BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Universidad de Alicante

La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos

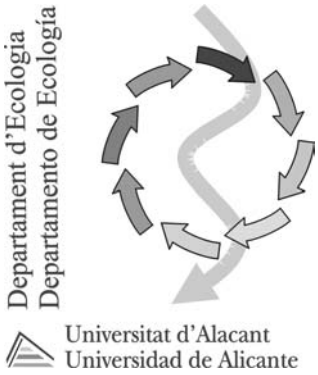
Fernando Tomás Maestre Gil

Tesis de Doctorado

Facultad: Ciencias

Directores: Dr. Jordi Cortina i Segarra
Dra. Susana Bautista Aguilar
Dr. Juan F. Bellot Abad

2002



La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos

Memoria presentada por

Fernando Tomás Maestre Gil

Para optar al grado de Doctor en Biología

Los directores de la tesis,

Jordi Cortina i Segarra
Profesor Titular de Ecología
Universidad de Alicante

Susana Bautista Aguilar
Profesora Asociada de Ecología
Universidad de Alicante

Juan F. Bellot Abad
Catedrático de Ecología
Universidad de Alicante

El candidato a doctor,

Fernando Tomás Maestre Gil

Alicante, julio de 2002

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

A Mª Dolores, Tomás Fernando, Purificación, Jose Joaquín y Rafael

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

A la memoria de aquellas personas que no podrán ver esta tesis, pero que sin duda alguna hubieran disfrutado haciéndolo: Rafael Maestre (padre), Rafael Maestre (hijo), Joaquín Gil y Tomás Gil

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Cómo puedo hacer una tesis sobre Ecología?, preguntó el alumno.

Observa lo que ocurre a tu alrededor, plantéate preguntas, piensa la manera de responderlas y trabaja en ello durante un tiempo lo suficientemente grande como para que tus preguntas iniciales hayan sido respondidas parcialmente y, sobre todo, hayan derivado en nuevas preguntas a resolver.

Cuando termines la tesis te darás cuenta que ésta no es más que un grano de arena en el desierto, que el comienzo de la apasionante carrera en busca del conocimiento. Si al final de la misma eres capaz de seguir planteándote preguntas y, sobre todo, disfrutar intentando resolverlas, sin duda alguna habrá cumplido su misión.

Respondió el maestro.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Agradecimientos

La realización de una tesis doctoral es una etapa muy importante en la vida de un investigador. En mi caso, estos últimos cuatro años han sido en lo profesional y personal altamente satisfactorios, tanto por los conocimientos y habilidades adquiridos como por la oportunidad que he tenido de conocer y trabajar con un grupo de investigadores excepcional. Esta tesis no hubiera sido posible sin la colaboración de numerosas personas, tantas que espero que nadie se sienta omitido en las siguientes líneas. En todo caso, vayan de antemano mis disculpas si ello ocurre.

Sin lugar a dudas, la persona que más ha influido en su realización es Mª Dolores, ya que sin su apoyo constante, su cariño y su paciencia casi infinita difícilmente hubiera podido mantener el equilibrio emocional que toda persona necesita. Quizás ella sepa mejor que nadie todo el esfuerzo y trabajo que subyacen a estas páginas, ya que ha sido partícipe desde el principio en todos los aspectos que conlleva su realización. Especialmente agradecido estoy a su grata compañía durante las innumerables salidas al campo que hemos realizado juntos, máxime conociendo la poca amistad que, pese a mis esfuerzos por inculcarle lo contrario, guarda con las agradables pero calurosas y relativamente inhóspitas tierras del semiárido alicantino, así como a su comprensión y paciencia durante todo el tiempo que mis estancias en el extranjero nos han mantenido separados. A mis padres, Tomás Fernando y Purificación, les agradezco enormemente la libertad que me han dado para poder dedicarme a aquello que siempre me ha gustado, así como su cariño y todos los esfuerzos que han realizado para poner a mi disposición todos los medios necesarios para que pudiera conseguirlo. Mis hermanos, José Joaquín y Rafael, han sido una agradable compañía durante todos los años que hemos pasado juntos en casa, y su amistad y colaboración en todo momento siempre será muy agradecida por mi parte. Especialmente agradables han sido nuestros partidos de fútbol en el campo, al igual que los que hemos tenido ocasión de visionar juntos por la pantalla de televisión.

A los directores de esta tesis he de agradecerles muchas cosas. Jordi me dio la oportunidad de entrar a formar parte de su grupo de investigación. Siempre le estaré agradecido por la paciencia que ha mostrado conmigo en todo momento y la confianza que ha depositado en mí, así como por su comprensión y ayuda ante mis constantes requerimientos –y mis no menos frecuentes acciones impulsivas–, que estoy seguro que más de un quebradero de cabeza y molestia le habrán causado. De las agradables conversaciones y

discusiones que hemos mantenido asiduamente durante estos últimos años, que no sólo se han ceñido a cuestiones ecológicas, he aprendido infinidad de cosas. Susana es en buena parte responsable del aspecto de la tesis, ya que me introdujo en el "mundillo" del análisis espacial. De ella he aprendido un sinfín de cuestiones sobre lo que significa investigar, que van desde la rigurosidad en el análisis de los datos hasta la ética que debe mantener toda actividad científica, que a buen seguro van a condicionar mi desarrollo futuro como investigador. También he de agradecerle su confianza y paciencia, así como la atención que siempre ha prestado ante mis continuas demandas –que también le habrán ocasionado algún que otro mareo inesperado– y, como no, sus lecciones magistrales sobre ecología, estadística y diseño experimental. Juan siempre ha estado atento a todos mis requerimientos, contribuyendo al resultado final con su experiencia y buen hacer. A todos debo darles las gracias, en definitiva, por enseñarme a investigar y a disfrutar haciéndolo, así como por la libertad que me han dado para, dentro del marco al que deben ajustarse las investigaciones dentro de un proyecto con objetivos concretos, poder modelar la tesis en buena medida a mi gusto.

A Francisco Rodríguez le agradezco enormemente su ayuda en el tratamiento y análisis de numerosos datos a lo largo de toda la tesis, así como por revisar pacientemente todas las fórmulas. Sin su aportación difícilmente se hubiera podido realizar el análisis geoestadístico del primer capítulo. El Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo me ha permitido acceder a sus vehículos e instalaciones en la Universidad de Alicante, que han sido de gran ayuda para poder realizar el trabajo de campo. La Conselleria de Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana, Felipe Gil, Luciano Esparcia y Prudencio López han proporcionado apoyo logístico durante la puesta en marcha de las distintas experiencias de campo, al igual que los trabajadores de VAERSA, quienes realizaron los hoyos de plantación bajo unas condiciones no aptas para todos los públicos. El Banc de Llavors que la citada Conselleria tiene en Quart de Poblet (Valencia), facilitó las semillas de las distintas especies utilizadas en todos los experimentos a lo largo de la tesis. El personal de los viveros de Conselleria en Quart y en Santa Faz (Alicante) también ha colaborado con el cultivo y mantenimiento de las plantas previamente a su plantación. Los guardas forestales de la zona de L´Alacantí me prestaron su colaboración durante la fase inicial de búsqueda de parcelas. Finalmente, el ayuntamiento de El Campello y las sociedades de cazadores de Relleu y El Campello me permitieron trabajar en terrenos de su propiedad.

Numerosos compañeros y amigos han colaborado con el trabajo de campo y de laboratorio, en ocasiones agradable (especialmente durante los amaneceres ecofisiológicos), muchas veces pesado y a veces casi insufrible. José (Huesca) siempre ha mostrado su

disposición plena ante mis innumerables requerimientos, habiéndome ayudado en la toma de datos en el campo, en el mantenimiento de los distintos experimentos en el invernadero y en la realización de numerosas actividades de laboratorio y logísticas. Le debo más de una cerveza que seguramente se compensarán cuando apostemos a ver quién gana la próxima "Champions". Manuel Ruiz ("Cholo") también me ha ayudado en numerosas ocasiones, especialmente durante los dos primeros años de la tesis. Ángeles, Antonio, Daniel, Federico, José (García), María Jesús, Mayte, Ricardo, Román, Tatiana, y Rico, así como los alumnos de prácticas del Instituto Canastell (Alberto, Carolina, Olga, Tini y Vicent), han colaborado en la toma de datos en el campo y en el trabajo de laboratorio. Con toda la gente del CEAM (Alberto, Alejandro, Carmeta, Esther, Jaime, Joanet, Norberto, Pedro, Rita, Rosa) he pasado muy buenos momentos de trabajo y de ocio, y he de agradecer toda la ayuda que siempre me han prestado y su comprensión por las molestias que mis numerosas salidas al campo estoy seguro que les han originado en más de una ocasión. Especialmente agradecido estoy a Esther, por guiarme en mis primeras incursiones ecofisológicas, y a Alberto y Daniel por realizar la plantación de Crevillente. Al resto de compañeros del departamento les agradezco su colaboración. Silvia, Nico y Fina también han puesto su grano de arena en esta tesis al ayudarme con los distintos asuntos administrativos y en mis incursiones en el laboratorio. Esteban Chirino me proporcionó amablemente la curva de calibración del TDR. Vicent Calatayud determinó las muestras de costras biológicas estudiadas en el capítulo dos, mientras que Eli Zaady nos enseñó un curioso método para evaluar la infiltración durante su visita a Alicante que ha sido utilizado en dicho capítulo. La ayuda de Jaume Fons durante la toma de datos con el GPR, así como con su interpretación, ha sido inestimable.

Durante estos años he tenido la inmensa fortuna de realizar estancias en distintos centros de investigación extranjeros, que han contribuido notablemente a la realización de la tesis y a mi formación como investigador. En todas mis salidas he tenido la suerte de trabajar con magníficos investigadores que a su vez han sido excelentes personas. De mi estancia en la Estación Experimental de Rothamsted siempre recordaré la simpatía y los numerosos consejos de Richard Webster, que me abrió las puertas del análisis geoestadístico y de otras metodologías que han servido de gran ayuda en esta tesis. Su afable carácter y su rigurosidad científica sin duda han dejado una profunda huella en mi manera de pensar y de ver las cosas como científico. Asimismo, sin su colaboración no se hubiera podido aplicar en el primer capítulo de la tesis el método que lleva su nombre. En dicho centro tuve también la oportunidad de conocer a Joe Perry, quien me introdujo en esa graciosa metodología denominada SADIE y me proporcionó el software y la ayuda necesaria para aplicarla

extensivamente a lo largo de la tesis. Durante los tres meses que estuve en la Universidad de Montana tuve la oportunidad de trabajar con Ragan Callaway y Kurt Reinhart, dos magníficos investigadores con los que fue un verdadero placer aprender numerosas cuestiones sobre interacciones entre plantas en el incomparable marco que ofrece el todavía bastante salvaje oeste de los Estados Unidos. En la Universidad de Duke tuve la oportunidad de trabajar con James F. Reynolds y William H. Schlesinger, dos grandes ecólogos de los que aprendí numerosas cosas sobre el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos que me han sido de gran utilidad a la hora de apuntalar distintas cuestiones de la tesis y, sobre todo, para abrir mi mente hacia nuevas vías de investigación post-tesis.

Esta tesis se ha realizado gracias a una beca de Formación de Profesorado Universitario otorgada por el ministerio de Educación, Cultura y Deporte en su convocatoria de 1998. Todas las experiencias se han realizado como parte del proyecto REDMED ("Restoration of Degraded Mediterranean Ecosystems"), financiado por la Comisión Europea (Contrato ENV4-CT97-0682). También se ha contado con el apoyo del proyecto "Flujos de agua y nitrógeno en costras biológicas de medios semiáridos" (FANCB), financiado por la CICYT (REN2001-0424-C02-02).

