

Χρήση των λειτουργικών ομάδων φυτών για τη μελέτη των αλλαγών των χρήσεων γης σε ημίξηρα μεσογειακά λιβάδια

Μ. Παπαδημητρίου, Ι. Ισπικούδης και Β. Π. Παπαναστάσης

Εργαστήριο Λιβαδικής Οικολογίας (286), Σχολή Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης, 541 24 Θεσσαλονίκη, e-mail: mparadim@for.auth.gr

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη των αλλαγών που προκύπτουν ύστερα από την εγκατάλειψη ή και εκτατικοποίηση των παραδοσιακών χρήσεων γης στα λιβάδια μέσα από τη μεταβολή εύκολα αναγνωρίσιμων λειτουργικών ομάδων φυτών. Τέσσερις χειρισμοί, που αντικατοπτρίζουν τα στάδια εξέλιξης των λιβαδικών οικοσυστημάτων ύστερα από την εγκατάλειψη, μελετήθηκαν στην επαρχία Λαγκαδά Θεσσαλονίκης: εγκαταλειμμένος αγρός, ποολίβαδο, αραιός θαμνώνας και πυκνός θαμνώνας. Σε αυτούς μετρήθηκε η συχνότητα εμφάνισης των ειδών. Τα είδη διακρίθηκαν σε λειτουργικές ομάδες σε σχέση με τον κύκλο ζωής, τον κύκλο φωτοσύνθεσης και την αυξητική τους μορφή και υπολογίστηκε η συμμετοχή των ομάδων αυτών σε κάθε χειρισμό. Βρέθηκε, ότι στα αρχικά στάδια εξέλιξης κυριαρχούν τα ετήσια, θερόφυτα είδη, που ακολουθούν το C₃ κύκλο φωτοσύνθεσης. Στα προχωρημένα στάδια εξέλιξης επικρατούν τα πολυετή, ημικρυπτόφυτα είδη, που επίσης ακολουθούν το C₃ κύκλο φωτοσύνθεσης, ενώ τα ενδιάμεσα στάδια διακρίνονται από την έντονη παρουσία των C₄ αγρωσταδών.

Λέξεις κλειδιά: Εγκατάλειψη, εκτατικοποίηση, κύκλος ζωής, κύκλος φωτοσύνθεσης, αυξητική μορφή.

Εισαγωγή

Η μεταβολή των κοινωνικοοικονομικών συνθηκών στον ορεινό χώρο, που ξεκίνησε κατά τη μεταπολεμική περίοδο και εξακολουθεί να παρατηρείται όλο και πιο έντονα τα τελευταία χρόνια έχει ως αποτέλεσμα τη σταδιακή εγκατάλειψη των παραδοσιακών χρήσεων γης, όπως η γεωργία και η κτηνοτροφία. Η υποχρησιμοποίηση των μεσογειακών οικοσυστημάτων έχει ως αποτέλεσμα την εισβολή ξυλωδών ειδών στις χορτολιβαδικές εκτάσεις, τη δευτερογενή διαδοχή της βλάστησης προς ξυλώδης φυτοκοινωνίες και τη μετατροπή του πολυποίκιλου τοπίου σε ένα μονότονο και εύθραυστο σύνολο (Farina 1998, Spatz and Papachristou 1999, Papanastasis 2004).

Χρήσιμο εργαλείο για τη μελέτη των μεταβολών της βλάστησης και των επιπτώσεών τους στα οικοσυστήματα αποτελούν οι λειτουργικές ομάδες φυτών. Αυτές ορίζονται ως μη φυλογενετικές ομάδες ειδών που παίζουν παρόμοιο ρόλο στο οικοσύστημα, ανταποκρινόμενες με τον ίδιο τρόπο και με τον ίδιο μηχανισμό σε κάποια διαταραχή, και οι οποίες βασίζονται σε μία σειρά κοινών βιολογικών χαρακτηριστικών (Gitay and Noble 1997, Lavorel et al. 1997). Οι λειτουργικές ομάδες φυτών αποτελούν έναν σχετικά νέο όρο και τρόπο προσέγγισης των κλασικών οικολογικών θεμάτων, που επιτρέπει τόσο τη διεύθυνση στις οικολογικές λειτουργίες των οικοσυστημάτων, όσο και τη δυνατότητα εξαγωγής

