

# VARIACION EN LA SECUENCIA ESPACIAL DE COMUNIDADES VEGETALES EN RELACION CON EL GRADO DE TEMPORALIDAD DEL SISTEMA LENITICO

M. Fernández Aláez; E. Luis Calabuig; M.C. Fernández Aláez

Dpto. de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de León.

Palabras clave: water gradient, water temporality degree, plant communities multivariate analysis.

## ABSTRACT

The principal components analysis has been applied to study of the gradient of macrophyte communities in three ponds of the León Plateau (Valdepolo, Villaverde la Chiquita and Santiz). The principal sequence of community compositional variation obtained, as a response to environmental factors, is associated with the gradient drought-flooding. The comparison of the coenoclines shows the equalizing effect of the aquatic medium, as well as a general differentiation according to the permanence or temporality of the pond, in direct relation to basin depth and shore profile. Both cluster analysis and ordination of samples on the space defined by the first two components make apparent a higher similarity of the community-gradient between Santiz and Villaverde. Nevertheless, the existence of connections among the three coenoclines shows that the general gradient of variation is the same in all the three cases.

## INTRODUCCION

Un gradiente ambiental puede ser concebido, en general, como un gradiente complejo constituido por gradientes de muchos factores ambientales particulares que cambian juntos en el espacio (Whittaker, 1956). Un gradiente de comunidades o coenoclina, que junto al gradiente complejo forma una ecoclina (Clements, 1936; Whittaker, 1960, 1967) puede ser directamente interpretable en términos de estos factores ambientales que afectan a las especies.

El objetivo fundamental de este trabajo consiste en el análisis del gradiente de las comunidades vegetales, identificando, definiendo y comparando secuencias o direcciones de variación de la composición específica en relación con el gradiente de humedad, en tres lagunas próximas geográficamente, pero que conforman un gradiente respecto al tiempo de permanencia del agua.

Las técnicas multivariantes de ordenación han sido muy empleadas en el análisis del gradiente de las comunidades de plantas, tanto con datos reales como simulados (Goodall, 1954; Swan, 1970; Fasham, 1977), planteándose interesantes controversias en cuanto a la aplicación de unas técnicas u otras. En este caso se ha utilizado una técnica de ordenación indirecta, el análisis de componentes principales, mediante el cual es posible abstraer ejes que representan las principales direcciones de cambio en la composi-

ción de la comunidad, y que podrían corresponder a cambios ambientales.

## DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

La investigación se ha centrado en tres lagunas pertenecientes a la Meseta leonesa, en el sureste de la provincia, asentadas sobre depósitos terciarios de fácil erosión: «rañas», arcillas, areniscas y margas. Se sitúan próximas a las localidades de Valdepolo y Villaverde la Chiquita, que dan nombre a las dos más pequeñas objeto de este estudio (fig. 1). Se encuentran bajo la influencia de un clima mediterráneo templado seco. No obstante, en tres estaciones relativamente cercanas a la zona (La Virgen del Camino, Villamuño y Mozos de Cea) la pluviosidad anual durante el año 1982, en el que se efectuó el muestreo, fue anormalmente baja, si se compara con la precipitación media anual registrada durante el periodo 1972-1981 (tabla 1). Este descenso respecto al valor medio oscila entre 164,85 mm en la estación de la Virgen del Camino y 113,93 mm en Villamuño, y se pone también de manifiesto en los años 1980 y 1981, inmediatamente anteriores al de estudio.

En base a estas condiciones ambientales la laguna Santiz, de aguas permanentes, que tiene una extensión aproximada de 50.000 m<sup>2</sup>, muy superior a las otras, y con mayor profundidad, se secó excepcional-

mente en el otoño de 1981. La laguna de Valdepolo es muy somera y temporal, secándose con la entrada del verano; mientras que la de Villaverde, algo más profunda, mantiene generalmente agua durante todo el ciclo anual, tal como ocurrió en el año 1982, aunque experimenta una fuerte reducción estival.

Las características físico-químicas del agua medidas en invierno (Fernández Aláez, 1984), cuando las interferencias por actividad de los organismos son escasas, no difieren sensiblemente en las tres lagunas. Santiz se encuentra más mineralizada (330  $\mu\text{mhos/cm}$ ) en función de una mayor concentración de cloruro. Por otra parte, el contenido en nutrientes es ligeramente superior en Valdepolo, a la vez que también es mayor la turbidez del agua respecto de las otras lagunas.

## METODOLOGIA

### Metodo de muestreo

En la laguna de Valdepolo el muestreo de la vegetación macrófita se llevó a cabo a mediados de junio de 1982, antes de que se secase; mientras que en Villaverde y Santiz, y debido a que la vegetación alcanza más tarde su mayor desarrollo, se realizó a comienzos del mes de julio. Se utilizó la técnica de transectos perpendiculares a la orilla. El número y localización de los mismos se eligieron de forma que representasen la variación de la vegetación en la laguna. Se efectuaron 15 transectos (4 en Valdepolo, 5 en Villaverde y 6 en Santiz), con un total de 186 inventarios (60 en Santiz y 63 tanto en Villaverde como en Valdepolo). Los transectos están integrados por unidades cuadradas de 0,5 m de lado, que en función de la heterogeneidad de la vegetación se disponen de forma continua o a intervalos que van de 0,5 a 10 m lo que viene a determinar una variabilidad en el número de muestras que componen cada transecto. En cada una de estas unidades se realizó un registro de las especies presentes valorándose la importancia de las mismas en porcentaje de cobertura.

### Tratamiento de datos

El análisis de componentes principales (Hotelling, 1933) asume una relación lineal entre los ejes y las variables originales; sin embargo, es bien conocido que las abundancias de las especies están relacionadas con los gradientes ambientales por funciones que no son lineales (Whittaker; 1967). Las distorsiones en las coenoclinas que resultan con el uso de esta técnica, y que parecen tener origen en la alta proporción de valores cero en la matriz de datos pueden ser reducidas mediante transformaciones de los datos o estandarización

de variables (Swan, 1970, Austin y Noy-Meir, 1971; Noy-Meir y Whittaker, 1977; Van der Maarel, 1979).