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN 1

I.1. INTRODUCCIÓN GENERAL 3
I.2. HIPÓTESIS EXPERIMENTAL, OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS 5

II. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO 11

II.1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS GENERALES 13
II.2. GEOLOGÍA 14
II.3. CONDICIONES CLIMÁTICAS 15
II.4. SUELOS 17
II.5. VEGETACIÓN 18

II.5.1. Parcelas de espartal 18
II.5.2. Parcelas de pinar 19
II.5.3. Parcelas de matorral degradado 21

CAPÍTULO 1. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN EN ESPARTALES SEMIÁRIDOS. CARACTERIZACIÓN UTILIZANDO DISTINTOS MÉTODOS DE ANÁLISIS ESPACIAL Y MALLAS DE MUESTREO 25

1.1. INTRODUCCIÓN 27

1.1.1. Análisis espacial de la vegetación 27
1.1.2. Análisis espacial de la vegetación perenne en espartales 28
1.1.3. Hipótesis experimental y objetivos 32

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS 33

1.2.1. Método de Burguess & Webster 33

1.2.1.1. Adquisición de datos 33
1.2.1.2. Análisis estadístico 35

1.2.2. Análisis SADIE 38

1.2.2.1. Adquisición de datos 38
1.2.2.2. Análisis de los patrones espaciales individuales 39
1.2.2.3. Análisis de la covariación espacial entre pares de especies 42

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

1.2.3. Análisis geoestadístico 44

1.2.3.1. Adquisición de datos 45
1.2.3.2. Análisis de los patrones espaciales individuales 45
1.2.3.3. Análisis de la covariación espacial entre pares de especies 48

1.3. RESULTADOS 53

1.3.1. Características generales de la vegetación 53
1.3.2. Método de Burguess & Webster 53
1.3.3. Análisis SADIE 57
1.3.4. Análisis geoestadístico 61

1.4. DISCUSIÓN 70

1.4.1. Características del patrón espacial de las especies presentes en los espartales evaluados 70
1.4.2. Relaciones espaciales entre las distintas especies 72
1.4.3. Efecto del tamaño de malla de muestreo 75
1.4.4. Idoneidad de los métodos utilizados 76

1.5. CONCLUSIONES 79

CAPÍTULO 2. ANÁLISIS DEL PATRÓN ESPACIAL DE LAS PROPIEDADES EDÁFICAS SUPERFICIALES Y SU RELACIÓN CON LA VEGETACIÓN A DISTINTAS ESCALAS EN ESPARTALES **81**

2.1. INTRODUCCIÓN 83

2.1.1. Dinámica de la interacción suelo-vegetación en zonas semiáridas 83
2.1.2. Hipótesis experimental y objetivos 85

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS 87

2.2.1. Toma de datos 87

2.2.1.1. Escala de individuo 87
2.2.1.2. Escala de parcela 89

2.2.2. Análisis estadísticos 91

2.2.2.1. Escala de individuo 91
2.2.2.2. Escala de parcela 93

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

2.3. RESULTADOS 94

2.3.1. Escala de individuo 94
2.3.2. Escala de parcela 100

2.4. DISCUSIÓN 105

2.4.1. Efecto de *Stipa tenacissima* en la composición y patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales a escala de individuo 105
2.4.2. Relaciones entre la distribución de las propiedades edáficas superficiales y la vegetación a escala de parcela 108
2.4.3. Idoneidad de la metodología utilizada 111

2.5. CONCLUSIONES 113

CAPÍTULO 3. ANÁLISIS DE LAS INTERACCIONES ENTRE *STIPA TENACISSIMA* Y DIVERSAS ESPECIES ARBUSTIVAS BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS SEMIÁRIDAS. EVALUACIÓN DE SU POTENCIAL PARA LA RESTAURACIÓN DE LOS ESPARTALES DEGRADADOS 117

3.1. INTRODUCCIÓN 119

3.1.1 Interacciones positivas entre las especies vegetales 119
3.1.2 La facilitación su utilización en las actividades de restauración 120
3.1.3 Los espartales semiáridos y su restauración 122
3.1.4 Hipótesis experimental y objetivos 124

3.2. MATERALES Y MÉTODOS 126

3.2.1. Diseño experimental 126

3.2.1.1. Plantación de 1998 126
3.2.1.2. Plantación de 1999 126
3.2.1.3. Plantación de 2001 127
3.2.1.4. Experiencia de invernadero 128

3.2.2. Especies utilizadas 130

3.2.2.1. Descripción y justificación de su empleo 130
3.2.2.2. Características de los plantones utilizados 131

3.2.3. Caracterización de los microambientes de plantación 133

3.2.3.1. Propiedades edáficas 133
3.2.3.2. Humedad 133
3.2.3.3. Temperatura 135
3.2.3.4. Radiación 135

3.2.4. Caracterización de la respuesta de los plantones 136

3.2.4.1. Supervivencia 136
3.2.4.2. Crecimiento 137
3.2.4.3. Estado fisiológico 137

3.2.5. Cuantificación y evolución espacio-temporal de los efectos positivos y negativos en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos 139
3.2.6. Análisis estadísticos 143

3.3. RESULTADOS 146

3.3.1. Características de los microambientes de plantación 146
3.3.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación 151

3.3.2.1. Supervivencia 151
3.3.2.2. Crecimiento 155
3.3.2.3. Estado fisiológico 160

3.3.3. Efecto del microambiente de plantación y la micorrización en vivero 165
3.3.4. Mecanismos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos 167

3.3.4.1. Experiencia de invernadero 167
3.3.4.2. Experiencia de campo 168

3.3.5. Importancia relativa y evolución espacio-temporal de los efectos positivos y negativos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos 175

3.4. DISCUSIÓN 179

3.4.1. Modificación de las condiciones ambientales por *Stipa tenacissima* 179
3.4.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación 183
3.4.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y las especies introducidas 187
3.4.4. Evolución espacio-temporal de los efectos netos, positivos y negativos 190
3.4.5. Efecto del microambiente de plantación y la micorrización en vivero 191
3.4.6. Implicaciones de la facilitación para la restauración en zonas semiáridas 192

3.5. CONCLUSIONES 195

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

CAPÍTULO 4. ESTUDIO DE LAS INTERACCIONES ENTRE *PINUS HALEPENSIS* Y ESPECIES ARBUSTIVAS Y ARBÓREAS BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS SEMIÁRIDAS. EVALUACIÓN DE SU POTENCIAL PARA MEJORAR LOS PINARES DEGRADADOS PROCEDENTES DE REPOBLACIÓN **197**

4.1. INTRODUCCIÓN 199

4.1.1. Repoblaciones forestales y resiliencia 199
4.1.2. Repoblaciones de *Pinus halepensis*: importancia y problemática en las zonas semiáridas peninsulares 200
Las interacciones bióticas y su utilización en las actividades de gestión de las repoblaciones de *Pinus halepensis* 202
4.1.3. Hipótesis experimental y objetivos 203

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS 205

4.2.1. Diseño experimental 205

4.2.1.1. Plantaciones de 1998 y 1999 205
4.2.1.2. Plantación de 2001 205
4.2.1.3. Experiencias de invernadero 206

4.2.2. Especies utilizadas 210

4.2.2.1. Descripción y justificación de su empleo 210
4.2.2.2. Características de los plantones utilizados 210

4.2.3. Caracterización de los microambientes de plantación 211

4.2.3.1. Propiedades edáficas 211
4.2.3.2. Humedad 211
4.2.3.3. Radiación 212

4.2.4. Caracterización de la respuesta de los plantones en el campo 212
4.2.5. Caracterización de la respuesta de los plantones en las experiencias de invernadero 213

4.2.6. Cuantificación y evolución temporal de los efectos netos y y negativos en la interacción entre *Pinus halepensis* y los arbustos introducidos 214

4.2.7. Análisis estadísticos 215

4.3. RESULTADOS 218

4.3.1. Características de los microambientes de plantación 219

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

4.3.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación 222

4.3.2.1. Supervivencia 222
4.3.2.2. Estado fisiológico 225

4.3.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Pinus halepensis* y las especies introducidas 226

4.3.3.1. Experiencia de invernadero 226
4.3.3.2. Experiencia de campo 230

4.3.4. Importancia relativa y evolución temporal de los efectos netos y negativos en la interacción entre *Pinus halepensis* y *Pistacia lentiscus* 236

4.4. DISCUSIÓN 238

4.4.1. Modificación de las condiciones ambientales por parte de *Pinus halepensis* 238
4.4.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación 239
4.4.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Pinus halepensis* y las especies introducidas 241
4.4.4. Implicaciones para la dinámica y gestión de los pinares degradados de *Pinus halepensis* en zonas semiáridas 244

4.5. CONCLUSIONES 247

CAPÍTULO 5. RESPUESTA ESPACIO-TEMPORAL DE LA SUPERVIVENCIA DE *PISTACIA LENTISCUS* Y SU RELACIÓN CON LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL DE LAS PROPIEDADES EDÁFICAS Y DEL HOYO DE PLANTACIÓN A ESCALA DE PARCELA 251

5.1. INTRODUCCIÓN 253

5.1.1 Heterogeneidad ambiental y restauración en zonas semiáridas 253
5.1.2 Hipótesis experimental y objetivos 255

5.2. MATERALES Y MÉTODOS 257

5.2.1. Diseño experimental y seguimiento de los plantones 257
5.2.2. Muestreo de variables ambientales 258
5.2.3. Análisis estadísticos 259

5.2.3.1. Análisis espacio-temporal de la supervivencia 259
5.2.3.2. Análisis espacial de las variables edáficas y del hoyo de plantación 260

5.2.3.3. Importancia de las variables edáficas y del hoyo de plantación como controles de la supervivencia 261

5.3. RESULTADOS 265

5.3.1. Dinámica espacio-temporal de la supervivencia 265
5.3.2. Patrones espaciales de las variables edáficas y del hoyo de plantación 268
5.3.3. Partición de la variación en la supervivencia de los plantones 272

5.4. DISCUSIÓN 279

5.4.1. Dinámica espacio-temporal de la supervivencia y su utilidad en la restauración 279
5.4.2. Importancia de las variables ambientales evaluadas 281
5.4.3. Idoneidad de la metodología utilizada 284
5.4.4. Recomendaciones para la restauración de ecosistemas semiáridos degradados 286

5.5. CONCLUSIONES 287

CONCLUSIONES GENERALES **289**

BIBLIOGRAFÍA **297**

APÉNDICES **355**

APÉNDICE 1. AJUSTE DE LA FUNCIÓN GAMMA UTILIZANDO EL MÉTODO DE MÁXIMA VEROSIMILITUD ("MAXIMUM LIKELIHOOD") 357

APÉNDICE 2. OBTENCIÓN DE LOS ÍNDICES SADIE 359

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

I. Introducción

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

I.1. Introducción general

Sobre ti pesa también el perjuicio enorme, invencible, aterrador, de que lo que no es selva no es paisaje, de que las montañas pobladas son superiores a estas montañas desnudas, lisas, ingenuas, sin rebozo, como las maravillosas de Alicante...
Azorín

Las zonas áridas y semiáridas ocupan en la actualidad casi dos quintos de la superficie total de los continentes, siendo el soporte donde se desarrolla la vida de más de mil millones de personas (Reynolds 2001). En muchas de estas zonas, ciertos cambios demográficos, tecnológicos y socioeconómicos han conducido a una presión excesiva sobre los recursos naturales que ha originado una intensa degradación del suelo, la cubierta vegetal y los procesos ecológicos, biogeoquímicos e hidrológicos, provocando una pérdida de productividad biológica y económica englobada bajo el nombre genérico de desertificación (Puigdefábregas 1995, Reynolds 2001). Esta degradación es uno de los principales problemas ecológicos a nivel mundial, ya que se estima que afecta al 65-70 % del total de zonas áridas y semiáridas (Reynolds et al. 2000).

En la Cuenca Mediterránea, las zonas semiáridas se caracterizan por presentar una gran variabilidad interanual en la distribución de la precipitación y la presencia de lluvias torrenciales en cortos periodos de tiempo (Quereda & Montón 1997, De Luis 2000). Estos factores climáticos, unidos a características litológicas, geormorfológicas y a un uso intensivo de la tierra en periodos críticos, han favorecido que en la actualidad buena parte de su superficie esté afectada por procesos de degradación del suelo y de la cubierta vegetal, así como por la desertificación (Pérez Trejo 1994, Brandt & Thornes 1996, Puigdefábregas & Mendizábal 1998). El proceso degradativo puede no ser reversible espontáneamente, ya que cuando determinados umbrales son sobrepasados, incluso si los factores causantes de la alteración son reducidos, sólo puede revertirse la situación mediante la intervención humana en forma de actividades de restauración[1] (Aronson et al. 1993, Whisenant 1999).

