presencia de diques precisamente como éste. Por otro lado, la profunda transformación que ha sufrido y sigue sufriendo la cuenca del río Guadiamar aguas arriba desde que se aislara la finca (cultivos, encauzamientos, vertidos urbanos, agrícolas y mineros, etc.) condicionará tanto la calidad como la cantidad de las aguas que lleguen directamente a la marisma. Por ello, dada la incertidumbre que genera este tipo de actuaciones, es de vital importancia llevar a cabo un exhaustivo programa de seguimiento y control de los procesos que de la misma se deriven para evaluar sus repercusiones.

Este proyecto basa la recuperación de la comunidad vegetal en procesos de revegetación pasiva por lo que no se han contemplado medidas activas, consideradas en otras actuaciones de restauración, que permitan acelerar los procesos de sucesión secundaria. Algunas de ellas pretenden reducir la fuerte competencia ejercida por comunidades generalistas que se establecen con facilidad, especialmente tratándose de terrenos agrícolas abandonados, y que por lo tanto pueden inhibir el establecimiento de las comunidades objetivo. El uso de herbicidas es totalmente desaconsejable en una zona tan extensa y tan dependiente de su hidrología como lo es ésta para evitar cualquier tipo de contaminación y otros efectos indeseables. Una alternativa, como el uso controlado de ganado, podría ser una técnica viable económicamente y de relativamente fácil aplicación, cuya eficacia se basa en el consumo directo y selectivo de los extensos prados formados por gramíneas y compuestas anuales ruderales. Sin embargo, son varios los posibles efectos negativos que podrían derivarse de la presencia de este nuevo factor condicionante. Por un lado, el constante pisoteo puede alterar la microtopografía del terreno, afectando localmente al resto de factores como el hidroperíodo y la salinidad, tan determinantes en este tipo de ecosistema como se ha podido demostrar. Además, de no ser controlado debidamente, podrían incidir negativamente sobre las poblaciones arbustivas ya establecidas por su consumo y por la rotura mecánica producida por su pisoteo. Por otro lado, habría que considerar los efectos sobre la dispersión de semillas. Este tipo de perturbación incrementaría aún más la incertidumbre sobre la dinámica de la vegetación, con lo que no es aconsejable su aplicación a menos que se compruebe previamente su viabilidad de manera experimental en este entorno; esto es, controlando la mayor cantidad de variables posibles, como el tipo de ganado, la intensidad (número de cabezas), la duración, el tipo de vegetación y las zonas habilitadas para su tránsito (delimitadas por vallas).

Otra de las posibles medidas activas que se podría plantear está dirigida a mitigar la limitación causada por la carencia de especies de estadios sucesionales avanzados. En este sentido, aunque no se ha incorporado nada al respecto en la presente memoria, en los últimos años hemos realizado algunos experimentos de campo en la zona de estudio basados en la introducción de este tipo de especies (como *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*) mediante la adición de semillas (experimentos de siembra) o mediante la colocación de plántulas (experimentos de trasplantes). Mientras que en los primeros se utilizaron diversas densidades de semillas, en los segundos se emplearon diferentes estadios de plántulas crecidas en una cámara de crecimiento con luz artificial o bien recogidas de las zonas de referencia. Ambos ensayos se realizaron en diferentes estaciones del año y sobre varios tipos de vegetación a las que se aplicaron distintos tratamientos de desbroce previo para controlar la competencia. Sin embargo, ninguna de las experiencias consiguió ser realmente efectiva para su empleo en el proceso de restauración, dada la baja tasa de establecimiento de las semillas en el primer caso y la elevada mortalidad al poco tiempo de ser trasplantadas en el segundo. El fracaso de ambas técnicas de restauración parece estar motivado por unas condiciones edáficas no aptas para el correcto establecimiento de las plántulas. Esto, sumado probablemente al estrés al que se ven sometidas las plántulas durante los trasplantes, provoca un desarrollo radicular insuficiente que impide que las raíces puedan alcanzar horizontes más profundos que permanecen húmedos durante la estación seca.

Es por todo ello por lo que la revegetación pasiva parece ser una opción bastante adecuada, tanto en términos económicos como ecológicos, dadas las condiciones ambientales generadas en el área de estudio tras las actuaciones de restauración. A pesar de la lentitud con la que se producen los cambios y de la gran dependencia climática de los mismos, éstos se están produciendo potenciados, sobre todo, tras ciclos hidrológicos relativamente húmedos (2006-07 y 2009-10). En cambio, los ciclos muy secos, como el ocurrido justo después de las obras de restauración (2004-05), inhiben drásticamente los procesos de dispersión y establecimiento de especies de marisma. Como se ha demostrado, en lugares más deprimidos, bien conectados y con condiciones más estresantes de inundación, como ocurre en el Caño Travieso, el proceso de recolonización por la vegetación perenne autóctona (helófitos) ocurre a mayor velocidad. La gran extensión del resto de la finca, con una topografía más elevada aunque bastante suave, hace que la tasa de cambio que se registra en la vegetación se asemeje más a la de ecosistemas estrictamente terrestres. Sin embargo, la elevada heterogeneidad agrícola de este espacio previa a la restauración y, en particular, lo referente al momento de abandono de los cultivos, ha resultado ser una gran oportunidad para estudiar sus efectos en los cambios producidos durante el proceso de sucesión secundaria. Así, en la zona no perfilada de la finca Caracoles, se ha podido demostrar la especial importancia de dichas

variables sobre la creciente abundancia tanto de especies anuales características de pastizales húmedos, marismas o suelos salobres como de especies perennes autóctonas características de estadios avanzados de sucesión (como *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*).

CONCLUSIONES

1. Tras las actuaciones de restauración, los rangos de los principales factores ambientales del conjunto de las zonas de referencia engloban a los existentes en la finca Caracoles. Éstas significaron una recuperación parcial del funcionamiento hidrológico en el conjunto de las zonas restauradas, aunque los factores físico-químicos del suelo no experimentaron grandes variaciones. En general, se observó una gran estocasticidad de los factores ambientales debido a su elevada dependencia climática.
2. Seis años después de las actuaciones de restauración, se evidencian todavía importantes diferencias entre las comunidades establecidas dentro de las zonas restauradas y las existentes en las zonas de referencia. Esto se debe principalmente a la práctica ausencia de especies perennes estructurales características de estos ecosistemas, así como a la elevada abundancia de gramíneas y compuestas anuales en las zonas restauradas.
3. Las comunidades anuales, acompañantes de las comunidades perennes en las zonas de referencia y claras dominantes en las zonas restauradas, presentaron gran variabilidad interanual al estar altamente influenciadas por el régimen de inundaciones, muy fluctuante debido a su elevada dependencia climática. Sin embargo, en la zona no perfilada de Caracoles, los cambios en la estructura y composición de la vegetación se asemejan a los de los primeros estadios de sucesión secundaria tras el abandono de cultivos.
4. Aunque la cobertura de la vegetación perenne es aún escasa en las zonas restauradas, las poblaciones que están ya presentes son cada vez más numerosas. En la zona no perfilada de Caracoles, las poblaciones arbustivas de vegetación halófila autóctona (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* y *Sarcocornia perennis subsp. alpini*), a pesar de presentar un crecimiento lento, aumentaron considerablemente su superficie de ocupación. En el Caño Travieso, el comienzo de la recolonización por helófitos, principalmente *Scirpus maritimus*, se produjo a más velocidad.

5. Los nuevos reclutamientos de las especies perennes están relacionados en gran medida con la disponibilidad de semillas. Éstas pueden provenir de individuos cercanos ya establecidos dentro de las zonas restauradas o bien de zonas más alejadas por medio de dispersión hidrócora. Otros factores, como los derivados de la actividad agrícola en la zona no perfilada o el hidroperíodo en el Caño Travieso, también han sido relevantes en este sentido. Estas poblaciones pueden ser de gran importancia en los próximos años, por la función que puedan ejercer como fuente de propágulos hacia otras zonas de la finca donde aún no han llegado.
6. Con respecto al banco de semillas, la progresiva concentración de semillas en superficie en la zona no perfilada, la ruderalización en el Caño Travieso, la dominancia por especies anuales (principalmente características de pastizales y arvenses o ruderales), así como la práctica ausencia de especies nativas perennes, indican que éste funciona como factor limitante de cara a la restauración de la comunidad vegetal.
7. A pesar de que las actuaciones de restauración han sido decisiones acertadas de cara a la recuperación ambiental y sus repercusiones son ya constatables en ciertos aspectos, los resultados obtenidos ponen de manifiesto la lentitud con la que los procesos de sucesión espontánea están ocurriendo sobre la comunidad vegetal en la finca Caracoles. Teniendo en cuenta su gran extensión (2668 ha), el poco tiempo transcurrido para procesos de sucesión ecológica en ecosistemas terrestres (6 años), así como la falta de funcionalidad del Caño Travieso (su restablecimiento dependerá de la 2ª fase del proyecto), los factores limitantes que han podido ser identificados en la recuperación de la comunidad vegetal fueron: el empobrecimiento en el banco de semillas de especies de interés de cara a la restauración, la persistencia de especies anuales muy competitivas y la escasez y lenta colonización por especies perennes.
8. La recuperación de la vegetación presente en la finca Caracoles dependerá en gran medida de los procesos ecológicos derivados de la 2ª fase de las actuaciones de restauración. Es por ello necesario el futuro seguimiento y análisis de los cambios que de ella se produzcan.