Las matrices originales inventariables-especies obtenidas para cada laguna contienen una elevada proporción de valores cero. Por otra parte, utilizando información cuantitativa para las especies se corre el riesgo de sobrevalorar a las dominantes. Para minimizar los efectos derivados de las características de los datos se han eliminado en las tres matrices base las especies que aparecían en el conjunto de inventarios realizados con una cobertura total  $< 5\%$ , efectuándose también la transformación  $\ln(x+1)$ , tal como sugiere Jensen (1978) para el caso de valores de cobertura. Se aplicó a las tres matrices obtenidas un análisis de componentes principales (Acopri, Mallo, 1985), cuyos resultados permitieron suprimir seis variables que mostraron muy bajos porcentajes de dependencia respecto a los tres primeros ejes (*Eleocharis acicularis*, *Damasonium alisma*, *Potamogeton natans*, *Rumex crispus*, *Cirsium arvense* y *Sparganium erectum*). Estas especies junto con las registradas en las tres lagunas con cobertura  $\leq 5\%$  no se incluyeron en el análisis correspondiente a la matriz global, que a su vez sugirió un análisis sectorial a partir de los individuos ordenados en el primer cuadrante.

Se agruparon todos los transectos aplicando un análisis cluster, que utilizó el coeficiente de Motyka *et al.* (1950), y el método de ordenación UPGMA (Sokal y Michener, 1958) a una matriz generada mediante el cálculo de la cobertura media de las especies registradas en cada uno de los transectos.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Identificación del gradiente de comunidades

La aplicación de la técnica de componentes principales a cada una de las tres matrices de datos resultantes del muestreo de la vegetación, después de la eliminación previa de un buen número de especies poco abundantes (22 en Valdepolo, 17 en Villaverde y 9 en Santiz), supuso una ordenación de los inventarios a lo largo del primer componente que se corresponde aproximadamente con la secuencia que ofrecen en el transecto. Este primer componente reproduce el gradiente ambiental sequía-encharcamiento, explicando en Villaverde la Chiquita el 28,46% de la varianza total, el 27% en Valdepolo y sólo el 18,10% en Santiz.

La serie de muestras que integran los transectos no se disponen en línea recta, sino que mantienen una leve curvatura en relación con el segundo componente. No se ha conseguido interpretar con un sentido ecológico esta disposición de las muestras, y muy

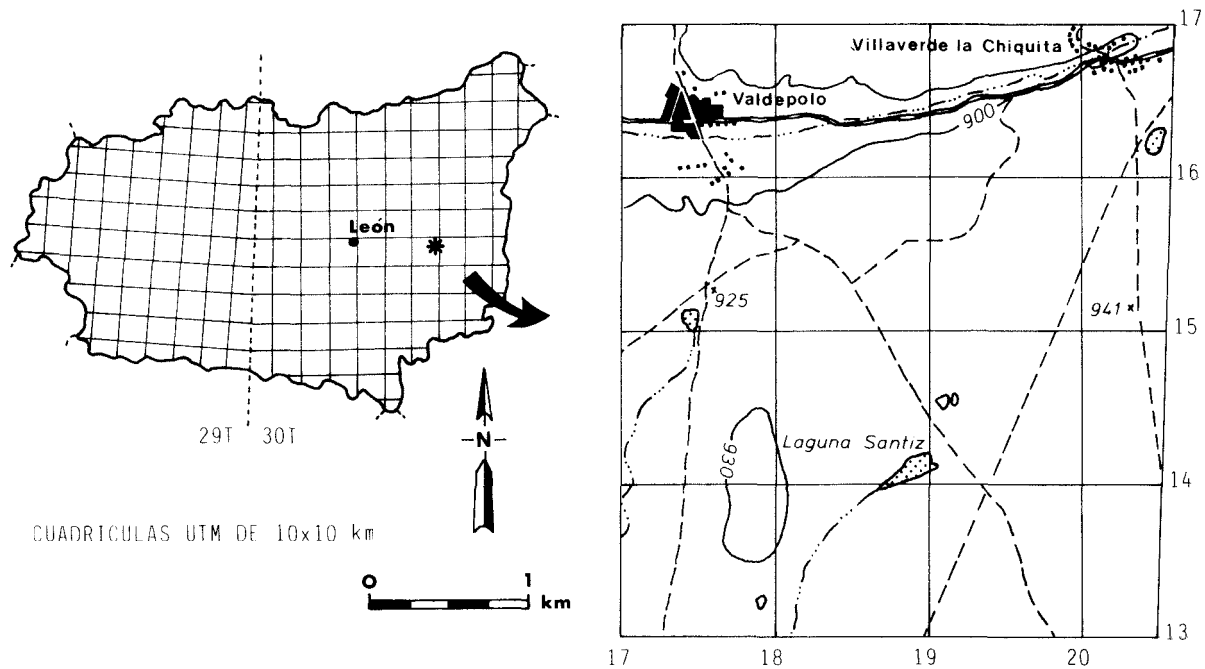


Figura 1.—Localización geográfica de las lagunas estudiadas  
Geographic location of the ponds studied.

#### ESTACIONES METEOROLÓGICAS

AÑOS	V. del Camino	Villamuñio	M. de Cea
1972–1981	588,9	512,9	533,2
1980	561,1	386,5	365,1
1981	520,0	472,4	427,7
1982	424,1	399,0	388,7

Tabla 1.—Precipitación anual (mm) en tres estaciones meteorológicas próximas a la zona de estudio. Los datos correspondientes al periodo 1972–1981 se refieren a valores medios.

Precipitation annual (mm) in three meteorological stations near to the zone studied. The dates of the periode 1972–1981 are the means values.

probablemente el segundo componente que, a diferencia del primero, absorbe un porcentaje de la varianza total muy similar en los tres casos (13,11% en Villaverde, 12,12% en Valdepolo y 12,95% en Santiz), pudiera significar, según ha apuntado Goodall (1954) en estudios similares, la no linealidad de las relaciones específicas representadas primariamente por el primer eje.

