



**CAPACIDAD DE LAS RAÍCES PARA PENETRAR SUSTRATOS
COMPACTADOS Y DETECTAR GRIETAS. METODOLOGÍA
Y APLICACIÓN A LA COLONIZACIÓN VEGETAL
DE LADERAS EROSIONADAS EN AMBIENTE SEMIÁRIDO**

Root capacity to penetrate compacted substrates and reach cracks. Methodological approach and application to plant colonisation on eroded slopes in semiarid areas

M. Monsalve, E. Bochet & F. Ingelmo

Centro de Investigaciones sobre Desertificación (CSIC), Universidad de Valencia, Generalitat Valenciana). Camí de la Marjal, s/n. Apdo. Oficial 46470 Albal, Valencia, España

Resumen: En el presente trabajo, proponemos profundizar en el conocimiento sobre los procesos que limitan la colonización vegetal de laderas erosionadas en ambientes semiáridos, y más específicamente sobre la penetración de raíces en suelos compactados.

Para ello, hemos desarrollado una metodología para el estudio de la capacidad de las raíces para penetrar sustratos y detectar grietas en un rango amplio de compactaciones. Hemos analizado además el efecto de la morfología de las raíces, del nivel de resistencia a la penetración y del espesor del nivel más superficial del sustrato en la penetración de las raíces y en la detección de grietas por las raíces.

Esta metodología se basa en el uso de discos de cera cuyo nivel de resistencia a la penetración depende de las proporciones de mezcla de parafina y vaselina en condiciones controladas de laboratorio. Para el estudio se utilizó un diseño factorial cruzado 2 x 2 x 5, con dos especies de distinta morfología radicular (pivotante vs. fasciculada), dos espesores de sustrato (3 y 7 mm) y cinco niveles de resistencia a la penetración comprendidos entre 60 y 1500 kPa.

Los resultados indican que el nivel de resistencia a la penetración y el espesor del sustrato influyen sobre la tasa (número de raíces por semilla que penetran el sustrato) y velocidad (número de días para que se produzca la primera penetración) de penetración de las raíces para las dos morfologías de raíces estudiadas. Al contrario, no se aprecia ningún efecto del tipo de raíz en la velocidad para penetrar el sustrato. Por otro lado, se ha puesto de manifiesto el papel importante del nivel de resistencia a la penetración y de la morfología de las raíces en la detección de grietas superficiales por las raíces.

A partir de los resultados obtenidos, se discuten las distintas estrategias posibles que podrían explicar el éxito de las especies colonizadoras de taludes de carreteras. Asimismo, una estrategia mixta, que contempla la penetración del suelo o la detección de grietas superficiales por las raíces, podría tener éxito en los terraplenes, mientras que en los desmontes con valores limitantes de resistencia a la penetración por las raíces en las capas superficiales del sustrato geológico, la capacidad de las raíces para detectar grietas con un microambiente más favorable podría ser una estrategia de éxito para las plantas.



M. Monsalve, E. Bochet & F. Ingelmo (2010). Capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados y detectar grietas. Metodología y aplicación a la colonización vegetal de laderas erosionadas en ambiente semiárido. *Rev. C. & G.*, 24 (1-2), 47-61.

Palabras clave: vegetación, compactación del suelo, resistencia a la penetración, desmontes, terraplenes, erosión.

Abstract: This study describes a methodology to study the capacity of roots to penetrate substrates and reach cracks in a wide range of compactions. It also aims at determining the effects of root morphology, substrate resistance to penetration and depth of the most superficial substrate layer on root ability to penetrate and reach cracks in a compacted medium.

The methodology is based on the use of wax discs made with different proportions of parafine and vaseline that determine different levels of resistance to penetration. A 2 x 2 x 5 full factorial design with three factors (root morphology: tap- vs. fibrous-roots, substrate depth: 3 vs. 7 mm and degree of resistance to penetration: 5 levels within the range 60-1500 kPa) was used to analyse their effects on the ability of roots to penetrate and reach cracks.

Results indicate that resistance to penetration and substrate depth played a major role in the rate and velocity of root penetration. We found no effect of root morphology on the velocity of root penetration. Moreover, degree of compaction and root morphology were also relevant in the ability of roots to reach cracks.

On the basis of these results, we discuss possible plant strategies that may explain the success of roadslope colonising species in semiarid environments. A mixed strategy that considers root penetration into the soil or crack detection by roots could be successful for plant establishment in roadfills, whereas the ability of roots to detect cracks in the limiting highly compacted superficial layers of roadcuts should be an advantage for plant establishment success on these latter slopes.

Keywords: vegetation, soil compaction, resistance to penetration, roadcut, roadfill, erosion.

1. Introducción

La erosión de los suelos y regolitos es un proceso natural que esculpe las formas terrestres. La vegetación representa un factor clave en esos procesos de erosión, por su conocida interacción con los flujos de escorrentía, los sedimentos transportados y el suelo (Thornes, 1990). Por ello, una mayor comprensión de los mecanismos que controlan la colonización vegetal ayudará a conocer la evolución geomorfológica de espacios naturales y antropizados sometidos a procesos de erosión intensos (campos abandonados, *badlands*, taludes de carretera, canteras...) (Bochet *et al.*, 2010a). En ambientes semiáridos, se ha demostrado que las condiciones del suelo de laderas erosionadas pueden ser limitantes para la colonización vegetal (Tormo *et al.*, 2006). Más concretamente, se ha descrito que las especies que colonizan con éxito esas laderas son capaces de germinar rápidamente en un tiempo inferior al número de días de agua disponible en el suelo para las plantas (Bochet *et al.*, 2007). Otro factor que podría ser relevante para la colonización vegetal, aunque de él se sabe poco, es la capacidad de las plántulas para enraizar en suelos compactados por distintas causas, como el uso de maquinaria en el

caso de los taludes construidos en infraestructuras lineales.

La degradación del suelo por compactación del horizonte superficial representa un problema ambiental muy amplio que afecta a regiones con distintos climas, tipos de suelo y tipos de vegetación (Dregne, 2002; Hamza y Anderson, 2005). Las causas principales de la compactación derivan de causas intrínsecas de los suelos y de causas extrínsecas (actividades humanas como el uso de maquinaria pesada, el tráfico de vehículos o de personas, la ganadería, la construcción...). Los estudios sobre la compactación del suelo se han centrado mayoritariamente en los campos de cultivo donde se suele utilizar maquinaria pesada, con períodos de rotación cada vez más cortos (Hamza y Anderson, 2005). El proceso de compactación también ha sido descrito en pastizales sometidos a una elevada carga ganadera (Greenwood y McKenzie, 2001). En ambientes áridos y semiáridos donde la disponibilidad de agua es limitada y los suelos se caracterizan por un bajo contenido en materia orgánica y una baja estabilidad de agregados, la compactación del suelo es un fenómeno frecuente en campos de cultivo abandonados y matorrales sometidos al pisoteo del ganado (Dunjo *et al.*, 2003; García *et*

al., 2007; Stavi *et al.*, 2008; Steffens *et al.*, 2008), y en zonas incendiadas en las que la vegetación tarda en reestablecerse tras la perturbación (Snyman, 2005). En el caso de la construcción de taludes por excavación en infraestructuras lineales, la degradación de las condiciones superficiales durante la obra suele dar lugar a sustratos geológicos con una elevada resistencia a la penetración. En todos estos ambientes, las propiedades superficiales del suelo tienen un papel esencial en la dinámica de los ecosistemas por su influencia en procesos geomorfológicos, hidrológicos y ecológicos relevantes como la escorrentía, la infiltración, la germinación de las semillas o el establecimiento de las plántulas (Maestre *et al.*, 2003).