CONCLUSIONS

1. After the restoration actions, the reference sites collectively encompassed the range of main environmental factors at the Caracoles Estate. These actions had involved the partial recovery of hydrological functioning over the whole restoration site, although the physicochemical soil factors experienced no substantial variations. In general, large stochasticity of the environmental factors was observed, due to their high dependence on climate.
2. Six years after restoration actions, there are still important differences between the plant communities established in the restored sites and those in the reference sites. The main causes are the virtual absence of the structural perennial species which are characteristic of these ecosystems, as well as the high abundance of annual graminoids and forbs in the restoration sites.
3. The annual communities, which accompanied the perennials in the reference sites and were the clear dominants of the restoration sites, showed great inter-annual variability because they were strongly influenced by the flooding regimes, which themselves were determined by climatic fluctuations. However, in the area of Caracoles not re-excavated, the changes in the structure and composition of the vegetation resembled those in the early stages of secondary succession after crop abandonment.
4. Despite the low cover of the perennial vegetation in the restoration sites, the populations already present are becoming increasingly numerous. In the area of Caracoles not re-excavated, the shrubby populations of autochthonous halophytic vegetation (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Suaeda vera* and *Sarcocornia perennis* subsp. *alpini*), significantly increased their area of occupation, despite having slow individual growth. In Travieso, the beginning of the recolonization by helophytes, mainly *Scirpus maritimus*, occurred faster.

5. New recruitments of perennial species are mainly related to seed availability. These individuals may come from nearby established plants within the restored areas or further away through hydrochorous dispersal. Other factors have also been relevant in this context, such as those derived from agricultural activity in the area of Caracoles not re-excavated or the hydroperiod in Travieso. These populations may be crucial in the following years, due to the role that they may play as seed sources for other areas of the estate where they have not yet arrived.
6. With respect to the seed bank, the progressive concentration of seeds in the topsoil in the area of Caracoles not re-excavated, the ruderalization in Travieso, the annual species dominance (mainly those characteristic of grasslands and weeds), as well as the lack of indigenous perennial seeds, all indicate that it represents a limiting factor for the restoration of the plant community.
7. Although the restoration actions have been the right decisions in order to facilitate the environmental recovery and their consequences are already observable in certain aspects, results reveal the slowness with which spontaneous succession processes are taking place in the plant communities across the Caracoles Estate. Considering its huge area (2668 ha), the short elapsed time for ecological successional processes in terrestrial ecosystems (6 years), as well as the absence of functionality of the Travieso stream (re-establishment of this will depend on the 2nd phase of the project), the limiting factors identified in the plant community recovery were: the seed bank impoverishment of appropriate, indigenous species for restoration, the persistence of very competitive weedy annual species, and the scarcity of, and slow colonization by, perennials.
8. The recovery of the vegetation in the Caracoles Estate will largely depend on the ecological processes arising from the 2nd phase of the restoration actions. Therefore, future monitoring and the evaluation of the changes derived from will be crucial.

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

CAPÍTULO 1	Pág.
Figura 1.1. Localización del Parque Nacional de Doñana y de la finca Caracoles.	16
Figura 1.2. Situación del área de estudio previa a la restauración. Se representan los diques o muros (líneas rojas), así como los canales de drenaje (líneas azules) y los caminos (líneas negras) presentes dentro de la finca.	18
Figura 1.3. Fotografía de (a) un dique perimetral impidiendo la entrada de agua desde Entremuros (a la izquierda), (b) un canal artificial de drenaje recibiendo el agua recogida por los “catufos” y (c) un tubo permeable subterráneo desenterrado donde se aprecian los orificios por donde captan el agua filtrada del terreno.	19
Figura 1.4. Fases de la Actuación nº 6 del Proyecto Doñana 2005. 1ª fase: eliminación de los diques perimetrales sur y oeste, relleno de la red artificial de drenaje y perfilado del Caño Travieso. 2ª fase: eliminación del muro este que linda con Entremuros.	20
Figura 1.5. Localización de las cinco zonas de referencia seleccionadas.	23
Figura 1.6. Levantamiento topográfico en detalle (expresado en cm.s.n.m) de la finca Caracoles y su entorno según los datos del vuelo LIDAR de 2002.	24
Figura 1.7. Simulación de las inundaciones (en azul) a distintas cotas en la finca Caracoles y su entorno (modificado de Santamaría <i>et al.</i> 2005).	25
Figura 1.8. Sistema hídrico de la marisma antes de la transformación de Caracoles (línea negra discontinua) según una composición de fotografías aéreas del vuelo americano de 1956. Las flechas de color azul marino representan los cauces principales; las amarillas indican el cauce del Caño Travieso; las verdes y rojas representan la influencia mareal desde el norte y el sur del Brazo de la Torre respectivamente; y las flechas celestes indican el sistema de quebradas procedente del Caño Guadiamar (modificado de Bravo & Chans 2003).	26
Figura 1.9. Hábitats potenciales asociados a la topografía. Negro: vetas. Marrón: paciles de almajares de almajo salado. Naranja: zona entre quebrada y pacil. Amarillo: quebrada. Verde: caños, bayunco. Azul claro: lucios y zonas de aguas libres; sin vegetación helofítica. Azul oscuro: contorno del Caño Travieso. Blanco: muros periféricos de la finca Caracoles (extraído de Díaz-Delgado <i>et al.</i> 2003).	28
Figura 1.10. Esquema de la malla de puntos permanentes de muestreo.	32

Figura 1.11. Malla completa de puntos de muestreo de las zonas restauradas (zona no perfilada de Caracoles y zona perfilada del Caño Travieso) y de las de referencia.	33
Figura 1.12. Fotografía de (a) una parcela segada tras la recolecta del cereal donde queda el forraje empacado y (b) espigas de algunos de los cereales cultivados.	35
Tabla 1.1. Posibles taxones asociados a las consideradas malas hierbas por los agricultores durante los cultivos de la finca. Se indica su hábitat característico según Valdés <i>et al.</i> 2007.	37
Tabla 1.2. Especies cultivadas en la finca (2668 ha) desde 1995-96 hasta 2004-05.	39
Figura 1.13. Proporción de la superficie de cada especie cultivada año a año en toda finca (2668 ha). En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.	40
Figura 1.14. Proporción de puntos de muestreo en la zona no perfilada (213 puntos) para cada especie cultivada año a año. En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.	41
Figura 1.15. Proporción de puntos de muestreo en la zona perfilada del Travieso (57 puntos) con cada especie cultivada año a año. En la Tabla 1.2 se indica a qué cultivo se corresponde cada color.	42
Figura 1.16. Intensidad del uso agrícola por parcelas en la finca Caracoles según la frecuencia de cultivo en cada parcela. Se muestra el número de veces cultivado para cada parcela (extraído de EBD-CSIC 2004).	43
Figura 1.17. Proporción de puntos en la malla permanente de muestreo de la zona no perfilada (213 puntos) y del Travieso (57 puntos) por categorías para cada variable agrícola calculada.	45
Figura 1.18. Distribución espacial de las distintas variables agrícolas: (a) CN, (b) CA, (c) CN/CA, (d) AA y (e) CU. La categoría n.a. indica una parcela de la que no se obtuvo información.	47
CAPÍTULO 2	Pág.
Figure 2.1. Location of the Caracoles Estate (including Caracoles and Travieso restoration sites) and the surrounding reference sites (Cangrejo, Reserva Guadamar, Huerta Tejada, Entremuros and Matochal) in the Doñana National Park. Travieso is the re-excavated channel within Caracoles Estate. Dots indicate the permanent sampling points; open dots represent the subset of soil-sampling points; thin dotted lines across Caracoles indicate blocked drainage ditches; thick dotted lines indicate where embankments have been removed; remaining embankments are represented by thick continuous lines.	59