En los tres análisis, pero especialmente en los correspondientes a Villaverde y Valdepolo, se observa que un elevado porcentaje de los inventarios, en gene-

ral, los situados en el interior de la laguna, ligados a la presencia o mayor permanencia del agua, relativamente pobres en especies y muy homogéneos, se concentran en una pequeña zona del espacio de ordenación, en tanto que la mayor heterogeneidad que caracteriza los niveles iniciales del gradiente explica la separación entre los restantes inventarios. Por cuanto se trata, como ya se señaló con anterioridad, de análisis exploratorios que han servido básicamente para suprimir variables, no se ha considerado necesario representar gráficamente estos resultados y solamente

## VALDEPOLO

## COMPONENTE I

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Vulpia bromoides	-0,898	Antinoria agrostidea	0,839
Leontodon taraxacoides	-0,843	Ranunculus peltatus	0,701
Polypogon maritimus	-0,812		

## COMPONENTE II

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Potentilla reptans	-0,810	Mentha cervina	0,470
Carex hirta	-0,810	Trifolium resupinatum	0,442
Agrostis stolonifera	-0,810		

## VILLAVERDE LA CHIQUITA

## COMPONENTE I

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Trifolium fragiferum	-0,914	Glyceria fluitans	0,379
Juncus articulatus	-0,905	Myriophyllum alterniflorum	0,132
Leontodori taraxacoides	-0,888	Eleocharis acicularis	0,098
Juncus compressus	-0,859	Antinoria agrostidea	0,088
Chamaemelum nobile	-0,837		

## COMPONENTE II

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Taeniatherum caput-medusae	-0,509	Mentha cervina	0,625
Trifolium micranthum	-0,509	Eleocharis palustris	0,549
Glyceria fluitans	-0,506	Myosotis sicula	0,519

## SANTIZ

## COMPONENTE I

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Myriophyllum alterniflorum	-0,679	Carex hirta	0,779
Ranunculus peltatus	-0,429	Trifolium fragiferum	0,777
Glyceria fluitans	-0,236	Carum verticillatum	0,753

## COMPONENTE II

<u>Extremo negativo</u>		<u>Extremo positivo</u>	
Poa annua	-0,566	Eleocharis pūlustris	0,612
Cynosurus cristatus	-0,519	Galium uliginosum	0,606
		Antinoria agrostidea	0,558

Tabla 2.-Especies que definen los extremos de los ejes I y II con sus respectivos coeficientes de dependencia en los análisis de componentes principales aplicados a las tres lagunas.

Species defining the extremes of the axes I and II in the principal components analysis applied to every pond.

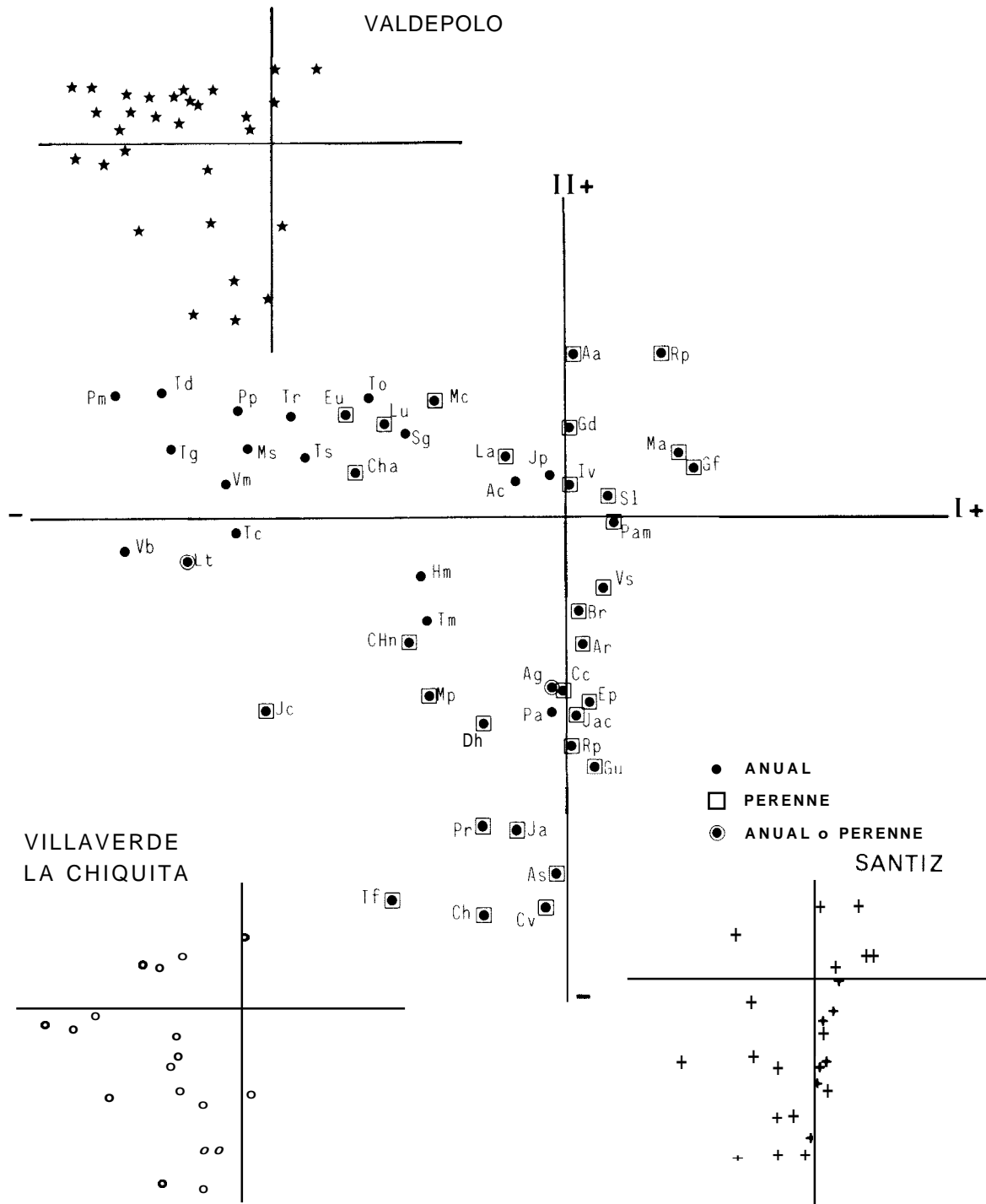


Figura 2.—Análisis de componentes principales aplicado a la matriz general que reúne las muestras de las tres lagunas. Ordenación de las especies en el plano definido por los dos primeros componentes, especificando las correspondientes a cada laguna. La clave para la denominación de las especies figura en el apéndice.