συγκρίσιμων αποτελεσμάτων σε παγκόσμιο επίπεδο. Έχουν χρησιμοποιηθεί τα τελευταία χρόνια με μεγάλη επιτυχία από πληθώρα επιστημόνων για τη διερεύνηση διαφόρων παραγόντων που επηρεάζουν το περιβάλλον, όπως η αλλαγή του κλίματος (Woodward και Cramer 1996), οι διαταραχές των οικοσυστημάτων (McIntyre et al. 1999a) και οι αλλαγές στις χρήσεις γης (Rusch et al. 2003). Σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν η μελέτη των αλλαγών που προκύπτουν ύστερα από την εγκατάλειψη ή και εκτατικοποίηση των παραδοσιακών χρήσεων γης μέσα από τη μεταβολή εύκολα αναγνωρίσιμων λειτουργικών ομάδων φυτών.

Υλικά και μέθοδοι

Η έρευνα έγινε στο Δημοτικό Διαμέρισμα Λοφίσκου, της επαρχίας Λαγκαδά του νομού Θεσσαλονίκης (40° 47' Β, 23° 12' Α), σε υψόμετρο 500 μ. Το κλίμα της περιοχής είναι μεσογειακό με μέση ετήσια βροχόπτωση 586 χλσ. και μέση θερμοκρασία αέρα 12,1 °C. Το έδαφος προέρχεται από μεταμορφωμένα πετρώματα και πιο συγκεκριμένα από γνεύσιους και η μηχανική του σύσταση χαρακτηρίζεται ως πηλώδης ή πηλοαμμώδης μέχρι αμμώδης με όξινη αντίδραση.

Την άνοιξη του 2003, επιλέχθηκαν τέσσερις τύποι βλάστησης (χειρισμοί) με τέσσερις επαναλήψεις ο καθένας: εγκαταλειμμένος αγρός, ποολίβαδο και δύο θαμνώνες με κάλυψη σε ξυλώδη φυτά 40% (αραιός) και 80% (πυκνός) αντίστοιχα. Οι χειρισμοί αυτοί αποτελούν τα στάδια εξέλιξης των λιβαδικών οικοσυστημάτων ύστερα από την εγκατάλειψη των παραδοσιακών χρήσεων γης. Σε κάθε επιφάνεια (1 στρέμμα) μετρήθηκε το Μάιο - Ιούνιο 2003 η συχνότητα εμφάνισης των ειδών με τη χρήση 20 δειγματοληπτικών πλαισίων (50 x 50 εκ. το καθένα). Τα πλαίσια αυτά τοποθετήθηκαν μόνο στα τμήματα κάθε επιφάνειας που καλύπτονταν με ποώδη βλάστηση. Στο Εργαστήριο έγινε αναγνώριση των ειδών από δείγματα που συλλέχθηκαν στο ύπαιθρο, σύμφωνα με τη Flora Hellenica (Strid and Tan 1997-2002) και Flora Europaea (Tutin et al. 1968-1980, Tutin et al. 1993). Τα είδη διακρίθηκαν σε εκ των προτέρων καθορισμένες λειτουργικές ομάδες, οι οποίες αναγνωρίστηκαν με τρόπο συμπερασματικό (Gitay and Noble 1997), ανάλογα με 1) τον κύκλο ζωής (σε ετήσια και πολυετή), 2) τον κύκλο φωτοσύνθεσης (σε C₃ και C₄) και 3) την αυξητική μορφή κατά Raunkiaer (1934) (σε θερόφυτα, ημικρυπτόφυτα, χαμαίφυτα και γεώφυτα). Η διάκριση αυτή των ειδών σε ομάδες επιλέχθηκε ως ένας απλός τρόπος ταξινόμησης τους με κριτήριο το γεγονός, ότι τα χαρακτηριστικά αυτά σχετίζονται στενά με τον τρόπο αντίδρασης των φυτών στις διάφορες διαταραχές (McIntyre et al. 1999b).