Figure 2.2. Photo of (a) recording the plant species distribution in a 2 x 2-m quadrat and (b) material used to take the soil samples immediately outside the quadrats.	60
Figure 2.3. False colour compositions from (a) LANDSAT and (b) MODIS.	61
Figure 2.4. Distribution of elevational range for the sampling points in the restoration (□) and candidate reference sites (■). Restoration sites: (a) Caracoles (main area) and (b) Travieso (after re-excavation in 2004). Reference sites: (c) Cangrejo, (d) Res. Guadamar, (e) Matochal, (f) Huerta Tejada and (g) Entremuros.	63
Figure 2.5. Annual trends of (a) salinity (electrical conductivity) in surface (E.C. 0-2) and (c) subsurface (E.C. 8-10) soils, (b) annual hydroperiod and (d) seasonal rainfall. Restoration sites: ● Caracoles (main area), ■ Travieso. Candidate reference sites: □ Cangrejo, △ Entremuros, ▽ Huerta Tejada, ◇ Matochal and ○ Reserva Guadamar. Error bars represent ±SE. Rainfall: ■ Autumn, □ Winter, ▨ Spring and ▩ Summer.	64
Figure 2.6. Photo of the perennial community dominated by (a) <i>Scirpus litoralis</i> , (b) <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> in association with <i>Juncus subulatus</i> and <i>Scirpus maritimus</i> , (c) <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> and (d) <i>Suaeda vera</i> .	65
Figure 2.7. The proportional distribution of (a) perennial and (b) annual communities at the five reference sites. Perennial communities dominated by: <i>Scirpus litoralis</i> (■), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> with helophytes (▣), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (▩), <i>Suaeda vera</i> (■) and no perennials (□). Annual communities dominated by: <i>Hordeum marinum</i> (■), <i>Damasonium alisma</i> (▣), <i>Polypogon maritimus</i> (▩), <i>Medicago polymorpha</i> (■), <i>Salicornia ramosissima</i> and <i>Salsola soda</i> (▩), <i>Plantago coronopus</i> (▣), <i>Lolium rigidum</i> (▩) and no annuals (□). See Table 2.2 for details of communities.	66
Figure 2.8. Boxplots of values of (a) elevation, (b) annual hydroperiod, (c) surface salinity (E.C. 0-2), (d) subsurface salinity (E.C. 8-10), (e) surface pH and (f) subsurface pH associated with the 4 perennial communities. Communities dominated by: no perennials (NP), <i>Scirpus litoralis</i> (1), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> with helpophytes (2), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (3) and <i>Suaeda vera</i> (4). Bars not sharing the same letters are significantly different ($p < 0.05$; Kruskal-Wallis test for elevation, hydroperiod and EC; ANOVA for pH).	67
Table 2.1. Relative frequency and mean cover (in parenthesis) of species present in the clusters identified at the reference sites. (a) perennial and (b) annual species. Species are ordered by their weight in the SIMPER analysis (only the 20 most important annuals are shown). The dominant species in each cluster are highlighted in bold. Asterisks indicate <1% cover.	68

<p>Table 2.2. The fraction of annual communities associated with each perennial community. Data for individual sampling points were aggregated for the five reference sites from 2004-2010. Association between perennial and annual communities: $\chi^2=1246.5$, d.f.=28, $p<0.0001$. The greatest fraction in each row is in bold. Marginal and total frequencies are also shown. Communities represent the clusters described in Table 2.1. Key to community names: perennial communities dominated by (1) <i>Scirpus litoralis</i>, (2) <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> with helophytes, (3) <i>A. macrostachyum</i>, (4) <i>Suaeda vera</i> and (NP) no perennials; annual communities dominated by (1) <i>Hordeum marinum</i>, (2) <i>Damasonium alisma</i>, (3) <i>Polypogon maritimus</i>, (4) <i>Medicago polymorpha</i>, (5) <i>Salicornia ramosissima</i> and <i>Salsola soda</i>, (6) <i>Plantago coronopus</i>, (7) <i>Lolium rigidum</i> and (NA) no annuals.</p>	69
<p>Table 2.3. Transition matrixes for (a) perennial and (b) annual communities over the whole study period. Values indicate the probability of changing from a community at year n to a community at year n+1. Values in bold indicate the probability of a community not changing. Marginal and total frequencies are also shown. For the key to community numbers see Table 2.2.</p>	70
<p>Figure 2.9. NMDS based on the perennial and annual species separately: (a) 27 centroids resulting from combinations of 4 perennial communities and 7 years (community 1 not represented in 2005); (b) 33 centroids resulting from combinations of 5 reference sites and 7 years based on perennials (Matochal was not sampled in 2004 and 2005); (c) 39 centroids resulting from combinations of 7 annual communities and 7 years (some communities were not represented certain years); (d) 33 centroids resulting from combinations of 5 reference sites and 7 years based on annuals. Key to communities dominated by perennials: <i>Scirpus litoralis</i> (●), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (○), <i>A. macrostachyum</i> with helophytes (▼) and <i>Suaeda vera</i> (△). Key to communities dominated by annuals: <i>Hordeum marinum</i>.(●), <i>Damasonium alisma</i> (○), <i>Polypogon maritimus</i> (▼), <i>Medicago sp.</i> (△), <i>Salicornia ramosissima</i> and <i>Salsola soda</i> (■), <i>Plantago coronopus</i> (□) and <i>Lolium rigidum</i> (◆). Key to reference sites: Cangrejo (●), Entremuros (○), Huerta Tejada (▼), Matochal (△) and Reserva Guadiamar (■). Years 2004-2010 are indicated by 04-10.</p>	71

CAPÍTULO 3	Pág.
<p>Figura 3.1. Localización de los 213 puntos de muestreo ubicados sobre la zona no perfilada de la finca Caracoles; de ellos, los 24 puntos blancos se corresponden con aquellos lugares donde se tomaron muestras de suelos para analizar medir posteriormente pH y conductividad eléctrica. La superficie perfilada aparece en gris oscuro y la línea azul que la atraviesa es el centro del cauce del Caño Travieso. La superficie en gris claro abarca las parcelas agrícolas donde se realizó el seguimiento de poblaciones arbustivas perennes autóctonas en 2007, y los 34 cuadrados rojos, los cuadros de 30x30 metros donde se focalizó dicho seguimiento en 2009 y 2011. La ubicación actual de diques en los límites E y N se indica con líneas negras continuas, y los límites S y W de la finca, donde se retiraron los diques en 2004, aparecen con líneas negras discontinuas.</p>	82
<p>Figura 3.2. Diagramas de caja con la distribución de (a) la cota topográfica (n=213) y, para cada ciclo hidrológico, (b) el hidroperíodo completo (n=213 por año), (c) la conductividad superficial, (d) la conductividad en profundidad, (e) el pH superficial y (f) el pH en profundidad. En estas últimas cuatro gráficas, n=10 para 2004 y n=24 para el resto de años. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0.05$).</p>	94
<p>Figura 3.3. Biplot CCA de especies y variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenación para los 127 muestreos donde se realizaron tomas de suelo. Se representan: con flechas rojas, las 16 variables ambientales cuantitativas; con puntos azules, los centroides de la variable ambiental categórica (CU); con triángulos, los centroides de las 33 especies (abreviaturas en cursiva; su nombre completo aparece registrado en el Listado de abreviaturas); y con circunferencias de colores aparecen las 4 agrupaciones de especies que se mencionan en el texto.</p>	96
<p>Tabla 3.1. Resultados del CCA para los puntos con muestras de suelo (n=127). Para cada eje se indican los autovalores, porcentajes de varianza de las especies y de las relaciones especie-factores ambientales, correlaciones ponderadas entre especies y los ejes ambientales (Correlaciones E/F), y correlaciones ponderadas entre factores ambientales y los ejes canónicos de las especies. Las correlaciones significativas están señaladas con *$p<0.05$, **$p<0.01$, ***$p<0.001$.</p>	97
<p>Figura 3.4. Diagrama de Venn que muestra el resumen del análisis pCCA con la partición de la varianza de acuerdo con 3 grupos de variables independientes: agrícola, físico-químico y espacio-temporal. El área del rectángulo se corresponde con la varianza total en las variables dependientes (especies). Cada área de superposición de los 3 círculos representa la intersección de los 3 conjuntos en términos de su varianza explicada. La superficie que queda dentro del rectángulo pero fuera de los círculos representa la varianza inexplicada.</p>	98
<p>Figura 3.5. Fotografía de (a) vegetación dominada por la gramínea <i>Hordeum marinum</i> y (b) vegetación dominada por especies ruderales-arvenses, como <i>Lolium sp.</i>, <i>Leontodon longirostris</i> y <i>Aster squamatus</i>.</p>	100

<p>Tabla 3.2. Listado de las 33 especies más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. La segunda columna indica el hábitat preferente de cada especie según Valdés <i>et al.</i> 2007: B, bordes de arroyos y ríos; C, cultivo; HS, suelos húmedos salobres; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. La tercera columna indica el % de contribución acumulado con cada especie según el análisis SIMPER. En las siguientes columnas, para cada año y especie se indica la frecuencia relativa (%) y la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la última fila se indica la riqueza específica de cada año.</p>	101
<p>Figura 3.6. Cambios en la composición florística en la zona no perfilada de Caracoles durante el período de estudio. Para cada año, se muestra la cobertura relativa media (%) de cada una de las 4 familias más destacadas: Asteraceae (■), Chenopodiaceae (▣), Fabaceae (■) y Gramineae (▣); la otra categoría engloba al resto de familias (□).</p>	102
<p>Figura 3.7. Biplot AC de especies con los dos primeros ejes de ordenación para 1326 muestreos realizados (descartando los 22 puntos que no se han abandonado aún y 2 puntos sin especies). Se representan los centroides de los puntos pertenecientes a las categorías de la variable TA agrupada de 3 en 3 años: 0-2, 3-5, 6-8, 9-11 y 12-13. Se incluye la interpretación ecológica de cada eje, identificando bajo flechas las especies con las que presenta una correlación muy significativa ($p < 0.001$); las especies correlacionadas con ambos ejes, aparecen asociadas a aquél con el que tengan mayor correlación.</p>	104
<p>Figura 3.8. Riqueza acumulada de los 3 tipos de especies más destacados según su grupo funcional: monocotiledóneas anuales (▣), dicotiledóneas anuales (▣) y dicotiledóneas bienales (▣); la otra categoría engloba al resto de grupos funcionales (□). Se indica la media del índice de diversidad de Shannon (●) en cada uno de los 5 períodos de tiempo transcurrido desde el abandono.</p>	105
<p>Figura 3.9. Cambios en el tiempo desde el abandono (TA) de la proporción de suelo desnudo (△) y de la cobertura relativa media de los 3 tipos de especies más destacados según su grupo funcional: monocotiledóneas anuales (○), dicotiledóneas anuales (●) y dicotiledóneas bienales (▼). El número de muestreos considerados para cada intervalo de TA fue: 405 en 0-2, 488 en 3-5, 228 en 6-8, 153 en 9-11 y 54 en 12-13.</p>	105
<p>Figura 3.10. Fotografía de un cuadro de 30x30 metros de <i>A. macrostachyum</i>.</p>	106