[1] La utilización de este término se ha generalizado en los últimos años, a pesar de que no siempre se utilice con la acepción adecuada. La Real Academia Española (1994) lo define como la acción de "reparar o volver a poner una cosa en aquel estado o estimación que tenía antes de la alteración". Siguiendo esta definición, difícilmente se podrá restaurar un ecosistema, ya que es prácticamente imposible volver a recrear toda la biocenosis que lleva asociada (Brown et al. 1986, Balaguer 2002). Numerosos autores defienden el uso de otro término, el de rehabilitación, definida como el "proceso mediante el cual se vuelve a hacer útil o habitable un entorno, con un grado de productividad acorde con unos objetivos previamente fijados" (Porta et al. 1994). Esta definición sería perfectamente aplicable a actividades como las repoblaciones forestales y la recuperación de riberas tal como han venido desarrollándose durante el último siglo (González Bernáldez 1990, Esteve et al. 1990). No obstante, dado que desde una perspectiva ecológica el objetivo último que presenta la restauración se acerca bastante al de su propia definición (Whisenant 1995a, Vallejo et al. 2000b) se utiliza dicho término a lo largo de la presente memoria.

La vegetación juega un papel fundamental en la conservación del suelo (Thornes 1990, Castillo et al. 1997, Cerdà 2001), por lo que es habitual que se considere a la recuperación de la cubierta vegetal como una de las técnicas disponibles para mitigar, y aún revertir, los efectos de la desertificación (Nykvist 1983, Vallejo et al. 2000a, Le Houérou 2000, Reynolds 2001). Es por ello que la revegetación ha sido considerada por las distintas administraciones con responsabilidad en materia de gestión ambiental como una de las prioridades en los programas de lucha contra este complejo fenómeno (Gómez 1999, Rojo 2000, Ministerio de Medio Ambiente 2002a).

Una vez degradadas, la restauración de las zonas semiáridas presenta numerosos problemas debido a la escasez de recursos fundamentales para la vegetación, a unas condiciones ambientales especialmente limitantes para el desarrollo de las plántulas y a la alteración que los animales pueden provocan en las actuaciones de revegetación (Whisenant 1995a, 1999). Una de las principales características que presentan estos ambientes es su marcada heterogeneidad en la distribución espacial de los recursos bióticos y abióticos (e. g. Schlesinger & Pilmanis 1998, Burke et al. 1999). En los ecosistemas semiáridos, la escasez de precipitaciones no permite la existencia de una cobertura vegetal continua, por lo que predominan formaciones abiertas en las que alternan manchas de vegetación dispuestas en una matriz de suelo desnudo (Puigdefábregas 1996). Junto a esta cobertura discontinua, las áreas sin vegetación presentan a su vez una notable variación en propiedades y elementos superficiales que tienen una gran importancia en la dinámica de los flujos de agua y nutrientes, como las costras físicas y biológicas, los fragmentos rocosos superficiales, la hojarasca y la microtopografía, (e. g. West 1990, Poesen & Lavee 1994, Burke et al. 1999).

Las características de las zonas semiáridas han provocado que el éxito de las actuaciones de revegetación que se han llevado a cabo en estos ambientes haya sido reducido en numerosas ocasiones (Odera 1996, Cortina et al. en prensa). Este hecho, unido a los elevados costes asociados a su seguimiento y mantenimiento (Serrada 1997, López Cadenas 1998), resalta la necesidad de incorporar los avances científicos sobre composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas a las actividades de restauración (Zamora 2002, Jordano et al. 2002, Cortina et al. en prensa). La heterogeneidad de los factores bióticos y abióticos juega un papel fundamental en el funcionamiento y dinámica de los ecosistemas, ya que puede favorecer la existencia de una mayor diversidad (Pringle 1990, Wilson 2000), reduce el impacto de la depredación (Kaiser 1983, Webb & Wilson 1985) y el parasitismo (Nachman 1981), aumenta la estabilidad de una población (Tilman 1994), afecta la dispersión, colonización y supervivencia de las plantas (Rees et al. 2000, Corlett 2000), ayuda a mantener

el polimorfismo genético dentro de una especie (Smith et al. 1983, Weider 1989, Lechowicz & Bell 1991) e influencia el desarrollo de la vegetación después de una perturbación (Harrington 1999, Steen 1999). No obstante, y a pesar de su importancia, rara vez ha sido tenida en cuenta a la hora de diseñar actividades de revegetación (Whisenant 1999).

I.2. Hipótesis experimental, objetivos y estructura de la tesis

La motivación primordial que ha llevado a la realización de esta tesis es la necesidad de confluencia entre las actividades de investigación y gestión para mejorar la restauración de los ecosistemas semiáridos degradados, unión que se antoja de gran importancia para avanzar en el subsanamiento de las importantes limitaciones que esta tarea presenta en la actualidad (Balaguer 2002). La hipótesis genérica manejada en este trabajo es que la heterogeneidad de los factores bióticos y abióticos juega un papel fundamental en el funcionamiento y dinámica de las zonas semiáridas y, por consiguiente, en su restauración. Su objetivo básico es evaluar el papel de esta heterogeneidad en la introducción de especies arbustivas de interés para la revegetación de estas áreas. Esta meta principal se desglosa en los siguientes objetivos concretos:

1) Analizar la distribución espacial de la vegetación y las propiedades edáficas superficiales, así como las relaciones entre ambos, en zonas de cobertura vegetal discontinua.
2) Evaluar el potencial de las interacciones positivas o facilitación para mejorar la introducción de especies arbustivas.
3) Estudiar los efectos que la heterogeneidad en las condiciones ambientales a pequeña escala tiene en la dinámica espacio-temporal de la supervivencia de una repoblación cuando no existe un patrón marcado de manchas vegetadas y zonas de suelo desnudo.

Conforme a estos objetivos, se ha estructurado la memoria de tesis en tres grandes bloques. El primero, que comprende los dos primeros capítulos, agrupa una serie de experiencias realizadas en estepas de esparto (*Stipa tenacissima*), que son una de las formaciones vegetales más características de las zonas semiáridas mediterráneas (Le Houérou 2001), encaminadas al cumplimiento del primer objetivo. En el **capítulo I** se analiza la

distribución espacial de la vegetación perenne en espartales semiáridos –evaluando tanto la distribución de las principales especies por separado como la covariación espacial entre ellas– con distintos métodos de análisis espacial y escalas de muestreo. Se ha explorado el potencial de diversas técnicas que hasta ahora habían sido muy poco o nada empleadas para el análisis espacial de la vegetación. Por otra parte, la utilización combinada de varias técnicas en este tipo de estudios es de gran utilidad, ya que no existe un solo método capaz de revelar todas las facetas del patrón espacial de una comunidad vegetal (Goodall & West 1978, Dale 1999). Asimismo, los patrones espaciales que se observan en la realidad son dependientes de la escala de observación (Wiens 1989, 2000), por lo que el uso de unidades de muestreo de distinto tamaño es una estrategia recomendable a la hora de caracterizar el patrón espacial de la vegetación (Bellehumeur et al. 1997, Rietkerk et al. 2002). En el **capítulo 2** se exploran los patrones espaciales de distintas propiedades edáficas superficiales y su relación con los de la vegetación a escala de individuo y parcela. Se han seleccionado variables que tienen una especial relevancia a la hora de definir los flujos de escorrentía e infiltración, vitales para el mantenimiento de la vegetación en las zonas semiáridas (Puigdefábregas & Sánchez 1996, Bromley et al. 1997). Los estudios incluidos en este primer bloque tienen un interés especial como paso previo a la hora de acometer programas de restauración en zonas semiáridas de cobertura vegetal discontinua, ya que ayudan a conocer el funcionamiento de procesos ecológicos e hidrológicos que pueden servir de base para mejorar dichas actividades (Brooks & Merenlender 2001).

En el segundo bloque, que agrupa a los capítulos tres y cuatro, se aborda el segundo objetivo mediante experiencias en dos ecosistemas de gran importancia en las zonas semiáridas mediterráneas: los espartales y los pinares de pino carrasco (*Pinus halepensis*) procedentes de repoblación. En el **capítulo 3** se evalúa el resultado de la interacción entre *Stipa tenacissima* y diversas especies arbustivas mediterráneas. Se espera que la mejora de las condiciones microclimáticas y edáficas asociada a las macollas de *S. tenacissima* (Sánchez 1995, Puigdefábregas & Sánchez 1996, Puigdefábregas et al. 1999) pueda ser utilizada para mejorar el establecimiento de estas especies. En el análisis de esta interacción se ha prestado especial interés a los mecanismos que intervienen en la misma, su importancia relativa y dinámica espacio-temporal siguiendo un gradiente de estrés, aspectos de gran importancia y utilidad a la hora de incorporar las interacciones positivas en las actividades de restauración. En el **capítulo 4** se analiza la interacción entre *P. halepensis* y diversas especies arbustivas y arbóreas en repoblaciones semiáridas. Estas formaciones presentan en numerosas ocasiones problemas de plagas forestales y escaso crecimiento (Varios Autores 1995a), así como un

elevado riesgo de incendio (Moreno 1999). La introducción de especies arbustivas en estas repoblaciones tiene un gran interés para incrementar su diversidad y resiliencia frente a las perturbaciones, así como acelerar los procesos de sucesión vegetal. Junto con el análisis del resultado de la interacción entre *P. halepensis* y las especies arbustivas, se han evaluado los principales mecanismos que intervienen en la misma, su importancia relativa y evolución en un gradiente temporal de estrés.

El último bloque se correponde con el tercer objetivo. En esta parte de la memoria, que incluye al **capítulo 5**, se evalúa la dinámica espacio-temporal de la supervivencia a pequeña escala en una repoblación de lentisco (*Pistacia lentiscus*) durante los primeros tres años tras la plantación. Asimismo, se analiza la distribución espacial de distintas variables edáficas y del hoyo de plantación y su importancia a la hora de definir los patrones de establecimiento de los plantones. A pesar de la importancia que la heterogeneidad en las propiedades edáficas juega en el establecimiento y dinámica de la vegetación (e. g. Hutchings et al. 2000, Huber-Sannwald & Jackson 2001) y de la estrecha relación existente entre la distribución y productividad de las plantas y la variabilidad del suelo (Mou et al. 1995, Stein et al. 1997, Lister et al. 2000), hasta la fecha ningún estudio ha evaluado sus efectos en una repoblación realizada en condiciones ambientales semiáridas. Este tipo de estudios proporcionan bases para incorporar dicha heterogeneidad a las actividades de restauración, así como para desarrollar herramientas de ecotecnología que minimicen los factores que limitan la implantación de especies arbustivas en estos ambientes.

Finalmente se resumen las principales conclusiones obtenidas y se sugieren algunas recomendaciones para el establecimiento de nuevas investigaciones.

Dado que todos los contenidos expuestos en esta memoria han sido publicados o se encuentran en fase de publicación, puede considerarse a la misma como una colección de artículos. La elección de este formato y estructura presenta como inconveniente la presencia de algún solapamiento en los contenidos y cierta desconexión en los temas tratados entre capítulos. Con el fin de evitarlo en lo posible, cada capítulo alberga en la mayor parte de los casos más de un artículo y éstos se han organizado de forma que permitan mantener un hilo conductor común a lo largo de la misma. La correspondencia entre capítulo y artículos publicados, en prensa o en fase de revisión es la siguiente:

• Capítulo 1

Webster, R. & F. T. Maestre. 2001. Spatial analysis of patchy vegetation on a semi-arid steppe. Páginas 535-537 *en* P. Monestiez, D. Allard & R. Froideaux, editores. GeoEnv III. Geostatistics for Environmental Applications. Kluwer Academic Publishers, Dordrecth, Holanda.

Webster, R. & F. T. Maestre. Spatial analysis of semi-arid patchy vegetation using the cumulative distribution of patch boundary spacings and transition probabilities. Environmental and Ecological Statistics (en revisión).