El proceso de compactación del suelo consiste principalmente en una disminución del volumen de una masa dada de suelo, causada a su vez por una disminución del volumen de poros, por una reorganización espacial de las partículas del suelo, y por un aumento de la superficie de contacto entre las partículas del suelo (Dexter, 2004). Todos estos cambios tienen como resultado un incremento de la densidad aparente del suelo. Algunas de las consecuencias más destacables de este proceso son la falta de aireación, la degradación de la estructura y la formación de una costra superficial, por lo que un suelo compactado puede llegar a limitar la penetración de las raíces, absorbe y almacena menos agua y constituye un medio poco favorable para el crecimiento de las plantas (Blake, 1965; Duchaufour, 1988; Ortiz Silla *et al.*, 1990; Dexter, 2004; Basset *et al.*, 2005).

Unger y Kaspar (1994) describen una relación lineal negativa entre la resistencia a la penetración del terreno y la penetración de las raíces, hasta alcanzar un umbral a partir del cual las raíces son incapaces de penetrar el sustrato. Varios autores coinciden en que el umbral para el crecimiento de las especies cultivadas se sitúa alrededor de los 2000 kPa (Materchera *et al.*, 1991; Day and Bassuk, 1994). No obstante, Basset *et al.* (2005) indican que la tolerancia a la compactación puede variar mucho de una especie a otra, debido a que la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados depende de las características morfológicas de estas últimas y más específicamente de su diámetro (Materchera *et al.*, 1991,

1992; Whalley y Dexter, 1993; Yu *et al.*, 1995; Crush *et al.*, 2002). Efectivamente, la presión hidrostática que existe en la zona de elongación de la raíz determina la fuerza con la que la extremidad de la raíz penetra el sustrato, por lo que las raíces más gruesas son capaces de ejercer una mayor presión axial sobre el medio (Hamza y Anderson, 2005). Dado que su resistencia a la curvatura es además mayor que la de las raíces más finas, la capacidad de las raíces más gruesas para penetrar sustratos compactados suele ser mayor que la de las raíces finas (Materchera *et al.*, 1992). Consecuentemente, las raíces de especies dicotiledóneas —generalmente más gruesas— tienden a penetrar con mayor facilidad los suelos compactados que las numerosas raíces fasciculadas y finas de las especies monocotiledóneas (Materchera *et al.*, 1992; Crush *et al.*, 2002). Sin embargo, Basset *et al.* (2005) describen resultados contrarios, dado que encuentran que las raíces finas, capaces de penetrar el suelo a través de los poros apartando las partículas del suelo, tienen una mayor capacidad para penetrar suelos compactados que las raíces más gruesas. Por otro lado, las especies con numerosas raíces finas, como las especies monocotiledóneas que poseen un gran número de raíces seminales, tienen más probabilidades de detectar las grietas superficiales del suelo y de cambiar de dirección de crecimiento para alcanzarlas (Dexter, 1986) que las especies dicotiledóneas. La capacidad para detectar grietas es considerada como una posible estrategia de escape para el establecimiento de plántulas en suelos compactados e impenetrables. Las grietas han sido descritas como microzonas favorables y seguras para la germinación y establecimiento de las plántulas, al igual que otras características superficiales del suelo tales como la presencia de depresiones, piedras u hojarasca (Harper, 1977). Algunos trabajos indican que estas microzonas privilegiadas ofrecen una mayor disponibilidad de agua, un menor contraste térmico, y una mayor protección frente a los depredadores (Winkel *et al.*, 1991; Owens *et al.*, 1995). La aparición de grietas suele ser frecuente en los sustratos arcillosos de ambientes semiáridos como consecuencia de los procesos de expansión y contracción de las arcillas a causa de los ciclos de humectación (Kasanin-Grubin y Bryan, 2007).

Por otro lado, la relación estrecha entre la resistencia del suelo a la penetración y la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados puede tener consecuencias directas en el éxito de establecimiento y de supervivencia de las plantas en distintos tipos de ecosistemas (Maestre *et al.*, 2003; Basset *et al.*, 2005; Díaz-Zorita *et al.*, 2005; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005). En el caso de los taludes de carretera de ambientes áridos o semiáridos, el éxito relativo de la colonización espontánea y de la revegetación de los distintos tipos de taludes ha sido atribuido a las condiciones específicas del suelo (Bochet y García-Fayos, 2004; Tormo *et al.*, 2006). Se pueden diferenciar dos tipos de taludes en función del material de origen. Por un lado, los desmontes, excavados en las zonas elevadas del trazado de la carretera, en la roca madre, para rebajar el nivel de la carretera, y por otro lado, los terraplenes, construidos por acumulación de distintas capas de material no-consolidado para elevar el nivel de la carretera en un punto dado del trazado. La presencia de un material de origen prácticamente sin meteorizar y con una elevada resistencia a la penetración en superficie, podría ser una de las causas principales del escaso éxito de la revegetación de los desmontes (Andrés *et al.* 1996; Andrés y Jorba 2000; Bochet y García-Fayos, 2004), mientras que la presencia de una última capa superficial de tierra vegetal por encima del material no-consolidado de los terraplenes podría ser más favorable al establecimiento de las plantas y explicar el mayor éxito de la revegetación en ese tipo de taludes.

En el presente trabajo, presentamos una metodología para el estudio de la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados y detectar grietas superficiales en un amplio rango de resistencias a la penetración.

Además, hemos evaluado el efecto del nivel de resistencia a la penetración, del espesor del nivel más superficial del sustrato y de la morfología radicular en la capacidad de las raíces de dos especies que crecen con éxito en taludes de carretera de una zona semiárida para penetrar el sustrato y encontrar grietas superficiales. Para ello, partimos de las siguientes hipótesis:

- las especies que tienen éxito en la colonización de los taludes, y más concretamente de los desmontes, se

caracterizan por tener raíces capaces de penetrar medios muy compactados;

- si la primera hipótesis no se cumpliera, una hipótesis alternativa sería que las especies que consiguen instalarse en los desmontes lo hacen gracias a la capacidad de sus raíces para explorar el suelo en superficie y detectar grietas con condiciones más favorables para el establecimiento y crecimiento de las plántulas (estrategia de escape de las raíces en suelos compactados).

2. Materiales y métodos

2.1. Preparación de ceras con un rango amplio de resistencias a la penetración (Fig. 1, pasos 1 y 2)

Gran parte de los estudios sobre el efecto de la resistencia a la penetración en la penetración y proliferación de raíces han sido llevados a cabo con sustratos preparados a partir de ceras (Yu *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 2000). Estos sustratos artificiales presentan la ventaja de la homogeneidad y reproducibilidad de los niveles buscados de resistencia a la penetración con independencia del grado de humedad, característica que los diferencia de los sustratos de suelo en los cuales el nivel de resistencia a la penetración es función del grado de humedad (Yu *et al.*, 1995; Whalley *et al.*, 2004). En el presente estudio hemos reproducido con el sustrato artificial el rango de valores medios de resistencia a la penetración, desde 60 hasta 1500 kPa, medido en el campo por Monsalve (2007) en la capa más superficial del sustrato de terraplenes y desmontes, respectivamente, de una zona semiárida de la comarca de Utiel-Requena (Provincia de Valencia). Para ello se prepararon discos con las siguientes proporciones de parafina (Panreac, Parafina 56-58°C en lentejas; ref.253211) y vaselina (Panreac, Vaselina Filante; ref.211757): 100-0, 90-10, 80-20, 70-30, 60-40, 50-50, 40-60, 30-70, 20-80 y 10-90% (Fig. 1, paso 1). Para cada concentración, se realizaron tres réplicas. Cada réplica consistió en una placa Petri de 90 mm de diámetro, en la que se vertió y dejó enfriar la mezcla de parafina y vaselina. A esa mezcla se le añadió 1,5 g de copos de cera de color oscuro para aumentar el contraste con el color