Το ποσοστό των ειδών που ανήκει σε κάθε ομάδα κάθε χαρακτηριστικού υπολογίστηκε στο επίπεδο του πλαισίου για κάθε χειρισμό. Τα δεδομένα υποβλήθηκαν σε στατιστική ανάλυση με τη χρήση των μη παραμετρικών ελέγχων Kruskal Wallis και Mann-Whitney U test στο επίπεδο σημαντικότητας 5% (Fowler et al. 1998), με τη χρήση του στατιστικού προγράμματος SPSS 11.0 για Windows. Η χρήση αυτών των ελέγχων επιλέχθηκε γιατί τα δεδομένα δεν ακολουθούσαν κανονική κατανομή και ούτε κάποια μετατροπή τους οδήγησε στην κανονικότητα.

Αποτελέσματα και συζήτηση

Συνολικά καταγράφηκαν 146 είδη, από τα οποία 59 ήταν ετήσια και 87 πολυετή. Την C₄ φωτοσυνθετική πορεία ακολουθούσαν 4 είδη. Όσον αφορά τις αυξητικές μορφές, τα θερόφυτα αντιπροσωπεύτηκαν από 59 είδη, τα ημικρυπτόφυτα από 64, τα χαμαίφυτα από 12 και τα γεώφυτα από 11 είδη. Η ποσοτική συμμετοχή (%) των διαφόρων ομάδων στους τέσσερις χειρισμούς παρουσιάζεται παρακάτω χωριστά για κάθε χαρακτηριστικό ομαδοποίησης.

Λειτουργικές ομάδες με βάση τον κύκλο ζωής

Η ομάδα των ετήσιων ειδών παρουσίασε σταδιακά σημαντική μείωση από τον εγκαταλειμμένο αγρό προς τον πυκνό θαμνώνα, ενώ η ομάδα των πολυετών ακολούθησε ακριβώς την αντίθετη πορεία εμφανίζοντας αύξηση κατά τη διαδοχή της βλάστησης (Πίνακας 1).

Πίνακας 1. Συμμετοχή (%) των ομάδων των ετησίων και των πολυετών στους τέσσερις χειρισμούς

Κύκλος ζωής	Χειρισμός			
	Εγκαταλειμμένος αγρός	Ποολίβαδο	Αραιός θαμνώνας	Πυκνός θαμνώνας
Ετήσια	69,06 ^α	45,48 ^β	32,18 ^γ	13,37 ^δ
Πολυετή	30,94 ^δ	54,52 ^γ	66,57 ^β	81,63 ^α

[†] Μέσοι όροι με διαφορετικά γράμματα στην ίδια σειρά ανήκουν σε ομάδες που διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους ($\alpha=0,05$)

Οι Papadimitriou et al. (2004), μελετώντας τα ίδια χαρακτηριστικά στις ίδιες επιφάνειες χωριστά όμως για τα αγρωστώδη και τις πλατύφυλλες πόες, βρήκαν και στις δύο περιπτώσεις την ίδια τάση. Ωστόσο αυτοί βρήκαν ότι τα πλατύφυλλα είδη (ετήσια και πολυετή) δεν παρουσίασαν σημαντικές διαφορές μεταξύ του ποολίβαδου και του αραιού θαμνώνα, ενώ τα πολυετή αγρωστώδη δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές στον αραιό και πυκνό θαμνώνα.

Η γενική τάση που παρατηρήθηκε στα αποτελέσματά αυτά έρχεται σε συμφωνία με τους Lavoire et al. (1999), οι οποίοι επίσης βρήκαν αύξηση των πολυετών μεταξύ ενός πρόσφατα (3 ετών) και ενός παλιότερα (9 ετών) εγκαταλειμμένου αγρού.