• Capítulo 2

Maestre, F. T., M. T. Huesca, E. Zaady, S. Bautista & J. Cortina. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. Soil Biology & Biochemistry **34**: 895-898.

Maestre, F. T. & J. Cortina. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. Plant and Soil (en prensa).

Maestre, F. T. Microsite effects on the spatial pattern of two soil lichens in a Mediterranean semiarid steppe. Journal of Vegetation Science (en revisión).

Maestre, F. T. Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. Revista Chilena de Historia Natural (en revisión).

• Capítulo 3

Maestre, F. T., S. Bautista, J. Cortina & J. Bellot. 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. Ecological Applications **11**: 1641-1655.

Maestre, F. T., S. Bautista, J. Cortina, G. Díaz, M. Honrubia & R. Vallejo. 2002. Microsite and mycorrhizal inoculum effects on the establishment of *Quercus coccifera* in a semi-arid degraded steppe. Ecological Engineering (en prensa).

• Capítulo 4

Maestre, F. T., J. Cortina, S. Bautista & J. Bellot. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs under semi-arid climate?. Forest Ecology and Management (en prensa).

- Capítulo 5

Maestre, F. T., J. Cortina, S. Bautista, J. Bellot & R. Vallejo. Small-scale environmental heterogeneity and spatio-temporal dynamics of seedling survival in a degraded semi-arid ecosystem. Journal of Applied Ecology (en revisión).

Debido al formato de presentación y a la estructura elegidos, el material presentado a lo largo de la presente memoria puede no seguir una notación totalmente homogénea. Así, aunque se ha intentado evitar en lo posible, un mismo término puede tener acepciones ligeramente diferentes en capítulos distintos. No obstante, los distintos significados deberán estar claros dentro de sus respectivos contextos. La nomenclatura de las especies de plantas vasculares citadas a lo largo del texto se ajusta a la establecida por Mateo & Crespo (1998), citándose con su nombre científico completo cuando no aparecen en esta obra. Los nombres de las especies aparecen abreviados después de la primera vez que se nombran en cada capítulo, indicándose de manera apropiada aquellos casos donde no se siga esta norma.

Un concepto fundamental subyacente a toda la investigación realizada es el de heterogeneidad. Debido a las numerosas acepciones que presenta y a los distintos aspectos de la misma identificados en la literatura ecológica (véanse los trabajos de Kolasa & Rollo 1991, Dutilleul & Legendre 1993, Li & Reynolds 1995 y Wiens 2001 para una revisión sobre el tema), es importante definirlo con claridad. Siguiendo a Adler et al. (2001), cuando se habla de la heterogeneidad desde un punto de vista genérico se la considera como sinónimo de variabilidad, entendida ésta como los cambios en los valores de un determinado descriptor (Kolasa & Rollo 1991). En este contexto, la heterogeneidad espacial hace referencia a la variabilidad en el espacio de una determinada propiedad o proceso ecológico bajo estudio y puede cuantificarse utilizando técnicas estadísticas paramétricas como el coeficiente de variación. Cuando esta variabilidad se encuentra estructurada espacialmente, se utiliza heterogeneidad como sinónimo de patrón espacial, que puede definirse como la relación o dependencia espacial existente entre los valores de una variable observados en distintas localizaciones. Cuando ello ocurre, valores de una variable en localizaciones separadas por una cierta distancia son más o menos similares que lo esperado conforme a una distribución aleatoria de las mismas. Esta falta de independencia plantea numerosos problemas para cuantificar la heterogeneidad ambietnal utilizando técnicas estadísticas tradicionales (Legendre 1993), por lo que en este caso su análisis se realiza mediante herramientas de análisis espacial. Así pues, y en función del contexto que se considere, heterogeneidad se

emplea como sinónimo de variabilidad o de patrón espacial. Por motivos de estilo y claridad de expresión, se ha utilizado también a lo largo de esta memoria autocorrelación y distribución espacial como sinónimos de dependencia espacial y patrón espacial respectivamente.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

II. Descripción de la zona de estudio

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

II.1. Localización y características generales

Todos las experiencias realizadas en el marco de la presente tesis se han desarrollado en la franja semiárida de la provincia de Alicante, en la zona sudoriental de la Península Ibérica. La zona de trabajo estaría incluida dentro del triángulo definido por las localidades de Villena, Albatera y Villajoyosa (Figura II.1). En este territorio se han establecido un total de once parcelas experimentales en las comarcas de l´Alacantí (términos municipales de Agost, Alicante, Aguas de Busot y El Campello), el Alto Vinalopó (término municipal de Sax) y el Bajo Vinalopó (término municipal de Albatera). Estas parcelas están situadas en tres tipos de formaciones vegetales representativas de la zona de estudio: formaciones de esparto (*Stipa tenacissima*), pinares de pino carrasco (*Pinus halepensis*) procedentes de repoblación y matorral degradado de escasa cobertura dominado por caméfitos de la familia *Labiatae*. Todas ellas se encuentran en zonas de orientación sur y con pendientes moderadas o bajas (Tabla II.1).

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL H

Figura II.1. Localización de las parcelas experimentales dentro de la provincia de Alicante (puntos). En negro se muestran los nombres de las parcelas y en gris los de algunas poblaciones cercanas.

Tabla II.1. Principales características de las parcelas experimentales utilizadas.

	Aguas	Campello	Ballestera	Marquesa	Hotel	La Torre
Coordenadas	38º 31'N, 0º 21'W	38º 30'N, 0º 23'W	38º 28'N, 0º 22'W	38º 27'N, 0º 24'W	38º 29'N, 0º 23'W	38º 34'N, 0º 48'W
Término municipal	Aigües de Busot	Campello	Campello	Campello	Campello	Sax
Capítulo*	1, 2, 3	3	3	1	1	2
Altitud (m)	460	380	140	170	290	619
Pendiente (º)	12	18	21	23	17	7
Orientación (º)	160 SE	140 SE	170 S	200 SW	240 SW	220 SW
Profundidad de suelo (cm)†	37.0 ± 14.5	38.4 ± 13.1	27.9 ± 7.6	-	-	-
Tipo de vegetación	Espartal	Espartal	Espartal	Espartal	Espartal	Espartal
Cobertura vegetal (%)	45	54	59	51	49	40
Temperatura (ºC)††	16	17	17	17	17	16.5
Precipitación (mm)††	388	220	220	220	220	315

	La Cueva	Colominas	Orgegia	Xirau	Crevillente
Coordenadas	38º 35'N, 0º 48'W	38º 35'N, 0º 48'W	38º 23'N, 0º 28'W	38º 26'N, 0º 37'W	38º13´N, 0º46´W
Término municipal	Sax	Sax	Alicante	Agost	Albatera
Capítulo*	2	2	4	4	5
Altitud (m)	625	640	80	320	130
Pendiente (º)	1	6	3	12	16.5
Orientación (º)	140 SE	190 SW	110 SE	125 SE	260 SW
Profundidad de suelo (cm)†	-	-	28.3 ± 10.4	40.7 ± 18.6	63.0 ± 23.2
Tipo de vegetación	Espartal	Espartal	Pinar de repoblación	Pinar de repoblación	Matorral
Cobertura vegetal (%)	46	50	73	45	28
Temperatura (ºC)††	16.5	16.5	18	18.2	20.1
Precipitación (mm)††	315	315	358	302	277

* Capítulo de la memoria de tesis donde se presentan los resultados de experiencias realizadas en esta parcela.
† Valores medios ± desviación estándar (n = 10).
†† Datos referidos a las medias anuales en la estación meteorológica más cercana: Relleu (38º 35´N, 0º 21´W, 429 m de altitud) para la parcela de Aguas; San Juan (38º 24´N, 0º 26´ W, 40 m de altitud) para las parcelas de Campello, Ballestera, Hotel y Marquesa; Alicante (38º 21´N, 0º 30´W, 82 m de altitud) para la parcela Orgegia, Agost (38º 26´N, 0º 38´W, 376 m de altitud) para la parcela Xirau; Sax (38º 32´N, 0º 49´W, 505 m de altitud) para las parcelas La Cueva, Colominas y La Torre y Crevillente (38º13´N, 0º46´W, 41 m de altitud) para la parcela Crevillente. Los datos climáticos para la estación de Sax provienen de Maestre (2000), los del resto de estaciones proceden de Pérez Cueva (1994).

II.2. Geología

La zona de estudio se encuentra en la porción peninsular más oriental del conjunto de las Cordilleras Béticas, en la Zona Prebética. En función de sus características estratigráficas y tectónicas, se distinguen los dominios Prebético Meridional y Sub-bético Interno, cuyo límite vendría definido por una línea imaginaria que pasase por el norte de las ciudades de Crevillente y Elche (Sanchís et al. 1990). El primero alberga, entre otras zonas, a las comarcas de l´Alacantí y el Alto Vinalopó. En este dominio, el Eoceno y el Oligoceno adquieren un importante desarrollo, siendo las calizas y margas las litologías dominantes. Su estructura se

caracteriza por presentar numerosos pliegues cabalgados fundamentalmente hacia el norte. El Subbético Interno se sitúa al zona sur de la zona de estudio. Desde el punto de vista estructural, es destacable la presencia de la falla septentrional Crevillente-Elche, que promueve la aparición de una elevada actividad sísmica en la zona. El Cuaternario, de origen aluvial, tiene en este dominio una potencia superior a 300 m y está constituido por gravas, arcillas y margas de distribución muy heterogénea.

Las parcelas situadas en la comarca de l´Alacantí se encuentran en una zona de relieve marcadamente heterogéneo, destacando entre las distintas formaciones montañosas existentes el Caveçó d´Or (1208 m de altitud), en cuyas estribaciones se encuentran las parcelas Campello y Aguas. La Sierra de la Ballestera (302 m de altitud), alberga a las parcelas Ballestera, Hotel y Marquesa. La litología existente en estos lugares corresponde a una alternancia de calizas y margas de origen Cretácico. Orgegia se encuentra situada en las Lomas de Orgegia, conjunto de pequeños macizos que no superan los 120 m de altura cuyo material predominante son las calizas y calcarenitas bioclásticas de origen Terciario. Xirau se encuentra en los alrededores de la Sierra de los Tajos y presenta una litología formada por calcarenitas de Orbitolinas de origen Cretácico (IGME 1978a, 1978b).

Las parcelas situadas en el término municipal de Sax se encuentran situadas en los alrededores de la Peña Rubia, macizo que alcanza una altura de 950 m en su punto más alto. La litología está formada por calizas y dolomías eocenas (IGME 1978c). Por su parte, Crevillente se encuentra en la vertiente sur de la Sierra de Crevillente (835 m de altitud), en una zona de donde la litología está formada fundamentalmente por conglomerados y arcillas de origen cuaternario.

II.3. Condiciones climáticas

Si se sigue la clasificación propuesta por Rivas Martínez (1996), el clima de las parcelas experimentales es Mediterráneo xérico-oceánico, caracterizado por presentar un ombrotipo semiárido y termotipos termo y mesomediterráneo. Las precipitaciones medias anuales están comprendidas entre 220 y 388 mm, mientras que las temperaturas medias anuales oscilan entre los 16 y los 20 ºC (Figura II.2), con medias de las máximas estivales y mínimas invernales que oscilan entre los 18-31ºC y los 3-7ºC respectivamente. El régimen de precipitaciones se caracteriza en todos los casos por la presencia de una acusada sequía estival, con menos del 15 % del total de la precipitación anual, así como por una gran

irregularidad interanual, con más del 60 % de años con valores de precipitación inferiores a la media (Pérez Cueva 1994). El termotipo es mesomediterráneo para las parcelas situadas en el término municipal de Sax, y termomediterráneo para el resto.