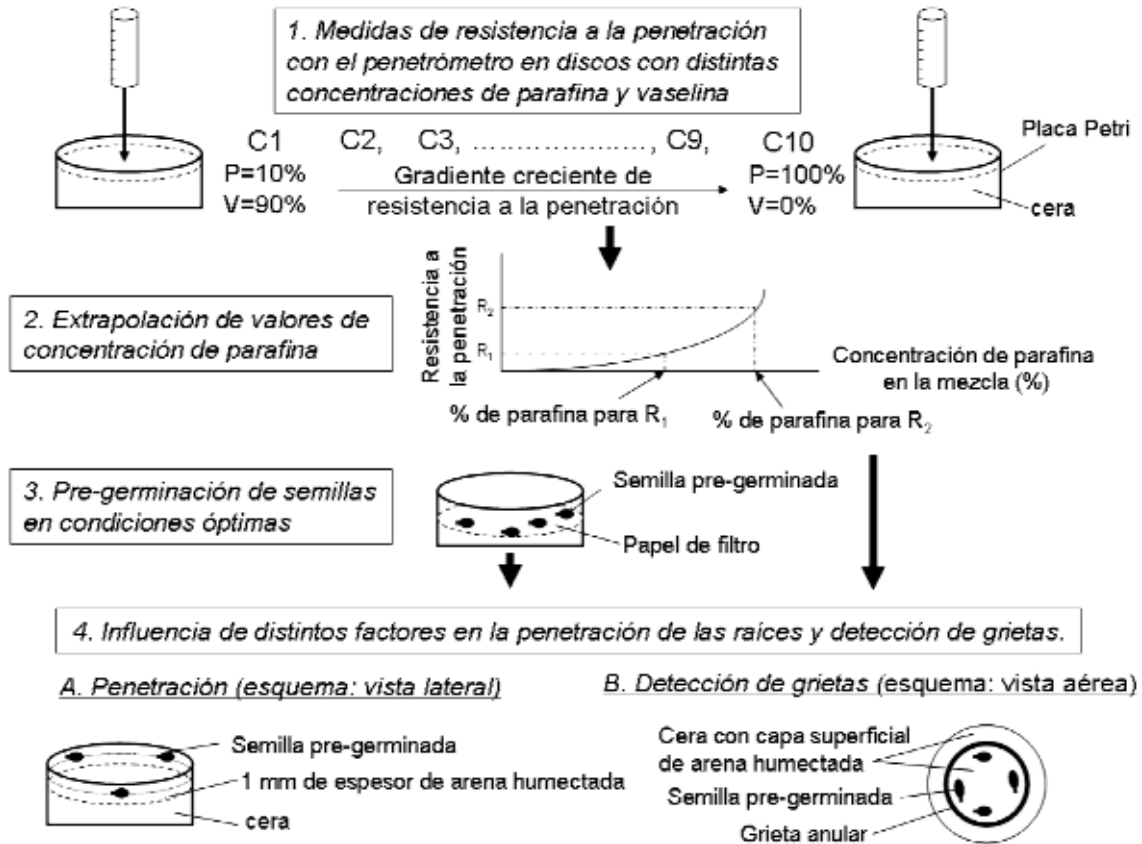


Figura 1. Esquema de la metodología empleada con sus distintos pasos.
 Figure 1. Different steps of the methodological approach.

blanquecino de las raíces. Para la determinación de los niveles de resistencia a la penetración de cada una de las concentraciones, se tomaron 10 medidas de resistencia a la penetración, a 20°C de temperatura, con un penetrómetro de punta cónica (Handpenetrometer, type IB; Eijkelkamp, Agrisearch Equipment) idéntico al que usó Monsalve (2007) para las medidas de campo en los taludes. Las medidas se tomaron clavando la punta (de 7 mm de altura) del penetrómetro en la placa (presión de arriba hacia abajo), excepto para los sustratos más blandos (<55% de parafina) en los que el penetrómetro se clavaba por su propio peso. En estos casos, se optó por tomar las medidas subiendo la placa con una manivela hasta la punta fija del penetrómetro situada más arriba (presión de abajo hacia arriba). Esta decisión fue tomada tras comprobar que los resultados de resistencia a la

penetración no variaban con el método utilizado ($R^2=0,975$; $p=0,000$).

A partir de los datos obtenidos se construyó un modelo que relaciona la proporción de parafina y el nivel de resistencia a la penetración (Fig. 1, paso 2). A partir de dicho modelo, se extrapolaron los valores de porcentaje de parafina necesarios para obtener unos niveles de resistencia a la penetración equivalentes a las medias medidas en el campo en los terraplenes y los desmontes (60 y 1500 kPa, respectivamente). Se escogieron además otros tres niveles de resistencia a la penetración intermedios (250, 500 y 1000 kPa) para el estudio de la influencia de la resistencia a la penetración en la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados. Para el estudio de la detección de grietas, se utilizaron sólo tres de estos valores: 60, 500 y 1500 kPa.

2.2. Influencia de distintos factores en la penetración de las raíces (Fig. 1, pasos 3 y 4A)

El estudio de la influencia del nivel de resistencia a la penetración, del espesor del sustrato y de la morfología radicular en la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados, se hizo mediante un diseño factorial completo (2 x 2 x 5), con factores fijos, 5 niveles de resistencia a la penetración, dos niveles de espesor del sustrato y dos morfologías radiculares.

Se escogió un rango amplio de resistencias a la penetración, desde 60 hasta 1500 kPa con 3 niveles intermedios (250, 500, 1000 kPa). Los extremos del rango caracterizan las resistencias medias a la penetración de la capa más superficial (7 mm) de los terraplenes y desmontes, respectivamente, descritas por Monsalve (2007) para una zona semiárida del Este de España.

Se escogieron dos espesores de sustrato distintos, un espesor de 7 mm equivalente a la altura del cono del penetrómetro (y por tanto al espesor medido en el campo por Monsalve, 2007), y un espesor de 3 mm para simular las costras superficiales características de muchos ambientes semiáridos (Ram y Yair, 2007).

Se seleccionaron dos tipos de morfologías radiculares distintas correspondientes a dos especies con éxito en los terraplenes y en los desmontes. El éxito de esas especies fue previamente evaluado sobre la base de unos criterios de abundancia y frecuencia de aparición de las especies en un conjunto de 46 taludes de la autovía A3 a la altura de la población de Requena (Provincia de Valencia) acabados e hidrosembrados en 1994, e inventariados en 2000 (Bochet *et al.*, 2010b). La primera especie, *Dactylis glomerata* (monocotiledónea), es una gramínea usada habitualmente en mezclas comerciales de semillas para la revegetación de taludes, que fue hidrosembrada en los taludes inventariados y que se caracteriza por un sistema radicular fasciculado (raíces todas de dimensiones similares y reunidas en forma de fascículo). La segunda especie, *Anacyclus clavatus* (dicotiledónea), es una compuesta esencialmente ruderal, con raíz principal pivotante, que coloniza espontáneamente los taludes de la zona de estudio.

Las semillas de *A. clavatus* se recolectaron en poblaciones cercanas a los taludes de la A3

anteriormente mencionados en verano de 2005, mientras que las semillas de *D. glomerata* fueron suministradas ese mismo año por la empresa Intersemillas S.A. (Quart de Poblet, Valencia). Para minimizar las variaciones en el crecimiento causadas por diferencias en el vigor de las semillas, se descartaron las semillas excepcionalmente grandes o pequeñas. Además, en el caso de las semillas dimórficas de *A. clavatus*, se seleccionaron únicamente las semillas de tipo alado, por presentar una tasa de germinación mayor que la de las semillas no-aladas (99,5% vs. 88,4%, respectivamente) (Bochet *et al.*, 2007).