Principal components analysis applied to the matrix of the totality of sample of three ponds. Ordination of species on the plane defined by the first two principal components, showing those who belong to every pond. The key for denomination of the species is found in the appendix.

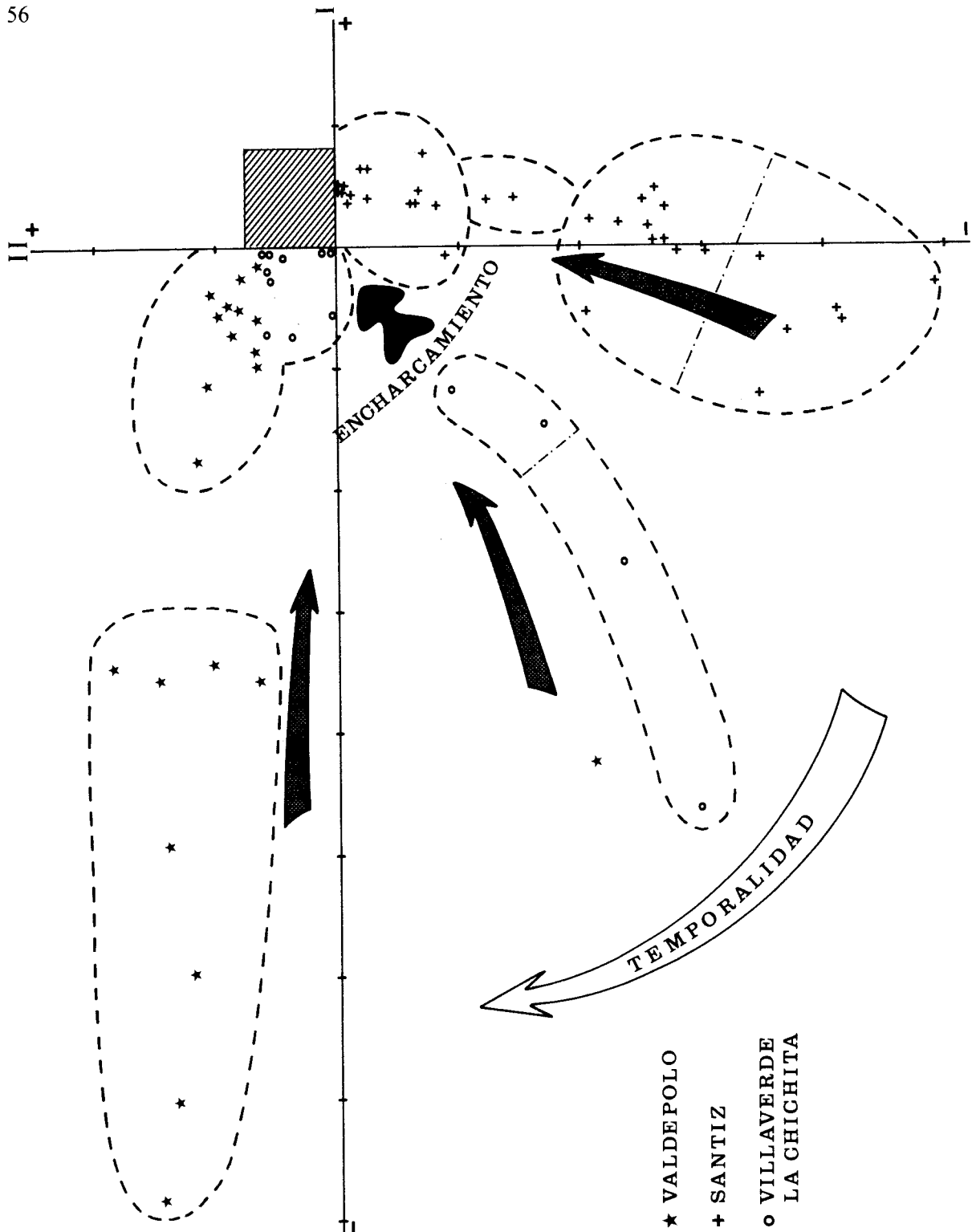


Figura 3.—Análisis de componentes principales sobre la matriz general de datos. Ordenación de los inventarios en el plano definido por los dos primeros componentes, e identificación de etapas en las coenoclinas. Se señala el espacio en el que se sitúan las muestras sometidas a análisis sectorial.

Principal components analysis applied to general matrix. Ordination of samples on the plane defined by the first two principal components and identification of the stages in the coenoclines. The situation of the samples which have been subjected to the sectorial analysis is indicated.