Λειτουργικές ομάδες με βάση τον κύκλο φωτοσύνθεσης

Και στους τέσσερις χειρισμούς το ποσοστό των ειδών που ακολουθούσαν το C₃ κύκλο φωτοσύνθεσης ήταν μεγάλο. Αυτό είναι αναμενόμενο δεδομένου, ότι η πλειονότητα των ειδών που καταγράφηκαν ανήκουν στην ομάδα αυτή. Ωστόσο, η στατιστική ανάλυση των δεδομένων έδειξε ότι το ποσοστό των C₃ ειδών ήταν σημαντικά μικρότερο στο ποολίβαδο και στον αραιό θαμνώνα σε σχέση με τον εγκαταλειμμένο αγρό και τον πυκνό θαμνώνα. Αντίθετα τα C₄ είδη παρουσίασαν σημαντική αύξηση στο ποολίβαδο και τον αραιό θαμνώνα (Πίνακας 2).

Πίνακας 2. Συμμετοχή (%) των ομάδων των C₃ και C₄ ειδών στους τέσσερις χειρισμούς

Κύκλος φωτοσύνθεσης	Χειρισμός			
	Εγκαταλειμμένος αγρός	Ποολίβαδο	Αραιός θαμνώνας	Πυκνός θαμνώνας
C ₃	98,04 ^α	89,20 ^β	85,24 ^β	92,72 ^α
C ₄	1,96 ^β	10,80 ^α	13,51 ^α	2,28 ^β

[†] Μέσοι όροι με διαφορετικά γράμματα στην ίδια σειρά ανήκουν σε ομάδες που διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους ($\alpha=0,05$)

Η ανάλυση των C₃ και C₄ ομάδων ειδών χωριστά για τα αγρωστώδη και τις πλατύφυλλες πόες από τους Papadimitriou et al. (2004) έδειξε, ότι μόνο τα πολυετή αγρωστώδη περιλάμβαναν C₄ είδη. Από αυτά, μεγαλύτερο ποσοστό συμμετοχής παρατηρήθηκε στον αραιό θαμνώνα και σημαντικά μικρότερο στον εγκαταλειμμένο αγρό και τον πυκνό θαμνώνα, όπως βρέθηκε και στο σύνολο των ειδών.

Η αύξηση της παρουσίας των C₄ ειδών στο ποολίβαδο και τον αραιό θαμνώνα σε σχέση με τον εγκαταλειμμένο αγρό ήταν αναμενόμενη, καθώς τα C₄ είδη αποτελούνταν αποκλειστικά από πολυετή είδη, ενώ η σημαντική μείωσή τους στον πυκνό θαμνώνα αποδίδεται στις έντονες συνθήκες σκίασης που παρατηρούνται στις επιφάνειες αυτές, στις οποίες τα C₄ φυτά δεν είναι ανθεκτικά (Παπαναστάσης και Νοϊτσάκης 1992).

Λειτουργικές ομάδες με βάση την αυξητική μορφή

Τα θερόφυτα μειώθηκαν κατά την εξέλιξη της βλάστησης από τον εγκαταλειμμένο αγρό προς τον πυκνό θαμνώνα. Τα ημικρυπτόφυτα εμφανίστηκαν με μεγαλύτερα ποσοστά στον αραιό και τον πυκνό θαμνώνα, ενώ ήταν σημαντικά μειωμένα στο ποολίβαδο και τον εγκαταλειμμένο αγρό. Τα χαμαίφυτα είχαν σημαντική συμμετοχή στο ποολίβαδο και στον πυκνό θαμνώνα, αλλά η παρουσία τους στους άλλους δύο χειρισμούς ήταν μικρή, ιδιαίτερα στον εγκαταλειμμένο αγρό. Τέλος, τα γεώφυτα εμφανίστηκαν με πολύ μικρό ποσοστό στον εγκαταλειμμένο αγρό, ενώ η συμμετοχή τους ήταν μεγαλύτερη στον πυκνό θαμνώνα (Πίνακας 3). Παρόμοια αποτελέσματα για τη μεταβολή των αυξητικών μορφών σε σχέση με την διαταραχή βρήκαν και οι McIntyre et al. (1995), κατά τους οποίους οι μη διαταραγμένες επιφάνειες είχαν περισσότερα γεώφυτα, χαμαίφυτα και ημικρυπτόφυτα, ενώ τα θερόφυτα κυριαρχούσαν στις επιφάνειες με τη μεγαλύτερη διαταραχή.