Las pruebas de penetración de raíces se realizaron con semillas germinadas previamente, cuya radícula tenía aproximadamente 1 mm de longitud y sincrónicas dentro de cada especie (Fig. 1, paso 3), habiendo comprobado antes que el momento de mayor germinación se producía a los 2 y 4 días para *A. clavatus* y *D. glomerata* respectivamente (con una tasa de germinación de 29 y 52%, respectivamente). En el caso de *D. glomerata*, las semillas fueron previamente estratificadas en frío durante 5 días a 5°C. Las semillas germinadas fueron colocadas encima de los discos de cera a razón de 25 semillas/disco. Debido a la hidrofobicidad de la cera, se colocó una capa de 1 mm de espesor de arena fina en la superficie del disco que fue humectada con 3 ml de agua destilada (Fig. 1, paso 4A). Se realizaron 5 réplicas por nivel de resistencia a la penetración, espesor y tipo de raíz. Los experimentos se realizaron en una cámara de germinación a 20°C, 80% de humedad y luz constante. La temperatura fue mantenida constante por su influencia en el nivel de resistencia a la penetración de la mezcla de ceras utilizadas (Yu *et al.*, 1995). Las variables utilizadas fueron la tasa de penetración (número relativo de semillas por placa cuyas raíces penetran el sustrato) y la velocidad de penetración (número de días para que se produzca la primera penetración en una placa). Para poder identificar las raíces capaces de penetrar la totalidad del espesor del sustrato, se hizo un seguimiento diario de las placas durante 30 días, observando la parte inferior de las placas a trasluz con una lámpara provista de una lupa. En el caso de que no se produjera ninguna penetración de raíz en una placa durante el experimento, se asignó para el análisis estadístico un valor estándar de 32 días -superior al

número de días de observación- como número de días necesario para la penetración.

No obstante, como la densidad de semillas en los discos resultó ser demasiado alta para poder relacionar con exactitud cada una de las radículas observadas en la parte inferior de la placa con su semilla correspondiente en la superficie del disco y, como además la ramificación de algunas raíces dentro de las ceras dificultó aún más esta tarea, optamos finalmente por reemplazar la variable inicialmente prevista para estimar la tasa de penetración por una nueva variable que se define como el número total de raíces por placa que han penetrado el sustrato dividido por el número de semillas en la placa (NR_{pen}). No obstante, como NR_{pen} depende de la morfología de las raíces, ya que las especies con raíces fasciculadas producen un mayor número de raíces que las especies con una raíz pivotante, no pudimos comparar las tasas de penetración entre las dos especies estudiadas. Por ello, se analizó el efecto del espesor y del nivel de resistencia a la penetración sobre NR_{pen} por separado para cada especie.

2.3. Influencia de distintos factores en la capacidad de las raíces de encontrar grietas superficiales (Fig. 1, pasos 3 y 4B)

Para el estudio de la influencia del nivel de resistencia a la penetración y de la morfología radicular en la capacidad de las raíces para encontrar grietas, se siguió un diseño factorial similar al anteriormente descrito pero simplificado ($3 \times 2 \times 1$). Se escogieron 3 niveles de resistencia a la penetración (60, 500 y 1500 kPa) y dos morfologías de raíces (las dos especies del experimento anterior). Se escogió un único espesor de 7 mm. Se hicieron 5 réplicas por nivel de resistencia a la penetración y tipo de raíz.

En cada disco de cera, se simuló una grieta anular, centrada en la placa Petri, de 58 mm de diámetro. El ancho y profundidad de la grieta fueron de 2 y 7 mm, respectivamente. Se dispusieron 10 semillas germinadas y sincrónicas en círculo a una distancia de 7 mm de la grieta (Fig. 1, pasos 3 y 4B). Se escogió esta distancia, por ser equivalente al espesor del disco y para evitar que tuviera alguna influencia en la estrategia elegida por la radícula (penetración vs. búsqueda de

grieta). Además, las semillas fueron dispuestas de manera que la radícula de cada semilla estuviera paralela a la grieta para no influir en la dirección de crecimiento de la raíz. En el fondo de la grieta, se vertió una fina película de agua destilada, simulando un microclima favorable en las grietas. Las placas con las semillas fueron colocadas en una cámara de germinación a 20°C, 80% de humedad y luz constante. Durante 30 días se hizo un seguimiento diario contabilizando el número de semillas cuyas raíces entraron en la grieta, el número de semillas cuyas raíces penetraron el sustrato y el número de semillas “sin tendencia clara”, es decir, aquellas semillas cuyas raíces se desarrollaron superficialmente en la parte central de la placa sin penetrar el sustrato ni alcanzar la grieta. Asimismo, registramos el número de días que tardaron las raíces en llegar a la grieta o en penetrar el sustrato. El conteo de semillas fue expresado en porcentaje de semillas en la placa, tras corregir éste último por el número de semillas cuyas raíces murieron durante el experimento.

2.4. Análisis estadístico

La relación entre la concentración de parafina en la mezcla y el nivel de resistencia a la penetración de los discos se analizó mediante una regresión exponencial. La tasa y velocidad de penetración de las raíces y de detección de grietas entre los distintos niveles de cada factor se analizaron mediante un Modelo Lineal General (MLG) con una distribución de error quasipoisson, ya que los datos no se distribuían de forma normal y las varianzas no eran homogéneas en la mayoría de los casos. Para estos análisis, se usó el programa estadístico R v.2.5 (R Development core team, 2005).

3. Resultados

3.1. Preparación de ceras con un rango amplio de resistencias a la penetración

La relación entre el porcentaje de parafina en la mezcla parafina-vaselina y el nivel de resistencia a la penetración de las ceras se ajustaba a una curva

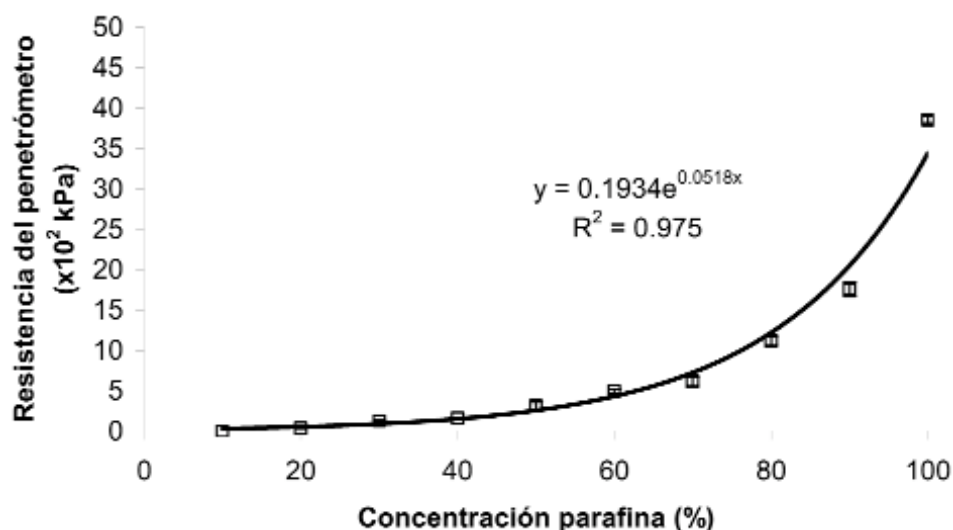


Figura 2. Relación entre el porcentaje de parafina en la mezcla de parafina-vaselina y la resistencia del sustrato a la penetración medida con un penetrómetro de punta cónica.

Figure 2. Relationship between paraffine content and substrate resistance to penetration.

exponencial positiva (Fig. 2). Los valores de porcentaje de parafina necesarios para reproducir los 5 niveles de compactación descritos en el apartado 2.1. fueron extrapolados a partir de la ecuación de esta curva (Fig. 2).