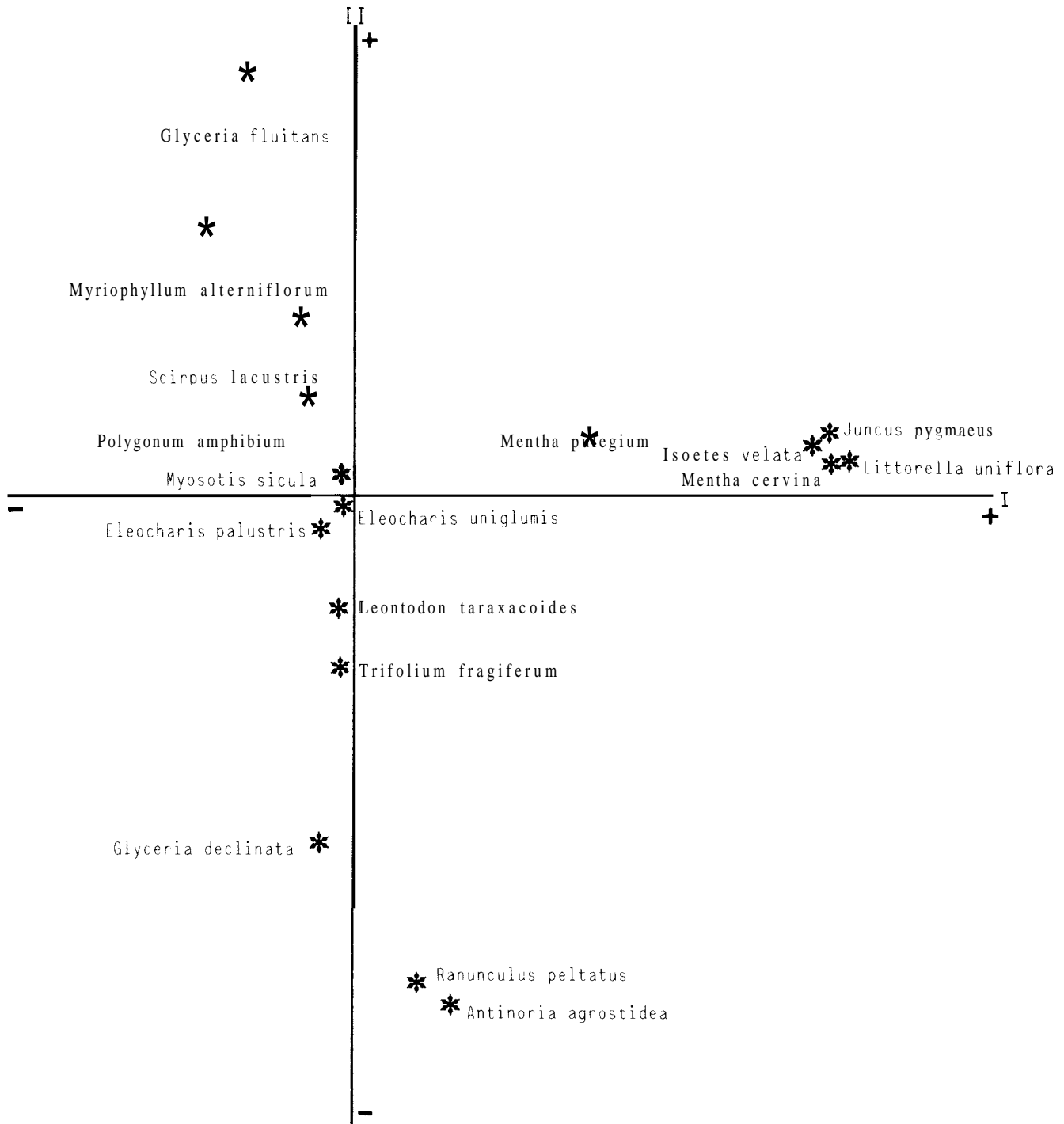


Figura 4.-Análisis sectorial de componentes principales realizado a partir de los inventarios situados en el primer cuadrante del análisis general. Localización de las especies en el plano definido por los componentes I y II.

Principal components sectorial analysis carry out starting from the samples placed on the first quadrant of the general analysis. Location of species on the plane defined by the components I and II.

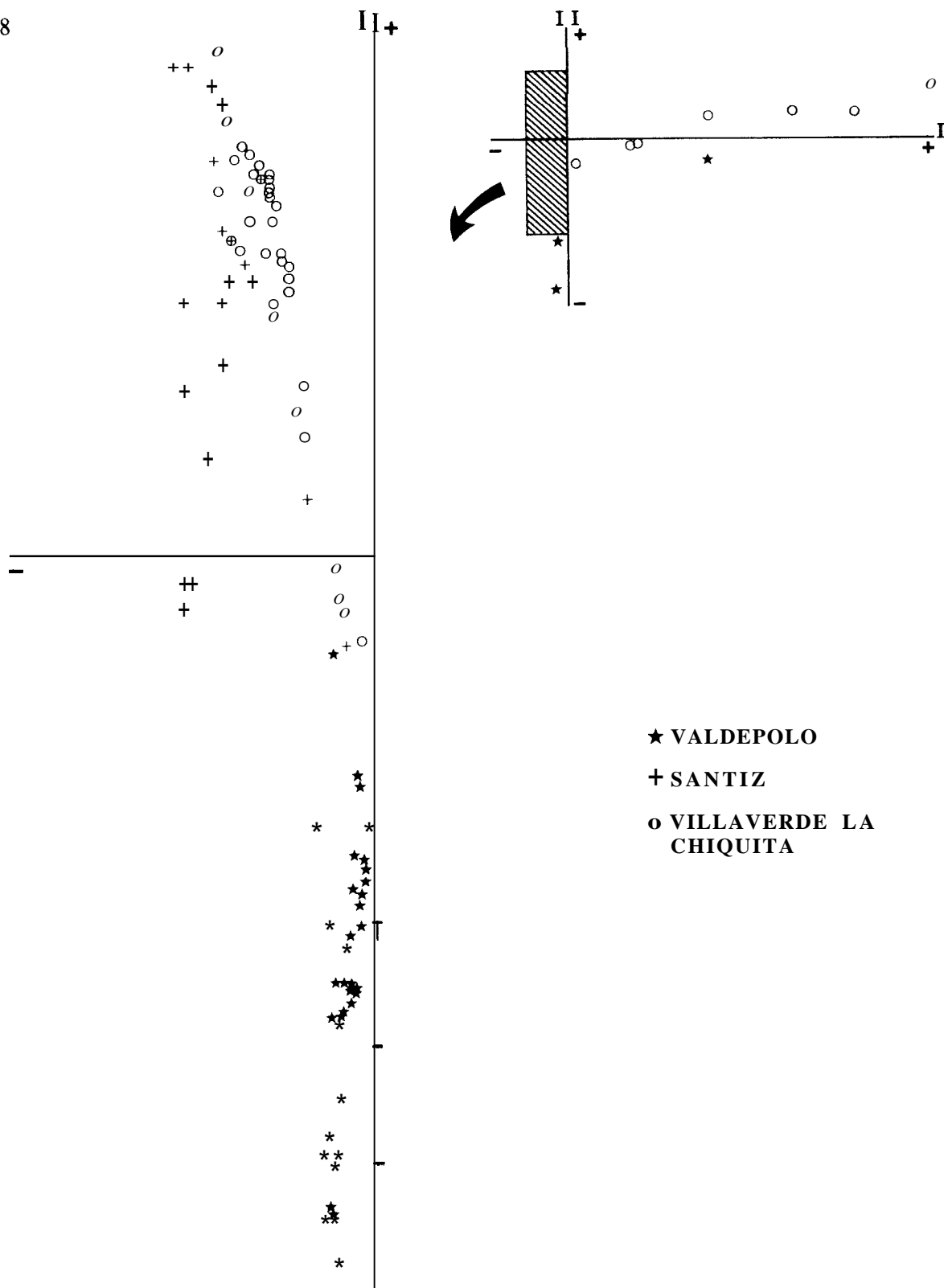


Figura 5.-Análisis sectorial de componentes principales. Situación de los inventarios en el plano definido por los componentes I y II.  
 Principal components sectorial analysis. Situation of samples on the plane defined by the components I and II.