<p>Figura 3.11. Distribución espacial de los individuos de <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (●), <i>Suaeda vera</i> (●) y <i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i> (●) detectados en los muestreos de campo de 2007, 2009 y 2011. En la figura (a), se representan las localizaciones de todos los individuos encontrados en el primer muestreo realizado en 2007 mediante recorridos de campo que cubrieron toda la superficie coloreada de gris claro. En la figura (b), se indica la cantidad de individuos aparecidos en 2007 que se encontraban dentro de cada uno de los 34 cuadros de 30x30 metros seleccionados para enfocar el seguimiento en los años posteriores. En las figuras (c) y (d) se representan aquellos cuadros donde aumentó el número de individuos, expresándose dicho incremento numéricamente. El tamaño de los diagramas de sectores es proporcional a la cantidad de individuos.</p>	107
<p>Tabla 3.3. Caracterización de los individuos de las 3 especies arbustivas autóctonas.</p>	109
<p>Figura 3.12. Respuesta parcial de la variación del número de individuos de las 3 especies arbustivas autóctonas con respecto al efecto individual de las variables ambientales predictoras significativas según los GLM Binomial Negativo generados para cada una. No se muestra el efecto de las interacciones. De izquierda a derecha aparecen los gráficos de <i>Arthrocnemum macrostachyum</i>, <i>Suaeda vera</i> y <i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>. El eje Y representa la variación del número de individuos (variable respuesta) y el eje X la variable predictora indicada en cada caso, mientras el resto de variables predictoras se mantienen constantes en su mediana. En cada gráfico aparecen los valores estimados de la variable respuesta (puntos negros), la línea de regresión (línea roja) y el intervalo de confianza del 95% (superficie sombreada). En el 3º gráfico de <i>Suaeda vera</i> cada bloque representa una categoría de la predictora CU: a (avena), ce (cebada), tb (trigo blando) y td (trigo duro).</p>	111
<p>Tabla 3.4. Coeficientes, errores estándar, valores z y valores p para cada una de las variables predictoras empleadas en los 3 GLM Binomial Negativo relativos a la variación del número de individuos de cada una de las especies arbustivas autóctonas.</p>	112
<p>Tabla 3.5. Listado de las 20 especies asociadas a las 3 especies arbustivas autóctonas más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. Para cada año y especie se indica la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.</p>	113
<p>Figura 3.13. NMDS basado en (a) 105 especies anuales y 19 perennes y en (b) 105 especies anuales. Los símbolos representan los centroides para cada año de los puntos de la zona no perfilada de Caracoles pertenecientes a las tres comunidades potenciales: Artmac+hel (●), Artmac (●) y Suaver (●), así como de sus análogas de las zonas de referencia: Artmac+hel (▲), Artmac (▲) y Suaver (▲). Los números indican los años de 2004 a 2010.</p>	114

<p>Tabla 3.6. Listado de las especies más contribuyentes, según el análisis SIMPER, en la diferencia entre el Travieso y la zona de referencia. Para cada una de las 3 comunidades potenciales se indican las especies cuyo porcentaje de contribución acumulada alcanzó el 90% de la disimilitud, colocadas en una columna u otra en función de en cuál de ambas zonas fue más abundante y en orden descendente de importancia. Las especies exclusivas de alguna zona (presentes en esa y ausentes en la otra) aparecen subrayadas; y las especies perennes estructurales de cada comunidad aparecen resaltadas en color. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.</p>	116
<p>CAPÍTULO 4</p>	Pág.
<p>Figura 4.1. Localización de los 57 puntos de muestreo ubicados sobre la zona perfilada del Caño Travieso; de ellos, los 6 puntos blancos se corresponden con aquellos lugares donde se tomaron muestras de suelos para analizar posteriormente pH y conductividad eléctrica. La zona no perfilada de la finca aparece de color gris claro, la superficie perfilada aparece en gris oscuro y la línea azul que la atraviesa es el centro del cauce del Caño Travieso. Los 14 tramos en los que ha sido sectorizado el caño a efectos de muestreo y de análisis de datos (identificados con números) se encuentran delimitados por líneas rojas. La ubicación actual de diques en los límites E y N se indica con líneas negras continuas, y los límites S y W de la finca, donde se retiraron los diques en 2004, aparecen con líneas negras discontinuas.</p>	136
<p>Figura 4.2. Aspecto de los rodales de <i>Scirpus maritimus</i> (a) en el campo y (b) en una de las fotografías aéreas empleadas durante su fotointerpretación.</p>	141
<p>Figura 4.3. Fotografía de (a) semillas y otros restos vegetales flotando en el agua y (b) un muestreo de la lámina de agua en uno de los transectos.</p>	142
<p>Figura 4.4. Fotografía de (a) acúmulos de restos vegetales depositados en los márgenes del caño y (b) el contenido en semillas de dichos depósitos.</p>	143
<p>Figura 4.5. Precipitación estacional acumulada para cada ciclo hidrológico durante el período de estudio. Datos medidos en la Estación Meteorológica del Palacio de Doñana. La trama indica la estación: (■) otoño, (□) invierno, (◐) primavera y (◑) verano.</p>	147
<p>Figura 4.6. Diagramas de caja de las cotas topográficas para los 57 puntos de muestreo localizados sobre el Caño Travieso. (a) Distribución de cotas antes (según LIDAR de 2002) y después del perfilado; (b) distribución de cotas para los 9 tramos con puntos permanentes de muestreo tras el perfilado. Los 9 tramos donde hay puntos permanentes para el muestreo de la vegetación y de sus factores ambientales asociados son: 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 y 14. La línea negra que atraviesa cada caja representa la mediana y la roja representa la media. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).</p>	148

<p>Figura 4.7. Caracterización topográfica de los tramos en los que se ha zonificado el Caño Travieso. La línea continua muestra el perfil de la zona central del cauce del caño y los puntos representan la elevación media de cada tramo. Los 9 tramos donde hay puntos permanentes para el muestreo de la vegetación y de sus factores ambientales asociados son: 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 13 y 14.</p>	149
<p>Figura 4.8. Diagrama de caja con la distribución del hidroperíodo de cada ciclo hidrológico completo (HIDRO) para los 57 puntos de muestreo localizados sobre el Caño Travieso. La línea negra que atraviesa cada caja representa la mediana y la roja representa la media. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).</p>	150
<p>Figura 4.9. Biplot CCA de especies y variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenación para los 36 puntos en los que se tomaron muestras de suelo. Se representan: con flechas rojas, las 12 variables ambientales empleadas en el análisis; con triángulos, los centroides de las 27 especies (abreviaturas en cursiva; su nombre completo aparece registrado en el Listado de abreviaturas); y con circunferencias de colores aparecen las 3 agrupaciones de especies que se mencionan en el texto.</p>	153
<p>Tabla 4.1. Resultados del CCA para los puntos con muestras de suelo ($n=36$). Para cada eje se indican los autovalores, porcentajes de varianza de las especies y de las relaciones especie-factores ambientales, correlaciones ponderadas entre especies y los ejes ambientales (Correlaciones E/F), y correlaciones ponderadas entre factores ambientales y los ejes canónicos de las especies. Las correlaciones significativas están señaladas con $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$.</p>	154
<p>Tabla 4.2. Listado de las 27 especies más contribuyentes ordenadas por importancia según el análisis SIMPER entre años. La segunda columna indica el hábitat preferente de cada especie según Valdés <i>et al.</i> 2007: B, bordes de arroyos y ríos; C, cultivo; HS, suelos húmedos salobres; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. La tercera columna indica el % de contribución acumulado con cada especie. En las siguientes columnas, para cada año y especie se indica la frecuencia relativa (%) y la cobertura relativa media (%) con su error estándar. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la última fila se indica la riqueza específica de cada año.</p>	156
<p>Figura 4.10. Distribución espacial de los rodales de <i>Scirpus maritimus</i> detectados en las ortofotos de 2007, 2008, 2010 y 2011.</p>	157
<p>Tabla 4.3. Caracterización de los rodales de <i>Scirpus maritimus</i> detectados en las ortofotos de 2007, 2008, 2010 y 2011.</p>	159