Πίνακας 3. Συμμετοχή (%) των ομάδων των αυξητικών μορφών στους τέσσερις χειρισμούς

Αυξητικές μορφές	Χειρισμός			
	Εγκαταλειμμένος αγρός	Ποολίβαδο	Αραιό θαμνώνας	Πυκνό θαμνώνας
Θερόφυτα	69,06α	45,48β	32,18γ	13,37δ
Ημικρυπτόφυτα	28,12γ	40,74β	54,68α	55,95α
Χαμαίφυτα	1,25γ	11,74α	7,66β	15,17α
Γεώφυτα	1,57β	2,04αβ	4,23αβ	10,51α

[†] Μέσοι όροι με διαφορετικά γράμματα στην ίδια σειρά ανήκουν σε ομάδες που διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους ($\alpha=0,05$)

Η ανάλυση των αυξητικών μορφών χωριστά για τα αγρωστώδη και τα πλατύφυλλα από τους Papadimitriou et al. (2004) έδειξε, ότι τα θερόφυτα και τα χαμαίφυτα παρουσίασαν σε όλες τις περιπτώσεις την ίδια τάση, ενώ αντίθετα στα πλατύφυλλα είδη τα ημικρυπτόφυτα και στα αγρωστώδη τα γεώφυτα δεν παρουσίασαν μεταβολές μεταξύ των χειρισμών.

Συμπεράσματα

Στα μεσογειακά οικοσυστήματα, ύστερα από την εγκατάλειψη ή και εκτατικοποίηση των παραδοσιακών χρήσεων γης, παρατηρείται μεταβολή στις ομάδες ποωδών φυτών. Στα αρχικά στάδια είναι έντονη η παρουσία ετήσιων θεροφύτων που ακολουθούν τον C₃ κύκλο φωτοσύνθεσης. Αντίθετα, στα προχωρημένα στάδια εξέλιξης επικρατούν πολυετή,

ημικρυπτόφυτα είδη, που είναι περισσότερο ανταγωνιστικά. Τα ενδιάμεσα στάδια χαρακτηρίζονται από την έντονη παρουσία των C₄ αγρωστωδών.

Οι λειτουργικές ομάδες φυτών, που προκύπτουν από τον κύκλο ζωής, τον κύκλο φωτοσύνθεσης και την αυξητική μορφή των ειδών, αποτελούν ένα πολύ χρήσιμο εργαλείο για τη μελέτη των αλλαγών που προκύπτουν ύστερα από την εγκατάλειψη ή και εκτατικοποίηση των παραδοσιακών χρήσεων γης, ιδιαίτερα της βόσκησης. Η ανάλυση των ομάδων αυτών, τόσο στο σύνολο των ειδών όσο και σε επιμέρους κατηγορίες (αγρωστώδη, πλατύφυλλα), προσφέρει μία σαφή εικόνα για τη δυναμική της βλάστησης, τον τρόπο αντίδρασης και τους μηχανισμούς μέσα από τους οποίους αντιδρά και προσαρμόζεται. Η περαιτέρω μελέτη των οικοσυστημάτων με τη βοήθεια των λειτουργικών ομάδων φυτών κρίνεται χρήσιμη και απαραίτητη.

Αναγνώριση βοήθειας

Η έρευνα αυτή πραγματοποιήθηκε στα πλαίσια του ερευνητικού προγράμματος “VISTA” (Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes, Contract No. EVK2-2002-00168). Η πρώτη συγγραφέας είχε κατά τη διάρκεια της έρευνας οικονομική ενίσχυση από το Ίδρυμα Κρατικών Υποτροφιών (I.K.Y).