3.2. Influencia de distintos factores en la penetración de las raíces

La resistencia a la penetración y el espesor del sustrato tuvieron un efecto altamente significativo en NR_{pen} de las dos especies ($F_{1,48}=517,1$; $p<0,001$ y $F_{1,47}=81,9$; $p<0,001$ para *A. clavatus* y $F_{1,48}=207,0$; $p<0,001$ y $F_{1,47}=15,1$; $p<0,001$ para *D. glomerata*, respectivamente). Para ambas especies, NR_{pen} disminuyó a medida que aumentaron el nivel de resistencia a la penetración y el espesor del sustrato (Fig. 3). No obstante, existe una interacción significativa entre estos dos factores ($F_{1,46}=75,0$; $p<0,001$ y $F_{1,46}=22,8$; $p<0,001$ para *A. clavatus* y *D. glomerata*, respectivamente), indicando que la magnitud de la diferencia en NR_{pen} entre los dos espesores disminuye desde los sustratos más blandos hacia los más duros. Para ambas especies, la limitación a la penetración se

produce a partir de 500-1000 kPa en sustratos de 7 mm de espesor, mientras que empieza a verse afectada por encima de los 1000 kPa en sustratos de 3 mm de espesor. Prácticamente, ninguna raíz es capaz de penetrar un sustrato con una resistencia a la penetración de 1500 kPa, independientemente del espesor (tan solo una raíz en 2 de las placas de cada especie).

La resistencia a la penetración y el espesor tienen un efecto significativo sobre el número de días transcurridos hasta que se produce la primera penetración de las raíces ($F_{1,97}=81,6$; $p<0,001$ y $F_{1,96}=44,8$; $p<0,001$; respectivamente). Dada la ausencia de interacción, este efecto se puso de manifiesto en ambas especies ($F_{1,98}=1,75$; $p=0,19$).

Para una resistencia a la penetración de 60 kPa no se aprecian diferencias importantes en la velocidad de penetración entre los dos espesores, para ninguna de las especies. Salvo pequeñas diferencias, la respuesta de la velocidad de penetración de las raíces a la resistencia a la penetración y al espesor es muy similar en las dos especies (Fig. 4), con un aumento del número de días en que se produce la primera penetración a medida que aumenta el nivel de resistencia a la penetración y el espesor del sustrato.

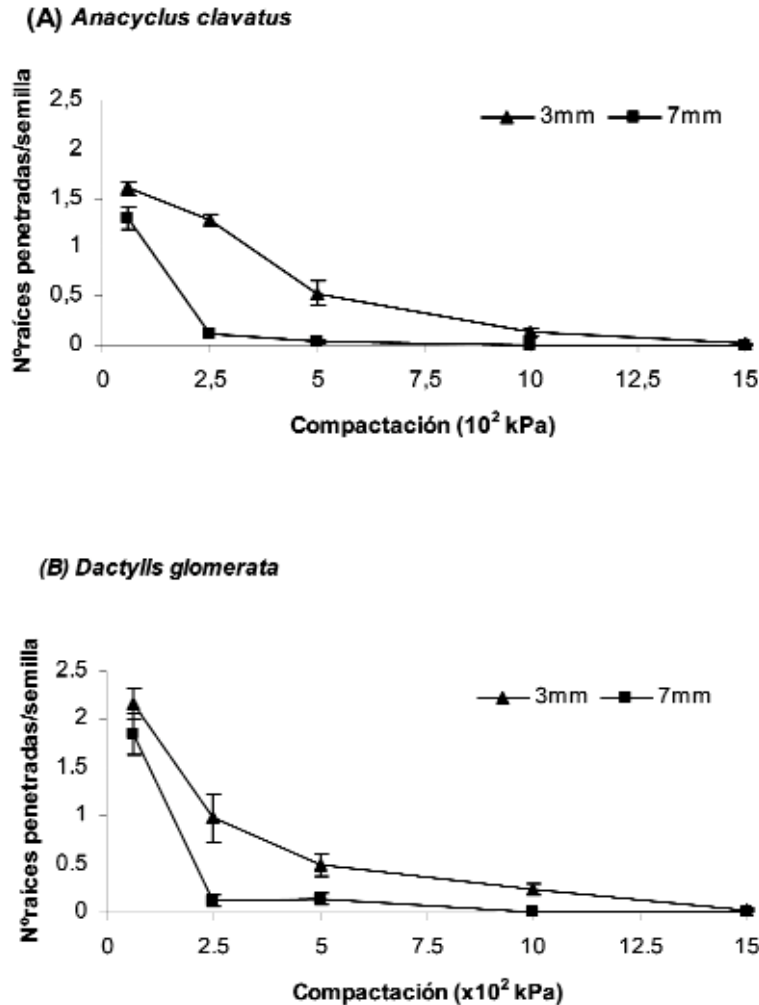


Figura 3. Número de raíces/semilla (media y error típico) que consiguió penetrar el sustrato en función del nivel de resistencia a la penetración y del espesor del sustrato (3 y 7 mm). (A) *A. clavatus* y (B) *D. glomerata*. N=5.

Figure 3. Number of roots/seed (mean and standard error) penetrating the substrate as a function of the degree of substrate resistance to penetration and depth (3 and 7 mm (A) *A. clavatus* and (B) *D. glomerata*. N=5.

3.3. Influencia de distintos factores en la capacidad de las raíces de encontrar grietas superficiales

Tanto la resistencia a la penetración como la especie tienen un efecto significativo sobre el número de semillas cuyas raíces alcanzan grietas en el sustrato ($F_{1,58}=22.69$; $p<0,001$ y $F_{2,56}=31.22$; $p<0,001$; respectivamente). En los sustratos más blandos (60 kPa), las raíces pivotantes de *A. clavatus* tienden preferentemente a penetrar (70% que penetran frente a un 21% que se dirigen a las

grietas), mientras que las raíces fasciculadas de *D. glomerata* no manifiestan ninguna preferencia (48% y 49%, respectivamente, Fig. 5). En ambos casos, la proporción de raíces que encuentran grietas tiende a aumentar a medida que aumenta la resistencia a la penetración mientras que la proporción de raíces que penetran el sustrato tiende a disminuir. Asimismo, en presencia de grietas, prácticamente ninguna raíz de ninguna de las especies estudiadas penetró el sustrato a partir de un nivel de resistencia a la penetración de 500 kPa.