<p>Figura 4.11. Izquierda: respuesta parcial de 4 de las variables ambientales predictoras según el modelo GAM generado. De arriba abajo: (a) COTA, (b) sq.DIST.SUR, (c) ln.DRP y (d) ln.ARP. Se representan las funciones suavizadas con el intervalo de confianza del 95% (superficie sombreada). En el eje Y se representa la estimación del <i>spline</i> en cada variable predictoras (manteniendo constante las otras variables en el modelo), cuya etiqueta indica el nombre de la variable suavizada y los grados de libertad estimados. Derecha: representación de la variable respuesta del modelo GAM (presencia o ausencia de un individuo nuevo de <i>S. maritimus</i>) según la co-variación de las 4 predictoras anteriores con el hidoperíodo (HIDRO).</p>	160
<p>Tabla 4.4. Relación de especies aparecidas en los muestreos en la lámina de agua (A) y en los depósitos de semillas (D) en las tres zonas muestreadas.</p>	162
<p>Figura 4.12. NMDS basado en (a) 84 especies anuales y 16 perennes y en (b) 84 especies anuales. Los símbolos representan los centroides para cada año de los puntos de Travieso pertenecientes a las cuatro comunidades potenciales: Scilit (●), Artmac+hel (●), Artmac (●) y Suaver (●), así como de sus análogas de las zonas de referencia: Scilit (▲), Artmac+hel (▲), Artmac (▲) y Suaver (▲). Los números indican los años de 2004 a 2010.</p>	163
<p>Tabla 4.5. Listado de las especies más contribuyentes, según el análisis SIMPER, en la diferencia entre el Travieso y la zona de referencia. Para cada una de las 4 comunidades potenciales, se indican las especies cuyo porcentaje de contribución acumulada alcanzó el 90% de la disimilitud, colocadas en una columna u otra en función de en cuál de ambas zonas fue más abundante y en orden descendente de importancia. Las especies exclusivas de alguna zona (presentes en esa y ausentes en la otra) aparecen subrayadas; y las especies perennes estructurales de cada comunidad aparecen resaltadas en color. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas.</p>	165
<p>CAPÍTULO 5</p>	Pág.
<p>Figura 5.1. Localización de los 37 puntos de muestreo del banco de semillas coloreados según la zona en la que se encuentran: Caracoles (●), Travieso (●), Cangrejo (●), Reserva del Guadiamar (●) y Entremuros (●). De ellos, los dos puntos de muestreo ajenos a la malla permanente ubicados en el cauce del Caño Travieso antes y después de su paso por la finca (en Entremuros y Cangrejo respectivamente) están simbolizados de manera diferente. Dentro de la finca, la zona sombreada de gris claro pertenece a la zona no perfilada de Caracoles (de aquí en adelante Caracoles), mientras que la zona sombreada de gris oscuro corresponde al Caño Travieso (de aquí en adelante Travieso). Las líneas finas discontinuas que recorren la finca representan los antiguos canales de drenaje ya soterrados. Las zonas de referencia se muestran de color blanco (sin sombrear). La línea gruesa discontinua representa los diques perimetrales que fueron eliminados durante la primera fase de la restauración, mientras que la línea gruesa continua se corresponde con los diques que actualmente están en pie.</p>	185

<p>Figura 5.2. Fotografía de (a) la extracción del banco de semillas con la sonda, (b) la apertura de la sonda, (c) las rodajas de 4 cm de espesor correspondientes a las 4 muestras más superficiales de suelo y (d) el momento del embolsado de las muestras.</p>	186
<p>Figura 5.3. Fotografía de (a) la fase de preparación de las placas de Petri con 50 g de submuestra previamente seca y homogeneizada y (b) la cámara de germinación abierta con las placas en su interior.</p>	187
<p>Figura 5.4. Fotografía de (a) placa de Petri etiquetada y abierta durante su revisión, (b) plántula germinada en el interior de una placa, (c) plántula transplantada en un semillero y (d) tiestos y semilleros con plantas de mayor tamaño situadas al aire libre.</p>	189
<p>Figura 5.5. a) Riqueza media (nº especies) y b) densidad media (nº semillas germinadas/m²) por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. Barras con diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre las zonas en un mismo año, mientras que con letras mayúsculas indican diferencias significativas entre años en una misma zona ($p < 0.05$; el test de Kruskal-Wallis y de ANOVA para diferencias entre zonas en la densidad media y la riqueza media respectivamente, y el test de Friedman y de ANOVA con medidas repetidas para diferencias entre años en la densidad media y la riqueza media respectivamente).</p>	191
<p>Figura 5.6. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) en cada una de las 8 profundidades muestreadas por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. Barras con diferentes letras indican diferencias significativas entre las 8 profundidades ($p < 0.05$; test de Kruskal-Wallis).</p>	193
<p>Figura 5.7. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) tras el tratamiento húmedo (barras sin trama) y el tratamiento inundado (▨) por zona y año. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■). Las barras de error representan el error estándar. El asterisco sobre parejas de barras indica diferencias significativas entre ambos tratamientos ($p < 0.05$; test de Friedman).</p>	194

<p>Tabla 5.1. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) por zona y año en la profundidad 0-4 cm para las especies más contribuyentes. El orden de aparición de las mismas indica su importancia según el análisis SIMPER entre zonas y años para la profundidad 0-4 cm durante los tratamientos húmedo e inundado. El nombre completo de las especies aparece registrado en el Listado de abreviaturas. En la columna “Tr.” se especifica el tratamiento: húmedo (h) y el inundado (i). La tercera columna indica el hábitat característico de cada especie según Valdés <i>et al.</i> 2007: C, cultivo; M, marisma; P, pastizal/herbazal; PH, pastizal húmedo; PS, pastizal salobre; RA, ruderal/arvense; S, suelos salinos; TE, suelos temporalmente encharcados. Las letras de la fila “≠ intra ZONA” indican las diferencias significativas según el análisis ANOSIM entre años para una misma zona: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■); mientras que la fila “≠ intra AÑO” aquellas entre zonas para un mismo año: 2004 (■), 2006 (■), 2008 (■) y 2010 (■).</p>	<p>196</p>
<p>Figura 5.8. Proporción de densidad para cada uno de los 3 grupos de especies establecidos según la afinidad de sus hábitat característicos: grupo 1 (■), grupo 2 (■) y grupo 3 (■). La relación de las especies que forman cada grupo se encuentra en la Tabla 5.2. Los colores representan las zonas muestreadas: Caracoles (■), Travieso (■), Cangrejo (■), Reserva del Guadiamar (■) y Entremuros (■).</p>	<p>197</p>
<p>Figura 5.9. NMDS basado en (a) 31 especies aparecidas en 109 puntos a 0-4 cm de profundidad durante el tratamiento húmedo y en (b) 17 especies aparecidas en 62 puntos a 0-4 cm de profundidad durante el tratamiento inundado. Los símbolos representan los centroides para cada año (indicado con números) de los puntos de cada zona: círculos para las zonas de restauración, Caracoles (●) y Travieso (●), y triángulos para las zonas de referencia, Cangrejo (▲), Reserva del Guadiamar (▲) y Entremuros (▲).</p>	<p>198</p>
<p>Tabla 5.2. Densidad media (nº semillas germinadas/m²) de todas las especies según la profundidad y la zona (restaurada –RES– o referencia –REF–). Los asteriscos indican densidades <1. Las especies se ordenan en tres grupos por la afinidad de sus hábitats característicos según Valdés <i>et al.</i> 2007; el significado de sus siglas aparece en el Listado de abreviaturas, así como el nombre completo de las especies. Además, se indica el ciclo vital de cada una de ellas: anuales (a), perennes (p) y bienales (b).</p>	<p>199</p>

LISTADO DE ABREVIATURAS

- Especies vegetales y capítulos en los que se citan:

Abreviatura	Nombre científico	Capítulo
Anaarv	<i>Anagallis arvensis</i>	3, 4, 5
Antcot	<i>Anthemis cotula</i>	3
Artmac	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	3, 4, 5
Astsqu	<i>Aster squamatus</i>	3, 4, 5
Ave.sp	<i>Avena sp.</i>	3, 4
Betmac	<i>Beta macrocarpa</i>	3, 4, 5
Branig	<i>Brassica nigra</i>	5
Bro.sp	<i>Bromus sp.</i>	3, 4
Car.sp	<i>Carduus sp.</i>	3
Cendil	<i>Centaurea diluta</i>	3, 4
Cenery	<i>Centaureum erythraea subsp. grandiflorum</i>	3, 4
Censpi	<i>Centaureum spicatum</i>	3
Cen.sp	<i>Centaureum sp.</i>	5
Chamix	<i>Chamaemelum mixtum</i>	3, 4
Cheopu	<i>Chenopodium opulifolium</i>	3, 4, 5
Conarv	<i>Convolvulus arvensis</i>	5
Concan	<i>Conyza canadensis</i>	3, 4
Corsqu	<i>Coronopus squamatus</i>	3, 4, 5
Cryacu	<i>Crypsis aculeata</i>	3, 4
Damali	<i>Damasonium alisma</i>	3, 4, 5
Dampol	<i>Damasonium polyspermum</i>	3, 4
Foevol	<i>Foeniculum vulgare subsp. piperitum</i>	3, 4, 5
Frapul	<i>Frankenia pulverulenta</i>	3, 4
Gaufra	<i>Gaudinia fragilis subsp. fragilis</i>	3, 4
Gerdis	<i>Geranium dissectum</i>	3, 4, 5
Hor.sp	<i>Hordeum sp.</i>	3, 4, 5
Junbuf	<i>Juncus bufonius</i>	3, 4, 5
Junsub	<i>Juncus subulatus</i>	3, 4, 5