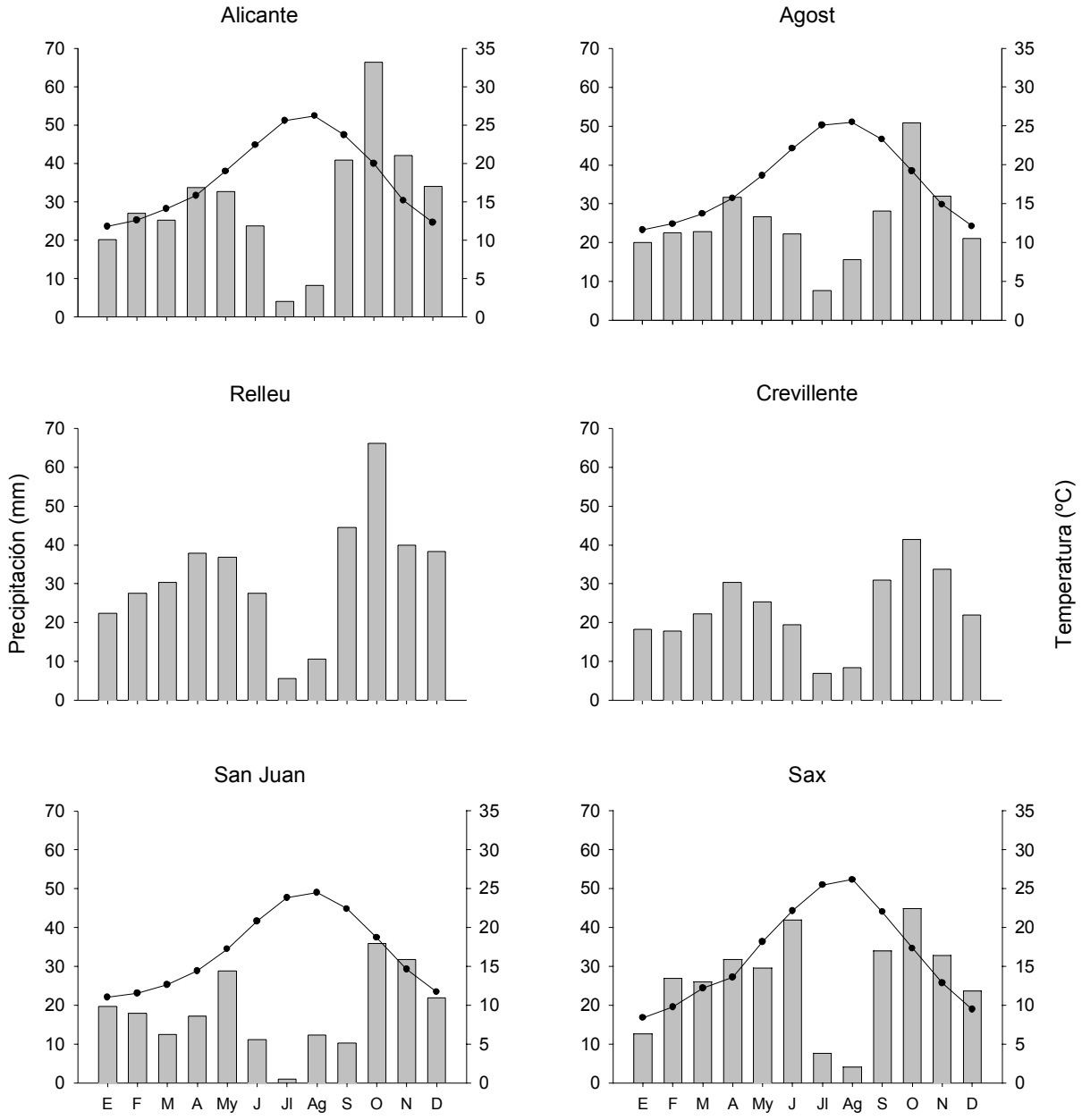


Figura II.2. Diagramas termopluviométricos para las principales estaciones meteorológicas incluidas en la zona de estudio (Fuente: Pérez Cueva 1994, Maestre 2000). Las coordenadas y altitud de estas estaciones se encuentran en la Tabla II.1.

Si se sitúan dentro de los distintos sectores climáticos descritos en la Comunidad Valenciana (Armengot & Pérez 1990), las parcelas experimentales de La Torre, La Cueva y Colominas se encuadran dentro del sector de la comarca de Villena o clima de la vertiente

seca del Macizo de Alcoy. Esta zona se caracteriza por presentar una distribución estacional de las precipitaciones con un máximo primaveral. La bajada de temperaturas respecto a los sectores costeros adyacentes propicia elevados índices de continentalidad, produciéndose también con frecuencia fenómenos característicos de la Meseta inferior como las heladas invernales y las nieblas de irradiación. El resto de parcelas se encuadran dentro del sector semiárido o clima del Sur de la Marina y Llanos Meridionales, caracterizado por una clara influencia del Mediterráneo que suaviza de las temperaturas. Las precipitaciones siguen un ritmo otoño-invierno-primavera-verano. En este sector, el relieve bético actúa de barrera a la entrada de perturbaciones procedentes del NE y del SO, quedando relegadas a las de componente SE que, en ocasiones, lleva asociadas fenómenos de "gota fría" que descargan grandes cantidades de precipitación en cortos intervalos de tiempo (Armengot & Pérez 1990).

II.4. Suelos

BIBLIOTECA VIRTUAL

Siguiendo la nomenclatura propuesta por *Soil Taxonomy* (Soil Survey Staff 1994), los suelos de las zonas de estudio se encuadran dentro del subgrupo *Lithic Calciorthid*. Si se considera la nomenclatura de la FAO (1988), éstos se encuentran dentro de la subunidad cambisol calcárico. Estos suelos se caracterizan por presentar poco espesor, un horizonte subsuperficial cálcico y un régimen de humedad arídico (Varios Autores 1995b).

En todas las parcelas los suelos mostraron un contenido elevado en carbonatos (> 59 %) y valores moderadamente altos de pH (> 8). Los contenidos de materia orgánica oscilaron entre 15 y 28 $mg \cdot g^{-1}$, mientras que los de nitrógeno total lo hicieron entre 1.4 y 2.4 $mg \cdot g^{-1}$. En la mayor parte de parcelas apenas se encontraron horizontes orgánicos bien desarrollados, salvo debajo de la copa de los individuos de *P. halepensis* y en la vecindad de las macollas de *S. tenacissima*.

La superficie del suelo en las zonas sin vegetación se caracteriza por presentar costras físicas (Valentin 1994) y biológicas, constituida esta última por líquenes, musgos y cianofíceas (West 1990). La dominancia de un tipo u otro va a depender del estado de degradación y de la precipitación. Así, en Colominas, La Torre, La Cueva, Aguas y Orgegia dominan las costras biológicas, mientras que en el resto lo hacen las físicas. Otras propiedades superficiales, como la presencia de turrícolas –restos en superficie de la actividad de las lombrices de tierra–, son especialmente frecuentes en las zonas de espartal y pinar, fundamentalmente en las parcelas Aguas, Colominas y Orgegia.

II.5. Vegetación

Desde el punto de vista biogeográfico, y siguiendo la clasificación propuesta por Rivas Martínez (1987), las parcelas situadas en el término municipal de Sax estarían encuadradas dentro de la Provincia Catalano-Valenciano-Provenzal, Sector Setabense y Subsector Ayorano-Villenense. El resto se localizan dentro de la Provincia Murciano-Almeriense, Sector Alicantino-Murciano y Subsector Alicantino.

II.5.1 Parcelas de espartal

Según la tipología propuesta por Rivas Martínez (1987), la vegetación potencial en las parcelas presentes en la zona de l´Alacantí corresponde a un espinar de la serie termomediterránea superior murciano-almeriense, semiárida del lentisco (*Chamaeropo-rhamnetum lycioidis*), mientras que en las situadas en el término municipal de Sax es un matorral de la serie mesomediterránea aragonesa, valenciano-tarraconense, setabense, manchego-murciana y murciano-almeriense semiárida seca inferior de la coscoja (*Rhamno lycioidis-Querceto cocciferae*). En todos los casos la vegetación actual consiste en un espartal perteneciente a la asociación *Lapiedro Martinezii-Stipetum tenacissimae* Rivas Martínez & Alcaraz (Figura II.3, Tabla II.2), formación que encuentra su desarrollo óptimo en zonas termomediterráneas peninsulares bajo ombroclimas seco y semiárido (Vicedo & De la Torre 1997). En las parcelas situadas en l´Alacantí aparecen táxones indicadores de este piso termoclimático como *Osyris lanceolata*, *Lapiedra martinezii*, *Thymelaea hirsuta*, *Ceratonia siliqua* y *Asparagus horridus*. *Stipa tenacissima* se encuentra acompañada en estos lugares por distintas especies arbustivas y herbáceas, entre las que se encuentran *Brachypodium retusum*, *Rhamnus lycioides* subsp. *lycioides*, *Pistacia lentiscus*, *Globularia alypum*, *Anthyllis cytisoides* y *Coronilla minima* subsp. *lotoides*. En las parcelas situadas en el término municipal de Sax disminuye notablemente la presencia de táxones termomediterráneos, siendo destacable al respecto únicamente la presencia de *Asparagus horridus*. Junto a las especies arbustivas mencionadas anteriormente, aparecen otras de apetencias más mésicas, como *Erica multiflora* y *Juniperus phoenicea* subsp. *phoenicea*, siendo destacable también una mayor presencia de *Pinus halepensis*, observable de manera residual en las parcelas situadas en l´Alacantí (Tabla II.2).

Figura II.3. Aspecto de algunas de las parcelas de espartal utilizadas. De izquierda a derecha y de arriba abajo: Aguas, Campello, Marquesa y Ballestera.

II.4.2. Parcelas de pinar

La vegetación potencial en estas zonas consiste en un espinar de la serie *Chamaeropo-rhamnetum lycioidis* (Rivas Martínez 1987). La vegetación actual consiste en repoblaciones de *Pinus halepensis* realizadas al comienzo de la década de los 70 (Figura II.4, Tabla II.3). Las repoblaciones se efectuaron mediante la técnica de subsolado lineal, presentando una distancia entre filas para las parcelas de Orgegia y Xirau de 5.6 ± 0.4 m y 4.8 ± 0.6 m, y una distancia entre árboles dentro de cada fila de 3.8 ±1.8 m y 2.3 ± 1.3 m respectivamente (media ± desviación estándar, n = 12). Los pinos presentan en la mayor parte de los casos un escaso desarrollo y tienen una altura inferior a los 4 m. Numerosos árboles presentan síntomas de haber sufrido los efectos de la procesionaria del pino (*Thaumetopea pityocampa* Schiff.). La vegetación natural está constituida por ejemplares dispersos de arbustos como *Anthyllis*

cytisoides, *Globularia alypum* y *Thymelaea hirsuta*. En Orgegia existen numerosas especies consideradas nitrófilas, entre las que destacan por su cobertura *Asphodelus fistulosus*, *Asteriscus maritimum* y *Moricandia arvensis*. Debajo de la copa de los pinos, la vegetación está formada casi en exclusiva por *Brachypodium retusum*, que forma una densa corona que raramente se extiende más allá de la proyección de copa de los árboles, tal como se ha descrito en pinares no procedentes de repoblación situados en zonas semiáridas de Alicante (Bautista 1999).

Tabla II.2. Inventarios de la asociación *Lapiedro Martinezii-Stipetum tenacissimae* levantados en las parcelas experimentales situadas en zonas de espartal el 22 de abril de 1999 (Aguas, Campello y Ballestera) y 24 de febrero de 2002 (Colominas, La Torre y La Cueva). Los números y símbolos indican la cobertura de cada especie conforme a la escala de Braun-Blanquet (1979; - = especie ausente, + = especie rara, 1 = 1-5 %, 2 = 6-25 %, 3 = 26-50 %, 4 = 51-75 %, 5 = 76-100 %).