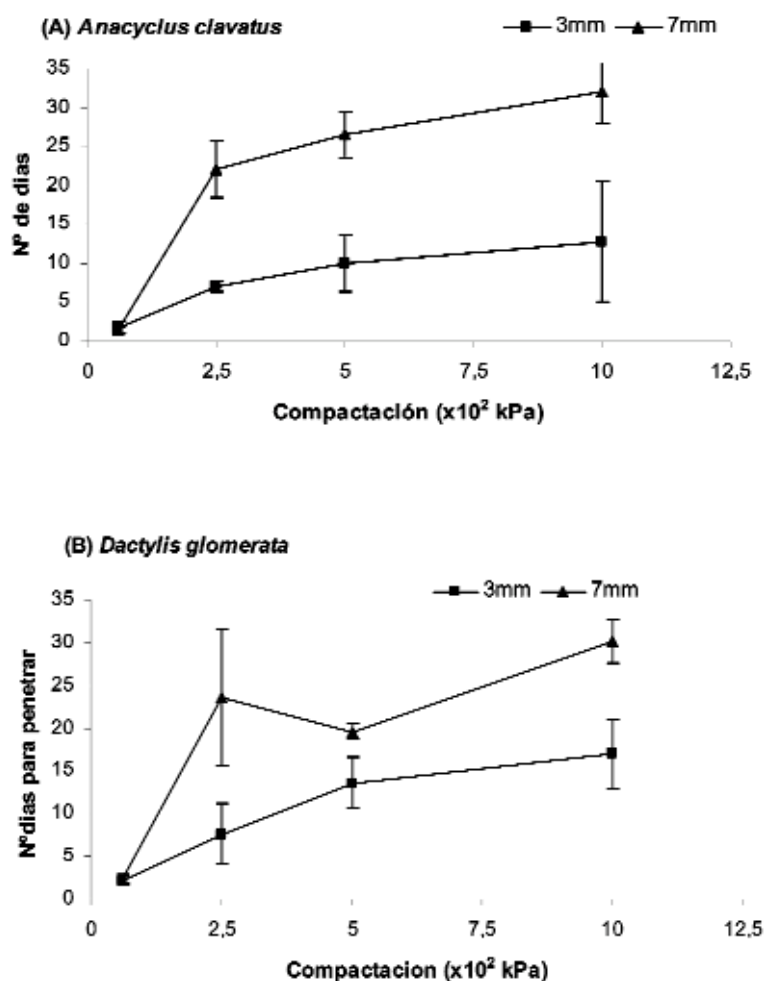


Figura 4. Número de días (media y error típico) que tardaron las raíces en penetrar el sustrato en función de su resistencia a la penetración y espesor. (A) *A. clavatus* y (B) *D. glomerata*. * No se han representado los datos relativos al nivel de resistencia de 1500 kPa, ya que solamente 2 raíces de cada especie fueron capaces de penetrar el sustrato a ese nivel de resistencia. N=5.

Figure 4. Number of days (mean and standard error) to penetrate the substratum as a function of substrate resistance to penetration and depth. (A) *A. clavatus* and (B) *D. glomerata*. * Data corresponding to 1500 kPa are not plotted here, because only 2 roots per species penetrated the substrate at this level of resistance. N=5.

Por otro lado, la resistencia a la penetración tuvo un efecto significativo sobre la velocidad de las raíces para llegar a las grietas ($F_{2,56}=1130,24$; $p<0,001$). La identidad de la especie no tuvo efecto sobre el número de días que tardan las raíces en llegar a las grietas ($F_{1,58}=1,23$; $p=0,27$). No obstante y de forma general, las raíces fasciculadas de *D. glomerata* tienden a alcanzar las grietas antes que la raíz pivotante de *A. clavatus* (Fig. 6).

4. Discusión

La metodología desarrollada en este trabajo ha resultado ser útil para el estudio de la capacidad de las raíces para penetrar sustratos artificiales y encontrar grietas en un rango de resistencias a la penetración equivalente al que ha sido descrito para terraplenes y desmontes de ambientes semiáridos (Monsalve, 2007). No obstante, se han

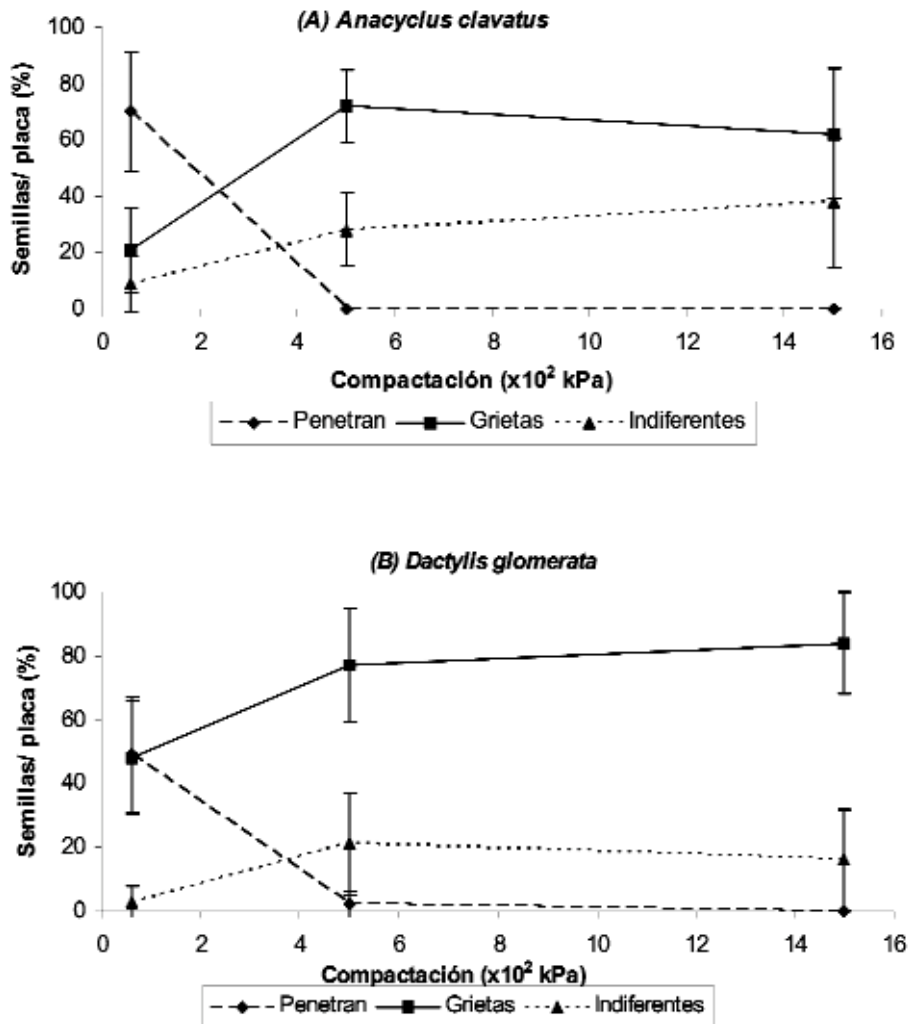


Figura 5. Porcentaje de semillas (media y error típico) cuyas raíces penetraron el sustrato, se introdujeron en las grietas, o no mostraron ninguna tendencia clara (ni fueron a las grietas, ni penetraron el sustrato), en función de la resistencia del sustrato a la penetración. N=5.

Figure 5. Percentage of seeds (mean and standard error) whose roots penetrated the substrate, reached the crack, or showed no clear trend (i.e. did not reach the crack and did not penetrate the substrate) as a function of substrate resistance to penetration. N=5.

detectado algunas limitaciones a la hora de comparar las distintas morfologías radiculares, causadas por la alta densidad de semillas utilizada en las placas, pero que sin embargo podrían ser descartadas utilizando una densidad menor de unas 10 semillas por placa.

Los resultados ponen de manifiesto la fuerte influencia del nivel de resistencia a la penetración y del espesor del sustrato en la tasa y velocidad de

penetración de las raíces para las dos morfologías de raíces estudiadas (pivotante y fasciculada). El modelo obtenido refleja que la penetración de los dos tipos de raíces disminuye a medida que aumenta la resistencia del sustrato a la penetración hasta alcanzar un nivel de resistencia, entre 500 y 1500 kPa según el espesor del sustrato, a partir del cual la penetración ya no tiene lugar. Este nivel crítico está comprendido entre los valores descritos

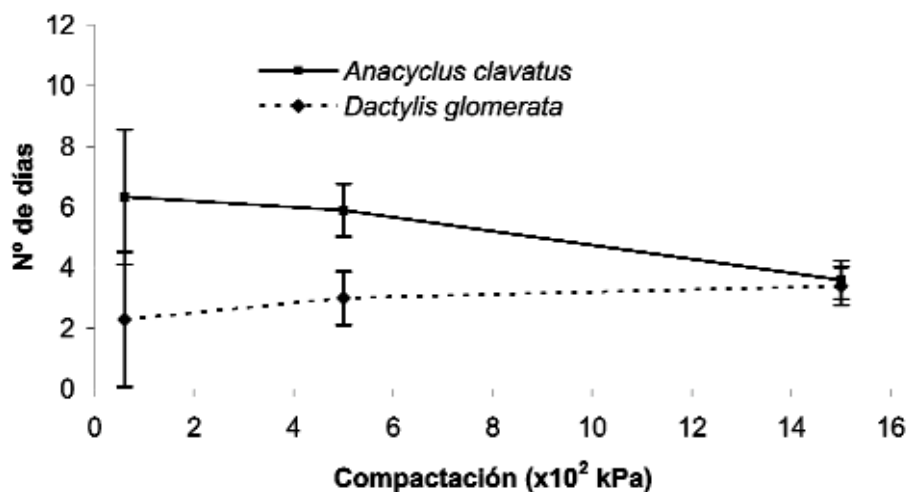


Figura 6. Número de días (media y error típico) que tardaron las raíces en alcanzar las grietas en función de la resistencia del sustrato a la penetración y de la morfología radicular. N=5.