Βιβλιογραφία

- Farina, A. 1998. Principles and Methods in Landscape Ecology. Chapman and Hall, London, pp. 235.
- Fowler, J., L. Cohen and P. Jarvis. 1998. Practical statistics for field biology (second edition). John Wiley and Sons Ltd, Chichester, England, pp. 258.
- Gitay, H. and I.R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them?, p. 3-19. In: Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change (T.M. Smith, H.H. Shugart and F.I. Woodward, eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg and T.D.A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology and Evolution, 12: 474-478.
- Lavorel, S., C. Rochette and J-D Lebreton. 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. Oikos, 84: 480-498.
- McIntyre, S., S. Diaz, S. Lavorel and W. Cramer. 1999a. Plant functional types and disturbance dynamics – Introduction. Journal of Vegetation Science, 10: 604-608.
- McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg and T.D.A. Forbes. 1999b. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. Journal of Vegetation Science, 10: 621-630.
- McIntyre, S., S. Lavorel and R.M. Tremont. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. Journal of Ecology, 83: 31-44.
- Papadimitriou, M., Y. Tsougrakis, I. Ispikoudis and V. P. Papanastasis. 2004. Plant functional types in relation to land use changes in a semi-arid Mediterranean environment, p.1-6 (pdf 167). In: Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems (M. Arianoutsou and V.P. Papanastasis, eds). 10th MEDECOS Conference, Rhodes, Greece, 25 April – 1 May 2004. Millpress, Rotterdam.
- Papanastasis, V.P. 2004. Traditional vs contemporary management of Mediterranean vegetation: the case of the island of Crete. Journal of Biological Research, 1: 39-46.

- Παπαναστάσης, Β.Π. και Β.Ι. Νοϊτσάκης. 1992. Λιβαδική Οικολογία. Γιαχούδη – Γιαπούλη. Θεσσαλονίκη, σελ. 244.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
- Rusch, G.M., J.G. Pausas and J. Lepš. 2003. Plant Functional Types in relation to disturbance and land use: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 14: 307-310.
- Spatz, G. and T.G. Papachristou. 1999. Ecological strategies of shrubs invading extensified grasslands: their control and use, p.27-36. In: *Grasslands and Woody Plants in Europe* (V.P. Papanastasis, J. Frame and A.S. Nastis, eds). International Symposium, Thessaloniki, 27-29 May 1999. EGF, Vol., 4 *Grassland Science in Europe*.
- Strid, A. and K. Tan (eds). 1997-2002. *Flora Hellenica* Vol. 1-2. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Tutin, T.G., N.A. Burges, A.O. Chater, J.R. Edmondson, V.H. Heywood, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters and D.A. Webb (eds). 1968-1980. *Flora Europaea* Vol. 2-5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tutin T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters and D.A. Webb (eds). 1993. *Flora Europaea* Vol. 1 (second edition). Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodward, F.I. and W. Cramer. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7: 306-308.

Use of plant functional groups to study land use changes in semiarid Mediterranean rangelands

M. Papadimitriou, I. Ispikoudis and V. P. Papanastasis

Laboratory of Rangeland Ecology (P.O. Box 286), School of Forestry and Natural Environment, Aristotle University of Thessaloniki, GR 541 24 Thessaloniki, Greece,
e-mail: mpapadim@for.auth.gr

Summary

The aim of this paper was to study the changes caused by the abandonment and/ or extensification of traditional land uses in Mediterranean rangelands through the changes of easily identified plant functional groups. Four treatments, which reflect the stages of rangeland evolution after abandonment, were studied in Lagadas county of Thessaloniki: abandoned arable field, grassland, open shrubland and dense shrubland. In these treatments, species frequency was measured. Species were separated into functional groups according to their life cycle, photosynthetic cycle and growth form and the contribution of each group into each treatment was calculated. It was found that early stages of abandonment were dominated by annual, C₃ therophyte species. In the advanced stages, perennial hemicryptophyte species prevailed. C₄ grasses had a strong presence in the intermediate stages.

Key words: Abandonment, extensification, life cycle, photosynthetic cycle, growth form.