Parcela	Aguas	Campello	Ballestera	Colominas	La Torre	La Cueva
Altitud (m)	460	380	140	640	619	625
Superficie (m^2)	100	100	100	50	50	50
Stipa tenacissima	3	3	3	3	3	3
Sedum sediforme	-	+	+	-		+
Brachypodium retusum	3	2	2	+	1	+
Lapiedra martinezii	+	+	1	-	-	-
Ruta angustifolia	1	1	1	-	-	-
Phagnalon saxatile	+	-	+	-	-	-
Helictotrichon filifolium	-	+	-	-	-	-
Dactylis hispanica	-	-	+	-	-	-
Quercus coccifera	-	-	-	-	+	1
Juniperus oxycedrus	-	-	-	1	1	2
Ulex parviflorus	-	-	-	-	1	-
Cistus albidus	-	-	-	-	-	2
Cistus clusii	-	-	-	2	-	2
Erica multiflora	-	-	-	-	1	-
Pinus halepensis	+	-	-	-	2	2
Pistacia lentiscus	-	+	+	-	-	1
Rhamnus lycioides	+	+	+	-	+	1
Rosmarinus officinalis	-	-	-	2	2	2
Asparagus horridus	1	+	+	-	-	+
Fumana thymifolia	1	+	+	1	1	+
Fumana ericoides	1	+	+	1	1	-
Dorycnium pentaphyllum	-	-	-	-	1	-
Helianthemum violaceum	-	-	-	1	-	-
Globularia alypum	2	+	+	+	1	+
Argyrolobium zanonii	-	-	-	-	-	1
Helichrysum stoechas	1	-	+	-	-	-
Osyris quadripartita	+	-	-	-	-	-
Coronilla minima subsp. *lotoides*	1	+	1	-	-	-
Thymus vulgaris	1	-	+	2		1
Thymus moroderi	1	-	-	-	-	-
Teucrium carolipaui	1	-	+	-		+
Teucrium capitatum subsp. *gracillinum*	1	+	-	1	1	+
Ephedra fragilis	+	-	-	-	-	-
Anthyllis cytisoides	2	1	+	-	-	1

Figura II.4. Aspecto de las parcelas Orgegia (derecha) y Xirau (izquierda).

Tabla II.3. Inventarios levantados el 21 de febrero de 2002 en las parcelas experimentales situadas en los pinares de repoblación. Los números y símbolos indican la cobertura de cada especie conforme a la escala de Braun-Blanquet (1979; - = especie ausente, + = especie rara, 1 = 1-5 %, 2 = 6-25 %, 3 = 26-50 %, 4 = 51-75 %, 5 = 76-100 %).

Parcela	Orgegia	Xirau
Altitud (m)	460	380
Superficie (m^2)	50	50
Pinus halepensis	3	3
Stipa tenacissima	+	-
Sedum sediforme	1	-
Brachypodium retusum	3	2
Ruta angustifolia	1	1
Phagnalon ruprestre	1	-
Helictotrichon filifolium	+	-
Asphodelus fistulosus	1	-
Asparagus horridus	2	1
Carrichtera annua	1	1
Atractylis humilis	+	-
Globularia alypum	1	-
Anthyllis terniflora	1	-
Thymalaea hirsuta	1	-
Asteriscus maritimum	2	-
Helianthemum violaceum	1	1
Fagonia cretica	2	1
Sideritis leucantha	1	-
Artemisia herba-alba	+	-

II.4.3. Parcelas de matorral degradado

La vegetación potencial en la parcela de Crevillente consiste en un espinar de la serie *Chamaeropo-rhamnetum lycioidis* (Rivas Martínez 1987). La vegetación actual está formada por un tomillar de escasa cobertura, inferior al 30 %, perteneciente a la asociación *Stipo tenacissimae-Sideritidetum leucanthae* O. Bolòs 1957 subass. *teucrietosum carolipaui* (Figura

II.4). Un inventario levantado el 26 de abril de 2002 presentó la siguiente combinación florística (130 m de altitud, 80 m^2 de superficie, los números y símbolos indican la cobertura de cada especie conforme a la escala de Braun-Blanquet [1979]): *Fagonia cretica* 2, *Sideritis leucantha* 2, *Teucrium carolipaui* +, *Teucrium capitatum* +, *Helianthemum violaceum* +, *Helianthemum pilosum* +, *Fumana ericoides* 1, *Anthyllis cytisoides* +, *Thymus vulgaris* 1, *Pinus halepensis* +, *Globularia alypum* +, *Thymus moroderi* 1, *Teucrium capitatum* subsp. *gracillinum* +, *Reichardia tingitana* 1, *Mathiola fruticulosa* 1, *Diplotaxis lagascana* 1, *Carrichtera annua* +, *Atractylis humilis* +, *Thymelaea hirsuta* +, *Phagnalon rupestre* 1, *Poa annua* subsp. *annua* +, *Echium creticum* subsp. *coincyanum* 1, *Asphodelus fistulosus* +, *Stipa tenacissima* +, *Plantago lagopus* +, *Anagallis arvensis* +, *Piptatherum miliaceum subsp. miliaceum* 1, *Hippocrepis ciliata* +.

Figura II.5. Aspecto general de la vegetación en la parcela Crevillente.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Bloque I

Análisis del patrón espacial de la vegetación y las propiedades edáficas superficiales en espartales semiáridos

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Capítulo 1

Patrones de distribución de la vegetación en espartales semiáridos. Caracterización utilizando distintos métodos de análisis espacial y mallas de muestreo

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

1.1 Introducción

1.1.1. Análisis espacial de la vegetación

En la naturaleza los organismos viven en hábitats que son altamente heterogéneos en el espacio y el tiempo (Stewart et al. 2000). Esta heterogeneidad promueve que rara vez se distribuyan de manera aleatoria o regular, siendo frecuente encontrar disposiciones agregadas o en forma de gradientes, ya sean lineales o no (Legendre & Fortin 1989). Ya durante la primera mitad del siglo XX quedó establecido que la distribución de las plantas en el espacio no es aleatoria (Blackman 1935, Claphan 1936, Watt 1947, Ashby 1948, Withford 1949). El patrón espacial de la vegetación influye las interacciones planta-planta (Schmida & Whittaker 1981, McAuliffe 1984), planta-animal (Usher et al. 1982, Wiens & Milne 1989, Doak et al. 1992) y animal-animal (Kareiva 1987), por lo que juega un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas. Así pues, no es de extrañar que su análisis haya ocupado un lugar preferente dentro de la ecología vegetal, tal como lo demuestra tanto el elevado número de estudios publicados sobre esta temática como la multitud de herramientas estadísticas desarrolladas para este fin (véanse Greig-Smith 1983 y Dale 1999 para una completa revisión sobre el tema).

El patrón espacial de la vegetación está determinado por numerosos procesos que actúan de manera simultánea. Entre ellos se encuentran los recursos edáficos (Hook et al. 1991, Meredieu et al. 1996, Ehrenfeld et al. 1997), las interacciones competitivas y facilitativas (Callaway 1995, Pacala et al. 1996, Rees et al. 1996, Martens et al. 1997), los patrones de dispersión de las semillas (Lechowicz & Bell 1991) y la presencia de microambientes adecuados para la germinación (Harper et al. 1965, Huenneke & Sharitz 1986), así como fenómenos de naturaleza aleatoria (Halpern 1988). El establecimiento del papel que estos procesos tienen en los patrones espaciales de la vegetación observados en el campo ha sido una de las principales preocupaciones de los ecólogos vegetales durante las últimas décadas (Greigh-Smith 1983, Dale 1999, Terradas 2001). Si bien el análisis espacial por sí mismo no permite determinar qué proceso está originando la distribución en el espacio de una especie o comunidad, puede proporcionar información valiosa relativa a los posibles factores causales y puede contribuir a generar hipótesis sobre los procesos que han sido importantes en su génesis (Pielou 1961, Ford & Renshaw 1984, Shipley & Keddy 1987, Silvertown & Wilson 1994).

Durante las últimas décadas se han desarrollado numerosas técnicas para describir cuantitativamente el patrón espacial de especies y comunidades vegetales. Entre los métodos más utilizados se encuentran el análisis de la varianza asociada al tamaño de bloque o distancia entre puntos (Greig-Smith 1983, Dale & MacIsaac 1989, Dale & Blundon, 1990), las funciones de densidad como la *K* de Ripley (Duncan 1991, Haase 1995, Haase 2001, Haase et al. 1996, 1997), el análisis espectral (Renshaw 1997, Couteron 2001) y los métodos basados en la autocorrelación (Bellehumeur et al. 1997, Jonsson & Moen 1998). Junto a la utilización de un método analítico apropiado, un aspecto de vital importancia a la hora de estudiar el patrón espacial de cualquier fenómeno ecológico, y de la vegetación en particular, es la escala de observación (Wiens 1989, Levin 1992, Wilson et al. 1998). La detección e interpretación de los patrones espaciales que se observan en la realidad se encuentran fuertemente influidos por ella (Ver Hoef et al. 1989, Levin 1992), por lo que el uso de una escala que permita evaluar correctamente el fenómeno objeto de estudio es un aspecto fundamental a la hora de realizar un análisis espacial (Cooper et al. 1998). Cuando ésta no se conoce de antemano, y no se dispone de un conocimiento detallado sobre las características morfológicas y ecológicas de la especie o comunidad de interés, la utilización de varias escalas de observación es una estrategia frecuentemente recomendada a la hora de caracterizar el patrón espacial de la vegetación (Bellehumeur et al. 1997, Wallinga et al. 1998, Legendre & Legendre 1998, Rietkerk et al. 2002).

En los ambientes sometidos a condiciones de estrés, como las zonas áridas y semiáridas las plantas ejercen una notable influencia sobre la distribución de los recursos edáficos y el microclima que puede modificar la distribución espacial de individuos de la misma o de otras especies (Callaway & Pugnaire 1999). Es por ello que su análisis puede suponer un primer paso para identificar la presencia de interacciones como la competencia y la facilitación (Callaway 1995, Coomes et al. 1999), siendo numerosos los estudios que, teniendo como objetivo evaluar las interacciones bióticas entre especies diferentes o entre individuos pertenecientes a la misma especie y a diferentes clases de edad en zonas áridas y semiáridas, han utilizado técnicas de análisis espacial (e. g. Barbour 1969, Anderson 1971, Wright & Howe 1987, Miriti et al. 1998, Martens et al. 1997).

1.1.2. Análisis espacial de la vegetación perenne en espartales

Una de las especies más importantes en la cuenca mediterránea es el esparto o atocha (*Stipa tenacissima*), gramínea (Familia *Poaceae*) perenne que forma grandes macollas que

van adquiriendo forma de corona con el paso de los años. Se desarrolla en suelos pobres, pedregosos, limosos o arcillosos con escasa precipitación, generalmente inferior a 400 mm anuales, bajo una amplia gama de temperaturas (Costa 1973, Alcaraz 1984). Si bien su productividad aumenta con la mejora de las condiciones edáficas y la precipitación (Nedjraoui & Touffet 1994), no es capaz de competir con otras especies arbustivas y arbóreas mediterráneas en estas condiciones, de ahí que su distribución quede relegada a zonas de difícil colonización para aquellas.

Stipa tenacissima forma comunidades denominadas espartales o atochales, donde es la especie dominante. Los espartales se distribuyen de manera natural por el Mediterráneo Occidental, y más concretamente en el Noroeste de África –donde ocupa entre 60000 y 80000 km^2 (Le Houérou 1986)–, la Península Ibérica –donde se extiende por unos 4000 km^2 (Ministerio de Medio Ambiente 1999)– y las Islas Baleares. En la Península Ibérica, estas formaciones predominan en su cuadrante sudoriental, parte de la Depresión del Ebro, La Mancha, Murcia y Andalucía oriental, presentándose localmente en Huelva, Sevilla y Tarragona (Barber et al. 1997). Dentro de la Comunidad Valenciana, su distribución va a estar condicionada por la precipitación, presentándose fundamentalmente en las zonas de ombroclima semiárido. Así, resulta especialmente abundante en las comarcas del Bajo Segura, El Bajo y Medio Vinalopó, l´Alacantí, buena parte del Alto Vinalopó, el sudoeste de l´Alcoià, la zona centro del Valle de Cofrentes, el sur de la Plana de Utiel y la zona central del Camp de Túria (Figura 1.1).