Figure 6. Number of days (mean and standard error) to reach the crack as a function of substrate resistance to penetration and root morphology. N=5.

para especies nativas utilizadas en programas de restauración en Nueva Zelanda (600 kPa en Basset *et al.*, 2005) y para especies de cultivo (2000 kPa, Materechera *et al.*, 1991; Day y Bassuk, 1994).

Nuestros resultados indican también que el nivel de resistencia a la penetración y la morfología de las raíces tienen un papel relevante en la tasa y velocidad de las raíces para alcanzar grietas, confirmándose la idea avanzada por Dexter (1986) según la cual, el elevado número de raíces seminales que tienen las raíces fasciculadas de las gramíneas tienen más probabilidades que las raíces pivotantes de otras familias de angiospermas para detectar grietas superficiales en el suelo.

Los resultados de este estudio ofrecen, por otro lado, una oportunidad de iniciar una discusión sobre las posibles estrategias que permiten a las especies colonizadoras de taludes semiáridos establecerse con éxito en estos ambientes.

Al comprobar Monsalve (2007) que no existe limitación alguna en cuanto al agua disponible para las plantas en la zona de mayor densidad radicular —y que por lo tanto las plantas deberían de poder sobrevivir en esos ambientes si sus raíces fuesen capaces de penetrar los suelos de los taludes—, nuestros resultados indican que las raíces de dos especies presentes con éxito en los desmontes de una zona semiárida son incapaces —salvo

rarísimas excepciones— de penetrar sustratos artificiales con un nivel de resistencia a la penetración similar al de los desmontes, en las condiciones experimentales del estudio. Al contrario, el grado de resistencia a la penetración que caracteriza a los terraplenes no resultó ser limitante para la penetración de las raíces de estas mismas especies. Además, en las condiciones de los terraplenes, el número de días que tardan las raíces de las dos especies en penetrar el sustrato es muy bajo (2 días de media) y en todo caso inferior al número de días de agua disponible para las plantas en los 5 primeros centímetros de suelo (11 y más de 30 días en los terraplenes con orientación Sur y Norte, respectivamente, según datos de Bochet *et al.*, 2007). Este dato nos indica que las plantas deberían de disponer de agua antes y durante el proceso de penetración de las raíces en el suelo, al menos en los primeros centímetros.

Por todo ello, mientras que la presencia abundante de *A. clavatus* y *D. glomerata* en los terraplenes podría deberse a la capacidad de sus raíces de penetrar el suelo de los terraplenes, la presencia de estas dos especies en los desmontes no puede explicarse por el mismo mecanismo. Una estrategia alternativa basada en la aptitud de las raíces para explorar la superficie del sustrato geológico y detectar grietas con un microclima más

favorable podría explicar la presencia de estas especies en las laderas muy compactadas de los desmontes. La formación de grietas como consecuencia de los ciclos de humectación y desecación que se producen tras las lluvias es un proceso frecuente en sustratos margosos de zonas áridas y semiáridas como los que se encuentran en nuestra zona de estudio (Kasanin-Grubin y Bryan, 2007). Los resultados del experimento con grietas respaldan la hipótesis de un desarrollo preferencial de las raíces hacia las grietas en sustratos muy compactados. Asimismo, la proporción de semillas de las dos especies cuyas raíces encuentran grietas aumenta con la resistencia del sustrato a la penetración, desde 1/5 y 1/2 de las semillas de *A. clavatus* y *D. glomerata* respectivamente en sustratos con una resistencia de 60 kPa hasta 2/3 y más de 4/5 de las semillas de esas dos especies respectivamente en sustratos con una resistencia de 1500 kPa. Tanto en condiciones de terraplenes como de desmontes, el número de días que tardan las raíces en alcanzar las grietas en las condiciones experimentales del estudio es bajo para las dos especies (de 2 a 6 días según la especie y la resistencia a la penetración) e inferior al número de días en los que hay agua disponible para las plantas en superficie en el suelo de los taludes (Bochet *et al.*, 2007). Además, los resultados hacen pensar que las raíces no encuentran fortuitamente las grietas sino que las buscan activamente en aquellos sustratos en los que no consiguen penetrar. Efectivamente, aunque por las distintas densidades de semillas y distintas variables utilizadas en los dos experimentos de este estudio los resultados no sean perfectamente comparables, nuestros datos indican que las raíces de las dos especies fueron capaces de penetrar un sustrato de 500 kPa en las placas sin grietas, mientras que no lo hicieron en presencia de grieta a un mismo nivel de resistencia a la penetración (salvo 2 casos excepcionales). Esto indica que, en sustratos compactados con grietas superficiales, las raíces se dirigen preferentemente hacia la grieta buscando un microclima más favorable, aunque sean capaces de penetrar el sustrato. A este respecto, Dexter (1986) menciona que las extremidades radiculares son capaces de detectar grietas a cierta distancia y de cambiar de dirección de crecimiento para alcanzarlas.

Otra explicación posible a la presencia de estas dos especies en los desmontes podría deberse a la

gran variabilidad espacial característica de la resistencia del suelo a la penetración en condiciones de campo (Monsalve, 2007), que sugiere la existencia de microambientes favorables (de menor resistencia a la penetración, menor pendiente, mayor humedad) en medio de zonas muy compactadas e impenetrables. La llegada de semillas a esas microzonas favorables podría dar lugar localmente a un establecimiento exitoso de ciertas plantas en los desmontes, sin ningún impedimento físico para la penetración de las raíces.

Para concluir, en este trabajo se ha conseguido poner a punto una metodología para el estudio de la capacidad de las raíces para penetrar sustratos compactados y encontrar grietas. Esta metodología puede ser aplicada al estudio de la compactación del suelo como factor que limita la colonización vegetal en ambientes semiáridos degradados por distintas causas (p.ej. por el fuego, por el uso de una maquinaria pesada, por el pisoteo del ganado, por la construcción de infraestructuras lineales...) Los resultados preliminares obtenidos con dos especies presentes de forma abundante en taludes de carretera apuntan a que en los terraplenes podría tener lugar una estrategia mixta en la que las raíces de las plantas atravesarían el suelo o detectarían grietas superficiales, mientras que en los suelos de los desmontes —dónde la resistencia del sustrato a la penetración es extremadamente elevada y, por tanto, la penetración de las raíces es prácticamente imposible— la detección de grietas podría ser una estrategia exitosa.

Para poder corroborar estos resultados preliminares, sería conveniente repetir estos experimentos con un mayor número de especies colonizadoras de taludes y en unas condiciones experimentales similares a las condiciones de campo en la época de germinación. No obstante, las conclusiones relativas a la incapacidad de las raíces de penetrar sustratos muy compactados y las hipótesis avanzadas para explicar la presencia de las dos especies en los desmontes deberían mantenerse para una experimentación en condiciones algo menos favorables, ya que las tasas y velocidades de penetración y de detección de grietas deberían de ser aún más bajas. En el caso de los terraplenes, unas condiciones menos favorables podrían dar lugar a unas conclusiones algo distintas en caso de detectarse una

incapacidad de las raíces de penetrar los sustratos más blandos o bien por un aumento del tiempo de penetración de las raíces por encima del número de días con agua disponible en superficie en los terraplenes.