Lacser	<i>Lactuca serriola</i>	3
Leolon	<i>Leontodon longirostris</i>	3, 4
Lol.sp	<i>Lolium sp.</i>	3, 4, 5
Lyt.sp	<i>Lythrum sp.</i>	3, 4, 5
Med.sp	<i>Medicago sp.</i>	3, 4, 5
Mel.sp	<i>Melilotus sp.</i>	3, 4, 5
Parpyc	<i>Parapholis pycnantha</i>	3, 4, 5
Pha.sp	<i>Phalaris sp.</i>	3, 4, 5
Phraus	<i>Phragmites australis</i>	5
Picech	<i>Picris echioides</i>	4, 5
Placor	<i>Plantago coronopus</i>	3, 4, 5
Plalan	<i>Plantago lanceolata</i>	3, 4
Polmar	<i>Polypogon maritimus subsp. maritimus</i>	3, 4, 5
Pulpal	<i>Pulicaria paludosa</i>	3
Ranpar	<i>Ranunculus parviflorus</i>	5
Roscri	<i>Rostraria cristata</i>	3, 4
Rumden	<i>Rumex dentatus subsp. halacsyi</i>	3, 4, 5
Salram	<i>Salicornia ramosissima</i>	3, 4
Salsod	<i>Salsola soda</i>	3, 4, 5
Sarper	<i>Sarcocornia perennis subsp. alpini</i>	3, 4
Scilit	<i>Scirpus litoralis</i>	4, 5
Scimar	<i>Scirpus maritimus</i>	3, 4, 5
Scolac	<i>Scorzonera laciniata</i>	3, 4, 5
Scomac	<i>Scolymus maculatus</i>	3
Sin.ident	Sin identificar	5
Sonole	<i>Sonchus oleraceus</i>	3, 4, 5
Spe.sp	<i>Spergularia sp.</i>	3, 4, 5
Suaspl	<i>Suaeda splendens</i>	3, 4
Suaver	<i>Suaeda vera</i>	3, 4
Sua.sp	<i>Suaeda sp.</i>	5
Tornod	<i>Torilis nodosa</i>	4
Trires	<i>Trifolium resupinatum</i>	3, 4
Trisqu	<i>Trifolium squamosum</i>	3, 4

- Relación de abreviaturas y siglas usadas, y capítulos en los que se emplean:

Abreviatura	Significado	Capítulo
a	avena (categoría de la variable CU)	3
AA	último año que se cultiva en un punto o año del abandono	1
AC	Análisis de Correspondencia	3
AD	superficie total de los depósitos de semillas encontrados a lo largo de los márgenes del caño	4
AIC	Criterio de Información de Akaike	3
ANOSIM	Análisis de Similaridad	2, 3, 4, 5
ANOVA	Análisis de la Varianza	3, 4
ARP	superficie del ejemplar más cercano del año anterior	4
Artnac	comunidad potencial dominada por <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> y establecida a una cota 156-182 cm en las zonas de referencia	3, 4
Artnac+hel	comunidad potencial dominada por <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> acompañada por los helófitos <i>Juncus subulatus</i> o <i>Scirpus maritimus</i> y establecida a una cota 130-155 cm en las zonas de referencia	3, 4
AUC	área bajo la curva	4
B	bordes de arroyos y ríos (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4
BIO-ENV	analytical procedure proposed by Clarke & Ainsworth (1993)	2
C	cultivo (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
CA	número de años en los que ha sido cultivado un punto en la última década	1, 3
CCA	Análisis de Correspondencia Canónica	3, 4
ce	cebada (categoría de la variable CU)	3
cm.s.n.m.	centímetros sobre el nivel del mar	3, 4
CN	número de cultivos diferentes ocurridos en un punto en la última década	1, 3
CN/CA	relación del número de cultivos diferentes en un punto y el número años cultivado	1, 3
COTA	cota topográfica	3, 4
CSIC	Consejo Superior de Investigaciones Científicas	1, 2, 5
CU	último cultivo llevado a cabo en un punto antes de su abandono	1, 3

d.f.	degree of freedom	2
dffits y dfbeta	pruebas de diagnóstico usadas en modelos estadísticos para evaluar la influencia de una observación sobre la estimación de los coeficientes de regresión	4
DIST.SUR	distancia mínima a través del caño hasta el límite sur de la finca	4
DIST.SW	distancia a los límites sur u oeste	3
DIST.TRAV	distancia al centro del Caño	3, 4
DIST.TRAV1	distancia estimada hasta el centro del caño desde el transecto más cercano usado en los muestreos de depósitos de semillas	4
DIST.TRAV2	distancia estimada hasta el centro del caño desde el transecto más lejano usado en los muestreos de depósitos de semillas	4
DRP	distancia al ejemplar más cercano del año anterior	4
E.C.	Electrical Conductivity	2
EBD	Estación Biológica de Doñana	1, 2
EC_0.2	conductividad eléctrica en superficie, de 0 a 2 cm	3, 4
EC_8.10	conductividad eléctrica en profundidad, de 8 a 10 cm	3, 4
<i>F</i>	estadístico del test de ANOVA con medidas repetidas	3, 4, 5
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura	1
GAM	Modelos Aditivos Generalizados	4
GIS	Sistemas de Información geográfica	4
gl	grados de libertad	3, 4
GLM	Modelos Lineales Generalizados	3
<i>H</i>	estadístico del test de Kruskal-Wallis	4
HI	hidroperíodo acumulado en invierno	3, 4
HIDRO	hidroperíodo acumulado en cada ciclo hidrológico	3, 4
HO	hidroperíodo acumulado en otoño	3, 4
HP	hidroperíodo acumulado en primavera	3, 4
HS	suelos húmedos salobres (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4
HV	hidroperíodo acumulado en verano	3, 4
LANDSAT	Constelación de satélites (LAND=tierra y SAT=satélite) para la observación en alta resolución de la superficie terrestre	2, 3, 4

LAST-EBD	Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Teledetección de la Estación Biológica de Doñana	1, 2
LIDAR	Laser Imaging Detection and Ranging	2, 3, 4
ln.	transformación de alguna variable cuantitativa con el logaritmo natural	4
$\log(x+1)$ o $\log(x)$	transformación logarítmica de alguna variable cuantitativa	2, 3, 4, 5
M	marisma (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
m.a.s.l.	meters above sea level	2
MODIS	MODerate resolution Imaging Spectroradiometer	2, 3, 4
mS/cm	milisiemens por centímetro (unidad de conductividad eléctrica)	2, 3, 4
N	número total de individuos de cada especie perenne detectados en cada uno de los cuadros de 30x30 metros	3
NA	número total de individuos de cada especie perenne detectados en cada uno de los cuadros de 30x30 metros durante el recuento del año anterior	3
NA	no annuals	2
NDVI	Índice de Vegetación Normalizado	1
NMDS	Non-Metric Multidimensional Scaling	2, 3, 4, 5
NP	no perennials	2
P	pastizal/herbazal (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
p	nivel de significancia	2, 3, 4, 5
PAC	Política Agraria Común de la Unión Europea	1
PCCA	Análisis de Correspondencia Canónica Parcial	3
PENDIENTE	pendiente media	4
PH	pastizal húmedo (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
pH_0.2	pH en superficie, de 0 a 2 cm	2, 3, 4
pH_8.10	pH en profundidad, de 8 a 10 cm	2, 3, 4
PI	precipitación acumulada en invierno	3, 4
PO	precipitación acumulada en otoño	3, 4
PP	precipitación acumulada en primavera	3, 4
PS	pastizal salobre (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
PT	precipitación acumulada en cada ciclo hidrológico	3, 4
PV	precipitación acumulada en verano	3, 4

r4.	transformación de alguna variable cuantitativa con la raíz cuarta	3
RA	ruderal/arvense (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
ROC	curva de la Característica Operativa del Receptor	4
S	suelos salinos (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
Scilit	comunidad potencial dominada por <i>Scirpus litoralis</i> establecida a una cota < 130 cm en las zonas de referencia	3, 4
SE	error estándar	2, 3
SIMPER	Análisis del Porcentaje de Similitud	2, 3, 4, 5
sq.	transformación de alguna variable cuantitativa con la raíz cuadrada	3, 4
Suaver	comunidad potencial dominada por <i>Suaeda vera</i> y establecida a una cota > 183 cm en las zonas de referencia	3, 4
SUELO	proporción de suelo desnudo	3, 4
T	tiempo transcurrido desde la restauración	3, 4
<i>t</i>	<i>t</i> de Student y estadístico de la prueba T para muestras relacionadas	4
TA	tiempo transcurrido en cada punto desde el año de abandono hasta cada uno de los años en que se muestrea la vegetación	1, 3
tb	trigo blando (categoría de la variable CU)	3
td	trigo duro (categoría de la variable CU)	3
TE	suelos temporalmente encharcados (tipo de hábitat según Valdés <i>et al.</i> 2007)	3, 4, 5
ρ	coeficiente de correlación	2
χ^2	test de Chi-cuadrado y estadístico del test de Friedman	2, 3, 4