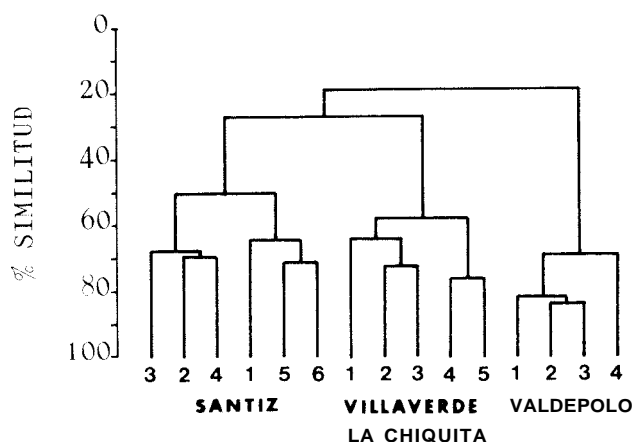


Figura 6.-Dendrograma de afinidad entre los transectos  
Hierarchical association of the transects.

se indican (tabla 2) las especies que mejor contribuyen a la definición de los dos primeros componentes en cada uno de los análisis efectuados.

Con el objeto de interpretar las diferencias existentes en las secuencias de variación de la vegetación en cada laguna se realizó un análisis de componentes principales a partir de la matriz general (50 especies y 186 inventarios).

En la figura 2 se muestra la posición de las variables en el plano definido por los componentes I y II, que recogen el 23,16% de la varianza total, correspondiendo al primero el 13,32%. En esta misma figura, y en gráficas separadas se indica la posición de las especies correspondientes a cada laguna.

De la ordenación de las especies se deduce la existencia de un gradiente sequía-encharcamiento que confluye en el primer cuadrante, donde se sitúan helófitos (*Antinoria agrostidea*, *Glyceria declinata*, *Glyceria fluitans* y *Scirpus lacustris* subsp. *lacustris*) e hidrófitos (*Myriophyllum alterniflorum* y *Ranunculus peltatus*), y se despliega hacia los extremos negativos de ambos componentes y el espacio definido por ellos. En la representación de las especies de cada laguna (fig. 2) se pone de manifiesto que mientras que las correspondientes a Valdepolo se concentran junto al componente I, las de Santiz lo hacen con el II y las de Villaverde se distribuyen uniformemente. Las especies más fuertemente asociadas al extremo negativo del componente II, como *Carex hirta*, *Carum verticillatum*, *Trifolium fragiferum*, *Agrostis stolonifera*, *Juncus articulatus* y *Potentilla reptans* son vivaces; mientras que hacia el extremo negativo del componente I se sitúan fundamentalmente terófitos: *Polypogon maritimus*, *Trifolium dubium*, *Trifolium glomeratum*, *Vulpia bromoides*, *Vulpia myuros*, *Myosotis sicula*... De acuerdo con esto se concluye que en los

niveles iniciales del gradiente las especies anuales son muy importantes en Valdepolo, mientras que las perennes lo son en Santiz, en tanto que las de Villaverde la Chiquita pertenecen a ambos tipos, aunque parecen tener más importancia los elementos vivaces. Se establece una clara tendencia que señala un aumento de temporalidad desde el componente II al I en la parte negativa, que se acentúa hacia los extremos, y se identifica lógicamente con el carácter de estacionalidad o permanencia de los sistemas estudiados.

La figura 3 representa la posición de los inventarios en el espacio definido por los dos primeros componentes. Se observan tres direcciones de variación de las comunidades vegetales, que corresponden a cada una de las lagunas. La horizontal, paralela al eje I, pertenece a Valdepolo; la vertical, superpuesta prácticamente al componente II, se asocia con la laguna Santiz; mientras que la central, que atraviesa el tercer cuadrante, corresponde a Villaverde la Chiquita. Confluyen hacia el primer cuadrante, donde en un pequeño espacio próximo al origen se congrega un elevado número de inventarios (118 de un total de 186). Ante la dificultad de representarlos se optó por efectuar otro análisis de componentes principales a partir de las muestras que se colocaban en este pequeño sector del plano, y los resultados obtenidos se comentarán posteriormente.

En las tres coenoclinas o gradientes de comunidades es posible definir grupos de muestras que se identifican con diversas etapas en la sucesión vegetal. En Valdepolo se reconoce un primer grupo con pocos inventarios—algunos de los cuales, y debido a su heterogeneidad, se disponen relativamente distantes. En conjunto definen un primer nivel de inundación temporal, que no queda recogido en todos los transectos, y que se configura como un pastizal asentado sobre

un suelo arenoso-limoso, sumergido temporalmente en invierno y primavera, pero seco en verano, formado por especies anuales y perennes. Entre estas últimas destaca la presencia de *Littorella uniflora*, *Mentha crrvina*, *Eleocharis uniglumis* y *Antinoria agrostidea*; pero son los terófitos instalados en el periodo seco, los elementos diferenciadores de esta primera etapa del gradiente, y entre los que se encuentran *Vulpia bromoides*, *Polypogon maritimus*, *Trifolium glomeratum* y *Vulpia myuros*. Se reconoce también una segunda etapa formada en base a un tiempo mayor de permanencia del agua, en la que si bien la composición específica no se modifica sustancialmente y se mantienen la mayor parte de los terófitos de la etapa anterior, se impone el dominio de los helófitos: *Eleocharis palustris* y *Antinoria agrostidea*, asociados a *Littorella uniflora* y *Mentha cervina*. Se trata de muestras más homogéneas que las anteriores. aunque alguna, más rica en especies, se desliga ligeramente del grupo.