A su actual abundancia probablemente ha contribuido el uso histórico de esta especie. Los pobladores de la Península Ibérica y del norte de África han utilizado la fibra de *S. tenacissima* para la fabricación de pasta de papel, cuerdas y los más variados utensilios –que incluyen zapatos, cestas, redes de pesca, costales, serones, espuertas y capachos para el presado de la uva y la aceituna– desde la prehistoria (Barber et al. 1997, Costa 1999). Así, se han encontrado restos de útiles fabricados con este material en la Comunidad Valenciana que datan del Neolítico (3000 A. C., Gil Mascarell et al. 1991). La recolección de esta especie en España tiene una gran tradición histórica, pero ha sido especialmente importante en el siglo XX –fundamentalmente entre 1940 y 1960– ya que se pensaba en aquel momento que era una solución para proporcionar trabajo en comarcas rurales deprimidas durante la posguerra española (Barber et al. 1997). Debido a sus usos, el hombre ha beneficiado la expansión de *S. tenacissima*, cultivándola en ocasiones –mediante la plantación de porciones de las macollas durante el otoño–, estimulando su crecimiento –por medio del entresacado de las matas y la

eliminación de las hojas muertas– y eliminando aquellas especies que competían con ella por el agua y los nutrientes mediante quemas repetidas, que se realizaban cada 4 ó 5 años (Suárez et al. 1991, Yanes 1993, Barber et al. 1997). No obstante, los flujos migratorios hacia las ciudades que comenzaron en la década de los sesenta, la irrupción de las fibras sintéticas y la pérdida de parte de sus antiguas prestaciones han hecho que la superficie y producción de *S. tenacissima* hayan caído de manera drástica en las últimas décadas. Así, los espartales ocupan en la actualidad en España unas 409000 ha –en 1968 habían 684000 ha–, mientras que el aprovechamiento se ha reducido de 40757 Tm en 1969 a 89 Tm en 1994 (Ministerio de Medio Ambiente 1999).

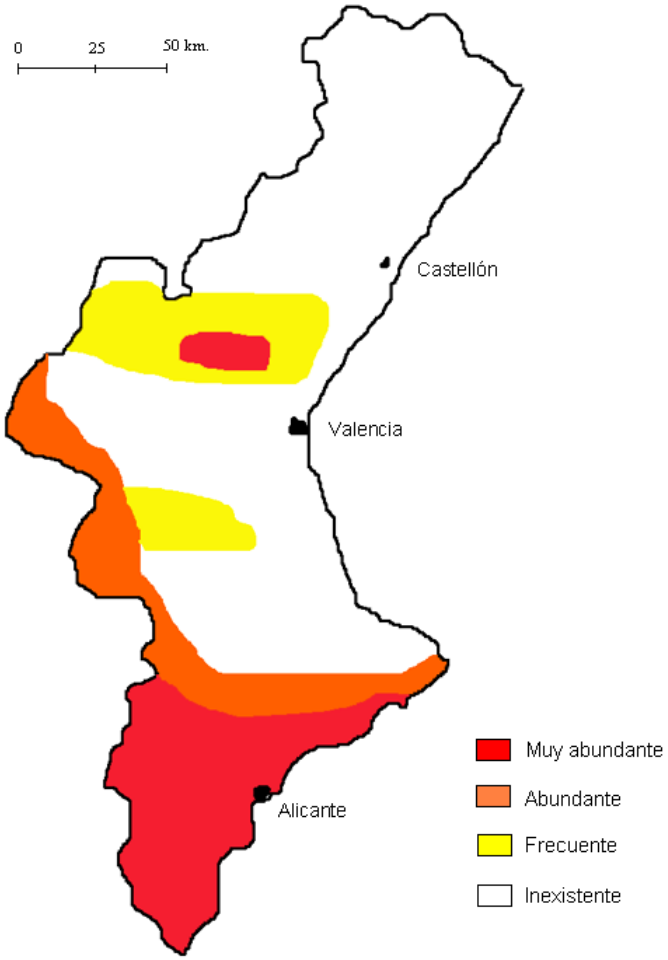


Figura 1.1. Distribución actual del esparto en la Comunidad Valenciana (adaptada de Barber et al. 1997).

Diversos estudios realizados durante la última década en espartales del este y sudeste peninsular han puesto de manifiesto cómo el patrón espacial de *S. tenacissima* influye de manera notable en el funcionamiento y dinámica de estos ecosistemas. El establecimiento y

desarrollo de los individuos de esta especie propicia la aparición de variaciones locales en la infiltración (Cerdà 1997, Cammeraat & Imeson 1999), contribuyendo a la formación en zonas de cierta pendiente de un patrón fuente-sumidero de agua y sedimentos desde las zonas sin vegetación hacia las macollas de *S. tenacissima* (Sánchez & Puigdefábregas 1994, Puigdefábregas & Sánchez 1996). Esta dinámica origina que la deposición de sedimentos en los espartales se produzca principalmente en la zona superior de las macollas de *S. tenacissima*, provocando la aparición de una pequeña terraza que modifica la topografía y el ángulo de la pendiente en este lugar (Sánchez & Puigdefábregas 1994). El suelo existente en estas terrazas se caracteriza por presentar una menor compactación (Bochet et al. 1999), mayores contenidos de humedad después de una lluvia (Puigdefábregas & Sánchez 1996) y de materia orgánica (Sánchez 1995, Puigdefábregas & Sánchez 1996, Gauquelin et al. 1996, 1998), un mayor número propágulos micorrízicos (J. M. Barea, comunicación personal) y valores mayores del cociente C:N (Martínez-Sánchez et al. 1994, Sánchez 1995) que los espacios desnudos contiguos. Junto con estas modificaciones edáficas, la sombra producida por esta especie reduce la radiación y temperatura en comparación con las zonas sin vegetación (Sánchez 1995).

Todos estos cambios pueden afectar al desarrollo de otras especies. Así, Sánchez (1995) observa la existencia de mayor cobertura de herbáceas en los primeros 0-10 cm de distancia a las macollas de *S. tenacissima* y García-Fayos & Gasque (en prensa) detectan una asociación significativa entre distintas especies arbustivas y la terraza que se forma en los alrededores de esta especie. Por su parte, Martínez-Sánchez et al. (1994) describen la presencia de numerosas especies de líquenes y musgos en el microambiente creado por *S. tenacissima* que no se encuentran en las superficies desnudas adyacentes.

A pesar del importante papel que la distribución de *S. tenacissima* juega en el funcionamiento y dinámica de los espartales semiáridos, el análisis espacial de la vegetación en estos ambientes ha sido abordado en pocos estudios (Puigdefábregas & Sánchez 1996, García-Fayos & Gasque [en prensa]) y no se dispone de trabajos previos en los que se hayan estudiado las interacciones entre *S. tenacissima* y otras especies perennes presentes en estas formaciones esteparias utilizando técnicas de análisis espacial. Este tipo de estudios permiten profundizar en el conocimiento sobre las interacciones bióticas que tienen lugar en estos ecosistemas. Asimismo, la información obtenida puede utilizarse para diseñar experiencias encaminadas a esclarecer los mecanismos implicados en la generación de los patrones observados, así como actividades de restauración basadas en la imitación de los patrones de distribución natural de las especies (Brooks & Merenlender 2001).

1.1.3. Hipótesis experimental y objetivos

En el presente capítulo se analiza el patrón espacial de la vegetación perenne en espartales semiáridos de la provincia de Alicante. Para ello se utilizan tres técnicas de análisis espacial han sido escasamente ensayadas o se ensayan por primera vez para el estudio de la vegetación: análisis geoestadístico utilizando un modelo lineal de corregionalización (Goovaerts 1992, Goovaerts & Webster 1994), análisis basado en la distribución acumulada del tamaño de las manchas de vegetación y sus probabilidades de transición (Burguess & Webster 1984, 1986) y análisis espacial basado en índices de distancia (denominado en lo sucesivo como SADIE[2], Perry 1998, Perry et al. 1999).

La hipótesis principal que se maneja en el presente capítulo es que el patrón espacial de *S. tenacissima* determina el del resto de las especies presentes. Se parte de la suposición de que los cambios en las condiciones microambientales ocasionados por *S. tenacissima* facilitan la instalación y el desarrollo de otras especies en el área de influencia de las macollas. Se espera encontrar asociaciones positivas entre los patrones de los distintos componentes perennes de la vegetación en los espartales, especialmente entre *S. tenacissima* y cada una de las principales especies presentes. La atribución de un papel determinante al patrón de *S. tenacissima* se justifica por su dominancia en la comunidad y por haber estado favorecida frente a las demás especies en los periodos donde fue explotada y cultivada. Los objetivos de este trabajo son los siguientes:

1) Analizar el patrón espacial de las principales especies presentes en los espartales semiáridos evaluados.
2) Evaluar la covariación conjunta entre pares de especies dentro de estas comunidades.
3) Discutir la idoneidad de las técnicas de análisis espacial utilizadas.

[2] Siglas derivadas de su denominación inglesa, “Spatial Analysis by Distance IndicEs”.

1.2. Materiales y métodos

1.2.1. Método de Burguess & Webster

Si se representa la vegetación de las zonas semiáridas mediante un mapa en dos dimensiones o con una fotografía aérea tomada a cierta distancia, las distintas especies ocupan áreas de territorio mutuamente excluyentes. Las manchas de una pueden estar en contacto con las de otra o estar rodeadas por suelo desnudo total o parcialmente, que a su vez aparece como otro grupo de manchas mutuamente excluyentes. El conjunto de manchas vegetadas y suelo desnudo origina un mosaico que puede ser caracterizado mediante dos atributos principales, su tamaño y posición relativa (Aguiar & Sala 1999).

Una técnica adecuada para el análisis espacial de este tipo de vegetación es el método de Burgess & Webster (1984, 1986), desarrollado originalmente para estudiar la distribución espacial de los tipos de suelo dentro de un mapa bidimensional. Utilizando datos obtenidos a partir de transectos, esta técnica emplea la distribución acumulada de las distancias entre manchas y las probabilidades de transición, que definen la probabilidad existente de pasar de una mancha de una clase a otra, para caracterizar su tamaño y posición relativa respectivamente (Burguess & Webster 1984, Burrough 1986, Webster 2000).

1.2.1.1. Adquisición de datos

El método de Burguess & Webster se evaluó en Aguas, Marquesa y Hotel. En Aguas se utilizó como información básica un mapa digital de la vegetación obtenido en una parcela de 50 x 50 m durante la primavera de 1999 (Figura 1.2), mientras que en Marquesa y Hotel se utilizaron datos obtenidos directamente en el campo en parcelas de 25 x 25 m durante el otoño de 2000. Para cartografiar la vegetación en Aguas, la parcela de 50 x 50 m se dividió en cuadradados encajados de 5 y 1 m de lado. Dentro de cada cuadrado de 1 x 1 m se cartografiaron los doseles de todas las especies perennes presentes. Con el fin de evitar un excesivo número de clases, los caméfitos (*Fumana ericoides, Fumana thymifolia, Thymus vulgaris, Thymus moroderi, Teucrium carolipaui* y *Teucrium capitatum* subsp. *gracillinum*) fueron agrupados en una sola clase. Los mapas tomados en el campo se digitalizaron utilizando el software Adobe Photoshop 5.0 (Adobe Systems Inc., San José, USA). Una vez digitalizados se importaron a un sistema de información geográfica (SIG), el programa Idrisi

para Windows 2.0 (Eastman 1997). Para adquirir los datos necesarios, se establecieron transectos sobre el mapa digital (Aguas) o el terreno (Marquesa y Hotel). En todos los casos, se situaron 20 puntos al azar, a partir de los cuales se trazaron ocho transectos con direcciones crecientes en 22.5º (0º, 22.5º, 45º,....., 157.5º) y doce transectos con direcciones aleatorias. En estos transectos se registró la distancia entre dos bordes consecutivos y la especie (o el suelo desnudo) representada en cada mancha (Figura 1.3).