AGRADECIMIENTOS

Como bien saben mis compañeros de promoción, en los momentos en los que me explayo compartiendo mis buenos recuerdos y exteriorizando mis emociones, puedo llegar a ser bastante escueto sin dejar de ser emotivo. Pero en esta ocasión, no pienso pecar de lo primero. Estas últimas páginas de mi tesis suponen mucho para mí porque en ellas mencionaré a todas aquellas personas sin cuya ayuda, compañía o palabras de ánimo no habría podido terminar este tan duro proceso ni llegar a ser lo que soy, una persona mucho más completa en todos los sentidos. Las grandes historias están protagonizadas siempre por grandes personajes, y las historias tan largas como lo ha sido ésta... pues todavía más.

En primer lugar, debo darles las gracias a mis directores, **Eloy** y **Carlos**, que me *engancharon* a la Ecología a través de sus clases y me iniciaron en la investigación eligiéndome para este apasionante proyecto, dándome además la increíble oportunidad de trabajar y dedicarme a lo que más me apasionaba, y en un lugar tan especial como Doñana. La confianza que han depositado en mí desde mis inicios (allá por el curso 2004-05, con la Beca de Colaboración) hasta la actualidad, merece mi más sincera gratitud. Tras encargarse esos años del diseño metodológico y de las labores de campo, en 2006 me guiaron por aquel terreno tan vasto en mis primeras incursiones en Doñana donde, además de ampliar considerablemente mis conocimientos de botánica y ecología, me inculcaron el rigor y la resistencia que requieren los muestreos de campo. Posteriormente, por su dirección y tutela, viendo con buenos ojos mi asistencia a cursos de formación y congresos internacionales, servir de puente hacia otros investigadores, y el tiempo dedicado a reuniones así como el invertido durante las revisiones de los capítulos... por todo ello, y por sus palabras de ánimo, **GRACIAS**.

Tony Davy es un magnífico referente y un amigo. Durante los últimos años, ha tenido un papel esencial en esta tesis, en mi experiencia investigadora y en mi desarrollo personal. En primer lugar, su contribución ha sido determinante en la trayectoria y alcance de esta tesis. A pesar del relativamente poco tiempo que pasé bajo su supervisión (dos estancias de 3 meses), nuestras innumerables reuniones llenas de discusiones (en el mejor de los sentidos) sobre ecología, restauración y marismas, me hicieron sentir como cualquier otro de sus PhD... genial. Su enorme experiencia resultó vital para que los primeros análisis exploratorios derivaran en verdaderos resultados de trascendencia científica. El Capítulo 2 es buena muestra de ello y será presumiblemente mi primer artículo publicado. Además, en lo personal, me brindó una experiencia única e irrepetible.

Una cálida recepción en Norwich con unas buenas *pints*, me hicieron presagiar que todo iría sobre ruedas. Y así fue. Por abrirme las puertas de su casa, por el afecto de su querida familia a la que siempre llevaré en mi corazón (Linda, Briony y Jasper), por tratarme con respeto sin perder el sentido del humor, por enseñarme la UEA e introducirme en aquel *mundillo* tan enriquecedor lleno de grandes investigadores y compañeros, por seguir hablándome tras probar mi primera tortilla de patatas,... Trabajar y aprender con él fue y sigue siendo a día de hoy, un auténtico honor. **THANK YOU.**

De **Andrés** y **Alberto**, cualquier cosa que escriba de ellos se quedará corta. Desde 2009 han sido los mejores compañeros que podría haber tenido, con ellos he compartido cientos de momentos (míticos) que jamás olvidaré y han sido los grandes responsables de que esta etapa de mi vida haya sido tan buena y divertida a nivel personal. Nuestra amistad es un ejemplo de que lo diferente puede no sólo coexistir, sino también atraerse. Por levantarnos el ánimo mutuamente, por un ambiente de trabajo envidiable, por salir juntos a disfrutar de la vida, por la ayuda en multitud de tareas y por convertirnos en verdaderos amigos... **GRACIAS.**

Ya lo decía *Raperro*: “es un buen muchacho”. Aunque se haya incorporado más tarde al *A-Team*, **Adri**, futuro *Dr. Anguilla* y un *crack* de la estadística, ha sido partícipe y sufridor de varios de los análisis estadísticos que en esta tesis se desarrollan. Por las muchas reuniones en tu despacho de olor a fresas... **GRACIAS.**

A **Daniel Melero** por su ayuda informática e iniciarme en el maravilloso mundo del ArcGis, por colaborar de manera desinteresada primero, como alumno interno después y finalmente como contratado tanto en labores de campo como de laboratorio. La persona con quién más días de campo he compartido (36) y sin haberse quedado nunca en Huerta Tejada. Por eso, por nuestra amistad desde la carrera y por la animada fiesta caribeña que me tiene preparada si todo va bien... Dani, **GRACIAS.**

Para abordar un proyecto de esta envergadura fue imprescindible contar con la colaboración en campo y laboratorio de otras personas, cuya labor ha sido más que meritoria. A pesar de la dureza del trabajo y de tratarse, en la mayoría de los casos, de prácticas no remuneradas, estas importantísimas personas no sólo estuvieron siempre dispuestas a ayudar en todo lo que fuese necesario, sino que además enriquecieron enormemente este trabajo y mi propia vida, siendo partícipes y grandes responsables del buen ambiente que se ha respirado durante muchos años en nuestra *segunda casa*. Queridos **becarios de Colaboración** (Silvia, Clara, Laura, Ana, Raúl y Lucía), **alumnos internos de Ciencias Ambientales** (Jesús, César, Sete, José Carlos, Cristina, Luis Eduardo, Manuel Jesús, Xandra, Lucía, Arantxa, Isa, Edu, Dani, Alberto y Juanjo) y

personal en prácticas del CIECEM (José Pomares, Ezequiel, Ana Romero, Pablo, Víctor, Tere Tovar, David Mojarro, Plá, Javier Villarán, Manuel Gómez, Maryem, Jenni, Rocío, Antonio, Jiri, Auxi, Tere Barneto, Félix, Octavio, Álvaro Cordón, Enrique, Caro, María Mercedes Lavao, Juanjo Pereira, Álvaro Amo, Vicky, Carmen Sosa, Paqui, Vladi, Ana Fernández, Belén, Tania, Amanda, Carmen Esteban, Maite, Miriam, Curro, Lucía, Sergio, Raquel y Tirso), gran parte de esta tesis os la debo a vosotros... **GRACIAS**.

También a los **alumnos “externos” de Ciencias Ambientales** (Elena Rodríguez, Irene González, Sonia Sánchez, Maribel Santín, Carolina Neira, Marta Montañez, M^a Ángeles Blanco, María del Amor Garrido, Javier Sánchez, Joselu, Irene Payán, Isabel Villegas, Estefanía del Rocío Vélez y Daniel Delgado), a **Los Compadres** (Chico, Pepe, Juanma, Juanjo, Felipe, Luis y Cristina Moreno), a los de **Ecología de la Universidad de Sevilla** (Enrique Mateos, Jesús Cambrollé y Antonio) y a **otros** (Yolanda Domene, Álvaro Pallarés, Pachu, Pepo, Myriam, Juanfran, Cristian, María José Cadenas y Gina Vela), que de manera puntual me acompañaron al campo para ayudar en las tareas y compartir las garrapatas. **GRACIAS**.

A los colegas del **LAST-EBD**, por la ayuda prestada en temas de SIG y Teledetección, en especial a David Aragonés quién me enseñó el fundamento y el manejo del GPS diferencial, así como algunas claves para su posterior tratamiento. **GRACIAS**.

A **Inma Vecino** y a **Alfredo Rubio-Casal** por la ayuda en la identificación de especies. **GRACIAS**.

A los doctores **Josu González Alday** y **César Costa**, por el tiempo dedicado en la lectura y valoración de este documento, y por los comentarios y sugerencias realizados de cara a la futura publicación de los capítulos. **GRACIAS**.

A todos esos investigadores con los que me he cruzado en numerosos **congresos** y **cursos** y con los que he podido intercambiar puntos de vista, información y experiencia. **GRACIAS**.

A la **Universidad de Huelva**, por todo lo que he vivido dentro de ella; a su Plan Propio de Investigación por las becas recibidas y las ayudas para poder realizar las estancias en el extranjero; y en general, a todo el PAS de los que siempre he recibido un servicio profesional y un trato agradable. **GRACIAS**.