Bien diferenciado de la secuencia de puntos que representa a Valdepolo, el primer inventario de uno de los transectos se asocia con la parte inicial del gradiente de comunidades en Villaverde la Chiquita. Esta etapa inicial, que no aparece en todos los transectos, corresponde a una pradera permanentemente húmeda, con especies de significación nitrófila, y que en la proximidad de la laguna puede encharcarse ligeramente. Son especies características entre otras *Leontodon taraxacoides*, *Potentilla reptans*, *Deschampsia hispanica*, *Juncus compressus*, *Trifolium fragiferum* y *Carex hirta*. Con la proximidad al agua se favorece la presencia de *Eleocharis palustris*, *Mentha cervina* y *Mentha pulegium*. No quedan excluidos totalmente los terófitos, que pueden alcanzar incluso valores de cobertura elevados; este es el caso de *Vulpia hromoides* y *Taeniatherum caput-medusae*. A esta primera etapa le sigue un nivel de inundación temporal perfectamente definido, y en el que *Eleocharis uniglumis*, *Antinoria agrostidea*, *Eleocharis palustris* y *Glyceria fluitans* dominan junto con *Littorella uniflora*, *Mentha cervina* y *Mentha pulegium*. Se registran también *Juncus pygmaeus*, *Myosotis sicula* y *Eleocharis acicularis*, representantes de una vegetación anual pionera. Queda patente una clara conexión con las muestras de Valdepolo debido a la presencia a este nivel de especies comunes: *Antinoria agrostidea*, *Eleocharis palustris*, *Mentha cervina* y *Littorella uniflora*. Sin embargo, cuando un ligero avance en el gradiente ambiental supone un aumento de la importancia de *Glyceria fluitans*, estas muestras se separan sensiblemente y se acercan a las de Santiz.

En Santiz la primera fase del gradiente está representada por un número elevado de puntos pertenecientes a todos los transectos. Se trata, al igual que en Villaverde, de una pradera en la que el nivel freático

se mantiene elevado, y que temporalmente con la proximidad al agua puede inundarse. A esto obedece una ligera separación de las muestras en dos subgrupos. La pradera adquiere mayor entidad que en Villaverde, se incrementa el número de especies características: *Galiirm uliginosum*, *Carum verticillatum*, *Agrostis stolonifera*, *Juncus acutiflorus*..., a la vez que adquieren mayor importancia. Se manifiesta mediante la inclusión de *Trifolium fragiferum*, *Lolium perenne*, *Plantago coronopus*, *Poa annua*, *Potentilla reptans* y *Carex hirta* una evidente modificación por pastoreo y pisoteo con el consiguiente aumento de nitrófilia, que ya se dejaba sentir en Villaverde. El conjunto de inventarios que en esta etapa ocupa una posición más avanzada gana en helófitos y especies higrofilas, e incluye además de los elementos típicos de la pradera a *Eleocharis palustris*, *Antinoria agrostidea*, *Littorella uniflora*, *Ranunculus flammula*, *Apium repens* y *Veronica scutellata*. En marcada correspondencia con las muestras que reproducen el segundo nivel de inundación temporal en Valdepolo y el primero en Villaverde se dispone la segunda etapa del gradiente en Santiz, dividida ligeramente a su vez en dos subetapas como reflejo del creciente efecto limitante del medio acuático. La vegetación helófito integrada por *Eleocharis palustris*, *Glyceria fluitans* y *Baldellia ranunculoides* resulta dominante, registrándose también la forma terrestre de *Polygonum amphibium*. La existencia de algunos puntos que enlazan las dos etapas descritas es una prueba del carácter continuo de la secuencia de variación de especies.

Según se mencionó anteriormente se vio la necesidad de realizar un análisis de componentes principales de carácter sectorial a partir de los 118 individuos que se situaron en el análisis precedente en el primer cuadrante, y que incluían 17 de las 50 especies (figs. 4 y 5). Los dos primeros componentes absorben el 30,4% de la varianza total, que se reparte en un 16,2% para el I y 14,17% para el II. El componente I no muestra una marcada polaridad, si bien está muy correlacionado en el extremo positivo con *Littorella uniflora*, *Mentha cervina*, *Juncus pygmaeus* e *Isoetes velata* (fig. 4). Este eje no tiene un especial significado, y simplemente recoge la variación de un pequeño grupo residual de inventarios, pertenecientes casi en su totalidad a Villaverde la Chiquita, que de acuerdo con su composición específica se incluyen en la etapa ya descrita, inmediatamente anterior de inundación temporal.

La casi totalidad de las muestras vuelve nuevamente a reunirse en una pequeña superficie del espacio definido por estos dos componentes. No obstante, en este caso es evidente que el eje II discrimina las muestras de Valdepolo y las separa de las correspondientes a las otras lagunas. *Antinoria agrostidea* y *Ranunculus peltatus* caracterizan básicamente al numeroso

grupo de inventarios de la laguna de Valdepolo, mientras que *Glyceria declinata* resulta ser un elemento diferenciador de algunos de ellos. Corresponden a una zona en la que la profundidad media no supera los 10 cm, estando próxima la retirada del agua. La oposición de las muestras de Villaverde y Santiz a las de Valdepolo obedece al dominio en las primeras de *Glyceria fluitans* y *Myriophyllum alterniflorum* y a la presencia de *Scirpus lacustris* subsp. *lacustris*, ligadas a la parte positiva del componente II. El contacto entre Villaverde y Valdepolo se efectúa a través de un grupo de inventarios de la primera que enlazan con la etapa de inundación temporal descrita en ella, y que se caracterizan por el dominio de *Antinoria agrostidea*, que al aumentar ligeramente el tiempo de permanencia del agua se impone a las restantes especies que definen la etapa. Este mismo significado tiene la separación de algunos inventarios de Santiz respecto al bloque que forman con los de Villaverde; en tanto que para otros, la diferenciación se debe a la inclusión junto a *Myriophyllum alterniflorum* de *Ranunculus peltatus*, hidrófito que en relación con su capacidad de desarrollar formas terrestres y acuáticas puede estar ligado tanto a un sistema temporal (Valdepolo) como permanente (Santiz).