Finalmente, sería conveniente poder contrastar los resultados obtenidos en condiciones controladas de laboratorio con los resultados de experimentos realizados en condiciones de campo, ya que algunos autores previenen del riesgo de que la respuesta de las raíces a la compactación pueda ser muy diferente en estos dos escenarios (Dexter, 1986; Materechera *et al.*, 1992; Yu *et al.*, 1995).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado con la financiación del Ministerio de Ciencia y Tecnología (Proyecto REN 2001-2313 y Programa Ramón y Cajal co-financiado por el Fondo Social Europeo). Nuestros agradecimientos también a los dos revisores anónimos que con sus comentarios han mejorado la calidad de este trabajo.

Referencias bibliográficas

- Andrés, P., Zapater, V. & Pamplona, M. (1996). Stabilization of motorway slopes with herbaceous cover, Catalonia, Spain. *Restoration Ecology*, 4, 51-60.
- Andrés, P. & Jorba, M. (2000). Mitigation strategies in some motorway embankments (Catalonia, Spain). *Restoration Ecology*, 8, 268-275.
- Basset, I.E., Simcock, R.C. & Mitchell, N.D. (2005). Consequences of soil compaction for seedling establishment: implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology*, 30, 827-833.
- Blake, G.R. (1965). Bulk density. En: *Methods of Soil Analysis* (C.A. Black, ed.). Madison, American Society of Agronomy, 374-390.
- Bochet, E. & García-Fayos, P. (2004). Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology*, 12, 166-174.
- Bochet, E., García-Fayos, P., Alborch, B. & Tormo, J. (2007). Soil water availability effects on seed germination account for species segregation in semiarid roadslopes. *Plant and Soil*, 295, 179-191.
- Bochet, E., García-Fayos, P. & Tormo, J. (2010a). How can we control erosion in roadslopes of semiarid Mediterranean areas? *Land Degradation and Development*, 21, 110-121. Doi:10.1002/ldr.911.
- Bochet, E., Tormo, J. & García-Fayos, P. (2010b). Native species for roadslope revegetation: selection, validation, and cost effectiveness. *Restoration Ecology*. (In press). Doi: 10.1111/j.1526-100X.2008.00496.x
- Clark, L.J., Aphalé, S.L. & Barraclough, P.B. (2000). Screening the ability of rice roots to overcome the mechanical impedance of wax layers: importance of test conditions and measurement criteria. *Plant and Soil*, 219, 187-196.
- Crush, J.R., Ouyang, L., Eerens J.P.J. & Stewart, A.V. (2002). The growth of roots of perennial, Italian, hybrid and annual ryegrasses through a high-strength root medium. *Grass and Forage Science*, 57, 322-328.
- Day, S.D. & Bassuk, N. (1994). A review of the effects of soil compaction and amelioration treatments on landscape trees. *Journal of Arboriculture*, 20, 9-17.
- Dexter, A.R. (1986). Model experiments on the behaviour of roots at the interface between a tilled seed-bed and a compacted sub-soil. *Plant and Soil*, 95, 149-161.
- Dexter, A.R. (2004). Soil physical quality. Part I: Theory, effects of soil texture, density, and organic matter, and effects on root growth. *Geoderma*, 120, 201-214.
- Díaz-Zorita, M., Grove, J.H., Perfect, E. (2005). Soil fragment size distribution and compactive effort effects on maize root seedling elongation in moist soil. *Crop Science*, 45, 1417-1426.
- Dregne, H.E. (2002). Land degradation in the dry-lands. *Arid Land Research and Management*, 16, 99-132.
- Duchaufour, P. (1988). *Pédologie. Abrégé de Pédologie*. Masson, 2è édition, Paris, 224pp.
- Dunjo, G., Pardini, G. & Gispert, M. (2003). Land use change effects on abandoned terraced soils in a Mediterranean catchment, NE Spain. *Catena*, 52, 23-37.
- García, H., Tarrason, D., Mayol, M., Male-Bascompte, N. & Riba, M. (2007). Patterns of variability in soil properties and vegetation cover following abandonment of olive groves in Catalonia (NE Spain). *Acta Oecologica*, 31, 316-324.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M. & Zamora, R. (2005). Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology*, 93, 1194-1202.
- Greenwood, K. L. & McKenzie, B. M. (2001). Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41, 1231-1250.
- Hamza, M. A. & Anderson, W. K. (2005). Soil compaction in cropping systems - A review of the nature, causes and possible solutions. *Soil and Tillage Research*, 82, 121-145.
- Harper, J.L. (1977). *Population Biology of plants*. Academic Press, New York, 892pp.
- Kasanin-Grubin, M. & Bryan, R. (2007). Lithological properties and weathering response on badland hillslopes. *Catena*, 70, 68-78.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J. & Vallejo, R. (2003). Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems*, 6, 630-643.
- Materechera, S.A., Dexter, A.R. & Alston, A.M. (1991). Penetration of Very Strong Soils by Seedling Roots of Different Plant-Species. *Plant and Soil*, 135, 31-41.

- Materechera, S.A., Alston, A.M., Kirby, J.M. & Dexter, A.R. (1992). Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant and Soil*, 144, 297-303.
- Monsalve, M. (2007). Estudio sobre la influencia de la compactación en la penetración de raíces. Ejercicio final de carrera en Ingeniería Forestal. Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Politécnica Superior de Gandía, 135pp.
- Ortiz Silla, R. (1990). Mecanismos y procesos de degradación del suelo con especial referencia a las condiciones ambientales mediterráneas. En: *Degradación y regeneración del suelo en condiciones ambientales mediterráneas*. CSIC, Madrid, 46-68.
- Owens, M.K., Wallace, R.B. & Archer, S.R. (1995). Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos*, 74, 493-502.
- R Development core team. (2005). R: A language and environment for statistical computing. V. 2.1.1, R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Ram, A. & Yair, A. (2007). Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in a sandy arid area. *Catena*, 70, 437-442.
- Snyman, H.A. (2005). Influence of fire on litter production and root and litter turnover in a semiarid grassland of South Africa. *South African Journal of Botany*, 71, 145-153.
- Stavi, I., Ungar, E. D., Lavee, H. & Sarah, P. (2008). Surface microtopography and soil penetration resistance associated with shrub patches in a semiarid rangeland. *Geomorphology*, 94, 69-78.
- Steffens, M., Kolbl, A., Totsche, K.U. & Kogel-Knabner, I. (2008). Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (PR China). *Geoderma*, 143, 63-72.
- Thornes, J. (1990). *Vegetation and Erosion: Processes and Environments-Symposium Proceedings*. British Geomorphological Research Group Symposia Series, John Wiley and Sons, Ltd, UK, 518pp.
- Tormo, J., Bochet, E. & García-Fayos, P. (2006). Is seed availability enough to ensure colonization success? An experimental study in road embankments. *Ecological Engineering*, 26, 224-230.
- Unger, P.W. & Kaspar, T. (1994). Soil compaction and root growth: A review. *Agronomy Journal*, 86, 759-766.
- Whalley, W.R. & Dexter, A.R. (1993). The Maximum Axial Growth Pressure of Roots of Spring and Autumn Cultivars of Lupin. *Plant and Soil*, 157, 313-318.
- Whalley, W.R., Clark, L.J., Finch-Savage, W.E. & Cope, R.E. (2004). The impact of mechanical impedance on the emergence of carrot and onion seedlings. *Plant and Soil*, 265, 315-323.
- Winkel, V.K., Roundy, B.A. & Cox, J.R. (1991). Influence of seedbed microsite characteristics on grass seedling emergence. *Journal of Range Management*, 44, 210-214.
- Yu, L.X., Ray, J.D., Otoole, J.C. & Nguyen, H.T. (1995). Use of Wax-Petrolatum Layers for Screening Rice Root Penetration. *Crop Science*, 35, 684-687.