A **Pablo Hidalgo** por cedernos su Land Rover para los días de campo y por su ya mítica cassette de canciones de amor que se convirtieron en himnos. **GRACIAS**.

Al **CIECEM**, por facilitarnos sus instalaciones y permitirnos el uso de la cámara fría (4 °C) para la fase de estratificación del banco de semillas. **GRACIAS**.

Al grupo de investigación **Biología de las Aguas Epicontinentales** (RNM 324) por prestarnos la manga empleada para la captura de semillas hidrócoras. **GRACIAS**.

A Juan Peña, Isa, Kike y Dani, por hacer de mi breve periplo por los laboratorios de **La Rábida**, algo mucho más llevadero. **GRACIAS**.

A mi **Luisa, Isa, Barto, Fina, Elvira, Esperanza y Miguel** por hacer de nuestra *segunda casa* un sitio mucho más agradable, pero sobre todo por alegrarnos las mañanas, por los deliciosos Viernes de Dolores, por la *guasa* y por ser unas personas encantadoras. **GRACIAS**.

A **M^a Carmen y sus compis** del comedor por el cariño y por mantenerme siempre bien alimentado. **GRACIAS**.

A **Enrique Chaguaceda y a su familia**, técnico de laboratorio, vecino y amigo, por estar siempre que loa he necesitado. **GRACIAS**.

A mis 3 niñas, ya doctoras, **Encarni, Marta y Merchi**, con las que he compartido y disfrutado innumerables momentazos tanto dentro como fuera de la Facul, tan dispuestas a ayudar como a echar un buen rato, tan trabajadoras como divertidas, tan compañeras como amigas. **GRACIAS**.

Al resto de compis de la **Facultad** con los que también he compartido tantos *breaks*, días de comedor, tartas de cumpleaños, partiditos, risas y cafelitos, ya fueran del **DBASP** (Julio, Paquito, Carmen “bicho”, Eva, Tere, Belén, Itziar, Virgilio, Antonio Sánchez, Begoña y Zaida), del **DQCM** a los del BIO214 (Rosa, Marta Vila, Mari Carmen, Toma y Nora), FQM310 (Ana y María Sánchez), FQM141 (Fernando, Manolo, José Manuel, Amanda, Rocío Jara y Rocío Castillo), a los del FQM275 (Lourdes, Iván, Juan Urbano y Ana Pereira), a los del **DIQ** (Juan Hermoso, Rocío Gallego, Gema, Amanda Rivera y Jesús Fernández) y a las niñas del **CIECEM** (María José, María Cuaresma, Mayca, Isa, María Vázquez y Maricuqui). **GRACIAS**.

En este largo recorrido por aquellas personas más influyentes en estos años, haré una vital parada en **Norwich**. En esta maravillosa ciudad, con la que nunca dejaré de soñar, pude experimentar uno (bueno dos) de los momentos más trascendentales de mi vida. Ambas estancias, de 3 meses cada una en 2009 y 2011, marcaron un antes y un después en la tesis y también en mi percepción de la vida. La maravillosa gente que allí

pude conocer me caló muy hondo. En especial, a la *Latin Mafia* de la UEA (Christiana, Vero, David, Josep y Lorenzo) y a mis amigos (Alex, Clara, Manu, Alberto, Diana y Frank), por abrirme literalmente las puertas de sus casas, por ayudarme en todo y por ser mi familia adoptiva. **GRACIAS.**

De ese *mundillo* tan enriquecedor lleno de grandes investigadores y compañeros de la UEA al que me refería antes, qué menos que nombrar a aquéllos con los que tan buenos ratos pasé. En **BIO** como Jacob, Karl, Tim, Lewis, Conrad, David, James Kitson, Tulio, Edd, Lucy, James Norris, James Boone, Daniel, Freydis, Kelly, Catriona, Becky, Leila, Sarah, Gerardo, Emma, Lotty, Siân, Phil, Danielle, Alyson, Alicia, Dave Wright, Catalina, Anna y Claudia, y **ENV**, como Pete, Scott, Kabelo y Hugh. Y especialmente, a **Hannah** y **Dave**, por ser unos *housemates* estupendos durante mi primera estancia y por echarme un cable con la estadística; y del resto del *Tony's Group* quisiera también mencionar a Ahmed y Sami por lo agradable que fue compartir despacho y por el intercambio cultural. A todos ellos... **THANK YOU.**

A pesar de tratarse de un lugar bastante apartado, la marisma de Doñana es también un lugar donde se puede coincidir y compartir una interesantísima charla con alguna de las personas que la suelen frecuentar, como Pepe “el torero”, José Corento, Miguel Ángel Bravo o los guardas del parque. Me encantan esas conversaciones llenas de experiencia y de conocimiento de campo. De hecho, si en alguna ocasión se me quedó el coche en un barrizal (en mi defensa, diré que pocas) y tuvieron que venir a rescatarnos, simplemente era una excusa para poder hablar con ellos. ¿No cuele? Bueno, de todos modos, **GRACIAS.**

Aunque no se trate de personas, no quisiera olvidarme de aquellas pequeñas cosas que hacían que los largos días de campo fueran mucho más llevaderos y que cualquier campero que me haya acompañado sabrá a lo que me refiero: el vientecito de las 17:00 de la tarde, la sombrita de las nubes pasajeras, los puntos de *suelo desnudo*, los días de pocas garrapatas, los gazpachitos, los chistes nemotécnicos para hacer recordar los nombre de las plantas, el paseo por la Raya Real, las rojizas puestas de sol sobrevoladas por miles de gansos, la media hora de descanso y charloteo tras el bocata, el avistamiento de cualquier criatura en un entorno tan privilegiado, las ingeniosas fotos de grupo,... **GRACIAS.**

A mis amigos de toda la vida, ajenos a la investigación en su gran mayoría aunque no por ello menos importantes, y que siempre estarán ahí. *Compadres*, *Sectarios*, *Waingungos*, compis de Ciencias Ambientales y amigos de Everluz, **GRACIAS.**

En los últimos 3 años, y casi como una terapia de relajación y de desconexión, los paseos por los pinares y marismas del **entorno de Bellavista**, me han permitido

acercarme diariamente a la naturaleza, conocer a gente con las que compartir un buen rato de charla a veces banal y otras veces más profunda y filosófica. **Laura, Estela y Zampo** han sido especialmente responsables de ello ,D. **GRACIAS**.

A **Crucita** por la compañía silenciosa, por el cariño y por aportarme serenidad. Y a mi mejor amigo, llegado casi como su propio nombre, que aunque no entienda nada de a lo que he dedicado tanto tiempo sentado junto a él, sí que entiende de amistad. Pura amistad. Por el ánimo sin palabras, por quererme tal y como soy, por sacarme, por lo bien que lo pasamos juntos y lo bien que me hace sentir. Pequeño **Rayo, GRACIAS**.

La **familia** es muy importante, más aún cuando se tiene la gran suerte de que te quieran tanto como a mí me han querido siempre. Queridos Migui, Tata, tío Manolo, tía Merchi y resto de titos y primos os quiero muchísimo. Cómo me hubiera gustado que pudiérais disfrutar conmigo de este momento, queridísimos abuelo Cipri, Lala, abuelo Amando y Lala Isabel os echo de tanto de menos. Tampoco puedo olvidarme de mi entrañable gente de *La Serena*. Y si ya tienes dos familias pues ¡agárrate! Queridos Domingo, Manoli, Mari Cruz, Luismi y pequeñas “gertrudis”, Julia y Carmen, os quiero.

Pero dentro de este grupo tan selecto, si a alguien le debo dar las gracias de todo corazón por todo lo que soy y tanto amor incondicional, esos son a mi madre y a mi padre. Por eso, por estar siempre cerca, por animarme, por sus sabios consejos, por desearme siempre lo mejor, incluso por acompañarme a Doñana en alguna ocasión, por decirme la frase con la que da comienzo esta tesis y que tengo presente desde hace muchos años, por darme la oportunidad de estudiar lo que quise, por la educación recibida, por ser felices con lo que me hace feliz,... por eso y mucho más. **GRACIAS**.

Y por último, cerraré este apartado, esta tesis y esta fase de mi vida, dedicándole unas palabras a esa persona que conocí de aquella manera tan fortuita al inicio de esta tesis, que desde entonces no hemos hecho otra cosa que acercarnos más y más hasta compartirlo todo, una maravillosa persona de la que estoy profundamente enamorado, que me apoya y me acompaña siempre, que también me ha ayudado en numerosas jornadas de campo cuando no tenía con quién ir, que es un ejemplo diario de dedicación, esfuerzo, bondad y pasión, *my accompanying person in Avignon and in my life*, fuente de ilusión, gran damnificada de tanto tiempo dedicado a este proyecto, aunque gran beneficiada del tiempo que nos queda por vivir y disfrutar juntos. Mónica, **GRACIAS**.

**DE TODO CORAZÓN,
¡¡GRACIAS A TODOS!!**

Alberto Vélez Martín