En resumen, se puede afirmar que si se compara la disposición de las tres coenoclinas en el espacio de ordenación, se deduce que las diferencias son mayores en el comienzo del gradiente de humedad, reduciéndose al avanzar hacia el interior de la laguna. Además, en cada coenoclina la distancia entre muestras sucesivas tiende, en general, a reducirse de forma paulatina. Ambas circunstancias responden a una creciente pérdida de heterogeneidad, que es el lógico

resultado del efecto uniformizante del medio acuático.

Las diferencias en la composición específica del gradiente de comunidad se asocian directamente con características de profundidad de la cubeta y configuración de la orilla, de las que depende en gran parte el carácter de temporalidad o permanencia del sistema. En Valdepolo la profundidad es inferior y la orilla se configura en declive suave. Esta morfología condiciona la existencia en Valdepolo del primer nivel de inundación temporal, dominado por terófitos y que está ausente en las otras dos lagunas, debido fundamentalmente a un aumento de pendiente en la orilla, que es más acentuado en Santiz. A esto obedece el que inicialmente la coenoclina de Valdepolo se aleje de las de las otras dos lagunas, que por su parte se encuentran próximas. La proximidad entre Santiz y Villaverde la Chiquita se muestra también en la última etapa del gradiente cuando incluso algunas muestras se superponen, en tanto que las de Valdepolo, y en relación con la no permanencia del agua en la laguna, se diferencian claramente.

La existencia de inventarios o grupos de inventario que enlazan las coenoclinas revela que se trata, en realidad, de un mismo gradiente general de variación, que se modifica en función de la temporalidad de la laguna.

El análisis cluster realizado a partir de los datos originales sin la eliminación de las especies poco abundantes (fig. 6) discrimina a un nivel del 50% las tres lagunas, aunque sin embargo, y confirmando los resultados obtenidos mediante el análisis de componentes principales, conservan una cierta semejanza que es más acentuada entre las de Santiz y Villaverde la Chiquita.

Apéndice.—Clave utilizada para la denominación de las especies en la figura 2.  
Appendix.—Key for to denominate the species in the figure 2.

## APENDICE

Aa: *Antinoria agrostidea*  
Ac: *Anthemis cotula*  
Ag: *Alopecurus geniculatus*  
Ar: *Apium repens*  
As: *Agrostis stolonifera*  
Br: *Baldellia ranunculoides*  
Cc: *Cynosurus cristatus*  
Ch: *Carex hirta*  
Cha: *Carex halleriana*  
Cv: *Carum verticillatum*  
CHn: *Chamaemelum nobile*  
Dh: *Deschampsia hispanica*

Ep: *Eleocharis palustris*  
Eu: *Eleocharis uniglumis*  
Gd: *Glyceria declinata*  
Gf: *Glyceria fluitans*  
Gu: *Galium uliginosum*  
Hm: *Hordeum marinum*  
Iv: *Isoetes velata*  
Ja: *Juncus articulatus*  
Jac: *Juncus acutiflorus*  
Jc: *Juncus compressus*  
Jp: *Juncus pygmaeus*  
La: *Leontodon autumnalis*

Lt: *Leontodon taraxacoides*  
Lu: *Littorella uniflora*  
Ma: *Myriophyllum alterniflorum*  
Mc: *Mentha cervina*  
Mp: *Mentha pulegium*  
Ms: *Myosotis sicula*  
Pa: *Poa annua*  
Pam: *Polygonum amphibium*  
Pm: *Polypogon maritimus*  
Pp: *Pulicaria paludosa*  
Pr: *Potentilla reptans*  
Rf: *Ranunculus flammula*  
Rp: *Ranunculus peltatus*

Sg: *Senecio gallicus*  
Sl: *Scirpus lacustris* subsp. *lacustris*  
Tc: *Trifolium campestre*  
Td: *Trifolium dubium*  
Tf: *Trifolium fragiferum*  
Tg: *Trifolium glomeratum*  
Tm: *Trifolium micranthum*  
To: *Trifolium ornithopodioides*  
Tr: *Trifolium resupinatum*  
Ts: *Trifolium scabrum* var.  
Vb: *Vulpia bromoides*  
Vm: *Vulpia myuros*  
Vs: *Veronica scutellata*

## BIBLIOGRAFIA

**Austin, M.P. y Noy-Meir, I.** 1971. The problem of non-linearity in ordination: Experiments with two-gradient models. *J. Ecol.*, 59: 763-773.  
**Clements, F.E.** 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.*, 24: 252-284.  
**Fasham, M.J.R.** 1977. A comparison of nonmetric multidimensional scaling, principal components and reciprocal averaging for the ordination of simulated coenoclines, and coenoplanes. *Ecology*, 58: 551-561.  
**Fernández Aláez, M.** 1984. *Distribución de la vegetación macrófita y evaluación de factores ecológicos en sistemas lentíticos de la provincia de León*. Tesis Doctoral, Univ. de León, 307 pp.  
**Goodall, D.W.** 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factors analysis. *Aust. J. Bot.*, 2: 304-324.  
**Hotelling, H.** 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psychol.*, 24: 417-520.  
**Jensen, S.** 1978. Influences of transformation of cover values and classification and ordination of lake vegetation. *Vegetatio*, 37.1: 19-31.  
**Mallo, F.** 1985. *Análisis de componentes principales*

*y técnicas factoriales relacionadas*. Editorial Universidad de León.

**Motyka, J.; Dobrzanski, B. y Zawadki, S.** 1950. Preliminary studies on meadows in the south-east of the province Lublin. *Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska Sect. E: Agricultura*, 5: 367-447.  
**Noy-Meir, I. y Whittaker, R.H.** 1977. Continuous multivariate methods in Community analysis: some problems and developments. *Vegetatio*, 33: 79-88.  
**Sokal, R.R. y Michener, C.D.** 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 38: 1.409-1.438.  
**Swan, J.M.A.** 1970. An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. *Ecology*, 51: 89-102.  
**Van der Maarel, F.** 1979. *Multivariate methods in phytosociology, with reference to the Netherlands. The study of vegetation*. Werger, M.J.A. (ed.) Junk, The Hague.  
**Whittaker, R.H.** 1956. The vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 26: 1-80.  
**Whittaker, R.H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30: 279-338.  
**Whittaker, R.H.** 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 42: 207-264.