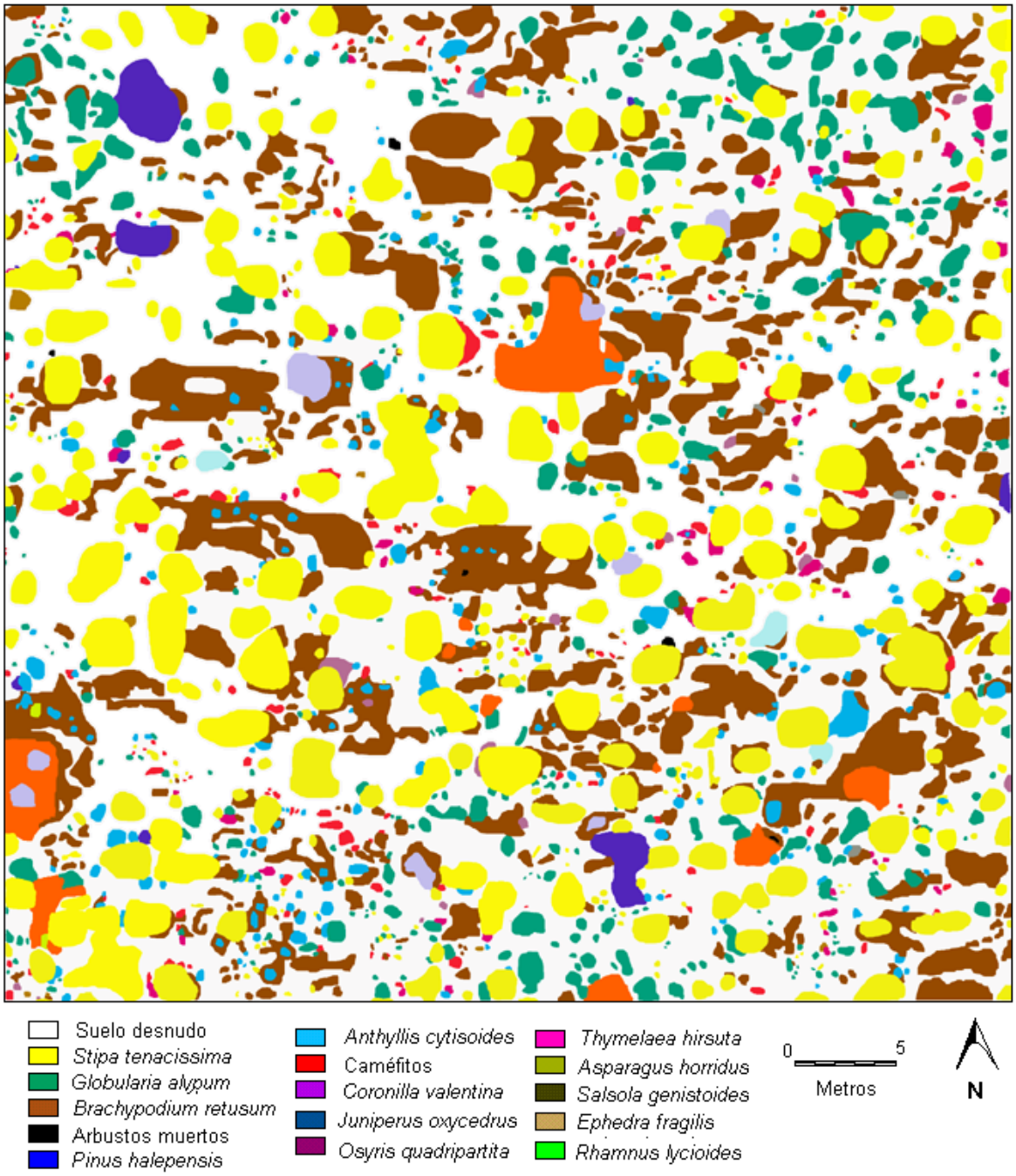


Figura 1.2. Mapa de la vegetación en una parcela de 50 x 50 m en Aguas, mostrando la distribución de las principales especies. La toma de datos se realizó durante la primavera de 1999.

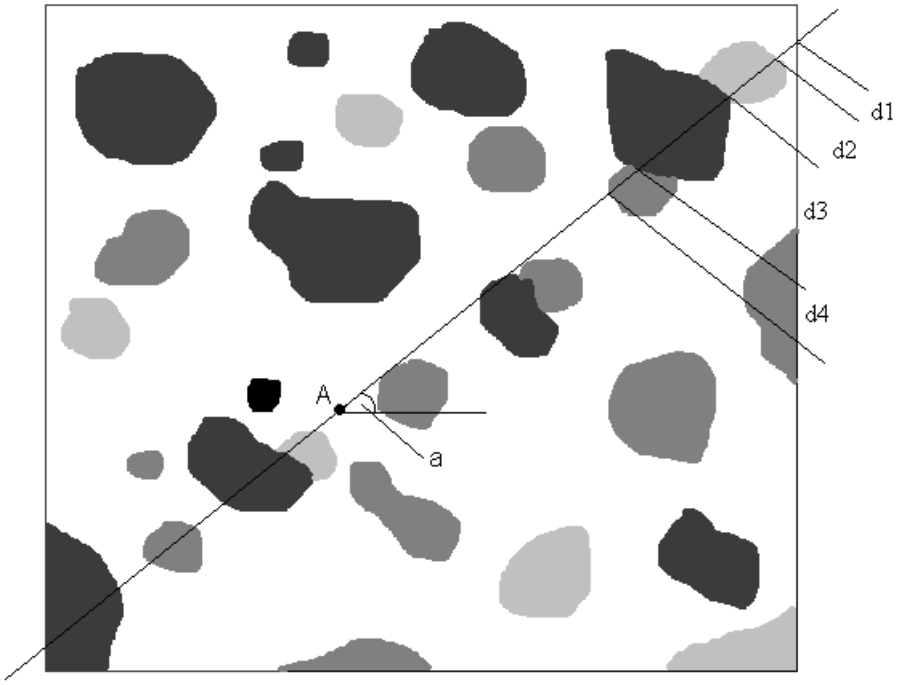


Figura 1.3. Representación esquemática de la adquisición de datos utilizando transectos. En un punto A, localizado al azar, se establece un transecto con dirección a, registrando las distancias entre bordes consecutivos de cada mancha (d1, d2, d3, d4), así como la especie.

1.2.1.2. Análisis estadístico

Para determinar la distribución del tamaño de las manchas vegetadas y de suelo desnudo, se obtuvo la distribución acumulada de las distancias entre bordes consecutivos. En el caso más sencillo puede ajustarse esta distribución (G) a una función exponencial:

$$G(x) = 1 - \exp(-\lambda x) \qquad (1.1)$$

donde x es la distancia y λ es la intensidad del proceso. La distancia media entre bordes sucesivos vendría dada por λ^{-1}. En la práctica se observa que este modelo no estima adecuadamente las distancias pequeñas en la mayor parte de los casos. Mientras que una función exponencial se caracteriza por presentar una primera derivada que decrece a un ritmo constante, las distribuciones observadas típicamente invierten su curvatura cerca del origen. Este comportamiento puede modelarse de una manera más adecuada utilizando una función gamma:

$$G(x) = \int_0^x \frac{\lambda(\lambda y)^{\alpha-1}}{\Gamma(\alpha)} \exp(-\lambda y) dy \qquad (1.2)$$

donde Γ (α) es una constante que otorga su nombre a la distribución. Esta constante se define mediante la siguiente integral:

$$\Gamma(\alpha) = \int_0^\infty y^{\alpha-1} \exp(-y) dy \qquad (1.3)$$

Si $\alpha = 1$ entonces la ecuación 1.2 se reduce a la 1.1, siendo la función exponencial un caso particular de la distribución gamma. El parámetro α describe la forma de la curva, especialmente cerca del origen. Si $\alpha < 1$, la función se incrementa de una manera más brusca desde este punto respecto a la curvatura descrita por una función exponencial.

La distribución exponencial se caracteriza por un único parámetro (λ), que se estima mediante la inversa de la distancia media entre dos bordes sucesivos. La media de la distribución gamma es α/λ, y su varianza es α/λ^2, que pueden obtenerse a partir de los datos como:

$$\alpha' = \frac{\bar{x}^2}{s^2} \qquad (1.4)$$

$$\lambda = \frac{\bar{x}}{s^2} \qquad (1.5)$$

donde $\bar{x}$ y s^2 son, respectivamente, la media y la varianza de los datos. En la práctica, ambos son pobres estimadores porque suelen estar basados en valores medios de funciones que en la mayor parte de los casos están sesgadas. Estimaciones usando el método de la máxima verosimilitud ("maximum likelihood") son más precisas, y pueden calcularse de una manera fiable cuando hay más de 20 observaciones disponibles. Este método, descrito con detalle en el Apéndice 1, es el que se ha seguido en este estudio.

Si la elongación de las manchas de vegetación se produce en alguna dirección (ϑ) preferencial, se dice que su patrón espacial es anisotrópico. Esta anisotropía puede ser tratada como geométrica, de modo que una transformación lineal del espacio geográfico puede hacer

el patrón isotrópico (Webster & Oliver 1990). La fórmula para realizar dicha transformación es la siguiente:

$$\Omega\ (\vartheta) = \sqrt{A^2\ \cos^2(\vartheta - \phi) + B^2\ \mathrm{sen}^2(\vartheta - \phi)} \qquad (1.6)$$

donde A y B son la distancia media entre bordes consecutivos en la dirección de máxima y mínima elongación respectivamente, y ϕ es el ángulo donde se produce la mayor elongación. Conforme la dirección cambia desde $-\pi$ hasta $+\pi$, Ω describe una elipse de parámetros A, B y ϕ. Éstos fueron ajustados iterativamente de forma que la suma de las diferencias al cuadrado entre los diámetros actuales (distancia media entre bordes consecutivos estimada por la función gamma, α / λ) y los del modelo ajustado fue mínima. El cociente B/A es una medida de la anisotropía presente en los datos. Si $B/A = 1$, las manchas tienen una forma circular, mientras que conforme disminuye esta relación, la elongación será mayor.

La segunda característica de interés que define el patrón espacial del mosaico es la distribución espacial de las manchas correspondientes a las diferentes especies y al suelo desnudo, que puede describirse de forma sencilla mediante sus probabilidades de transición. La probabilidad de transición entre una especie i y otra j, t_{ij}, se define como la probabilidad de que estando en una mancha de la especie i aparezca a continuación otra de la especie j. En general esta probabilidad difiere de la inversa, t_{ji}, ya que las dos especies no tienen necesariamente que compartir los mismos vecinos. Las probabilidades de transición entre la clase i y la clase j, t_{ij}, se calculan como:

$$t_{ij} = \frac{n_{ij}}{\sum_{j=1}^{k} n_{ij}} \qquad (1.7)$$

donde n_{ij} es el número de veces que la clase i ocurre junto a la j en los transectos y k es el número de clases presentes en el mapa. Este cálculo se repite para las k especies o clases, agrupándose los resultados en una matriz de transición, que representa cómo se asocian las diferentes manchas de vegetación y el suelo desnudo.

El cálculo de la distribución acumulada de las distancias entre bordes consecutivos y de las matrices de transición se realizó utilizando un programa escrito en Fortran 90 por el Dr. Richard Webster. Los ajustes de las funciones gamma y de las elipses que describen la

anisotropía se realizaron con el software Genstat para Windows 5th Edition (VSN International, Oxford, Reino Unido).

1.2.2. Análisis SADIE

SADIE es una herramienta de análisis espacial desarrollada en la última década por el Dr. Joe Perry y colaboradores en la Estación Experimental de Rothamsted, Reino Unido (Perry & Hewitt 1991, Perry et al. 1996, Perry 1995a, 1998, Perry et al. 1999). Este método fue inicialmente concebido para el análisis espacial de la distribución de poblaciones de insectos en campos de cultivo, cuyas características numéricas (datos recogidos en forma de conteos, elevado número de ceros en los muestreos, distribución de Poisson) hacían difícil la utilización de las técnicas disponibles hasta la fecha. Junto a su utilización en la caracterización de la distribución espacial de insectos (e. g. Perry 1995a, Winder et al. 1999, Holland et al. 1999, Ferguson et al. 2000, Korie et al. 2000), en los últimos años se ha aplicado con éxito en el análisis del patrón espacial de hongos patógenos de plantas (Turechek & Madden 1999), virus vegetales (Perry 1998), malas hierbas (Perry et al. 1995b), nematodos (Perry 1998, Perry et al. 1996) y plántulas de especies forestales (Bautista 1999).

Aunque fue desarrollado para el análisis de datos en una escala ordinal, SADIE puede utilizarse también con variables binarias (0/1) y continuas previamente categorizadas (Perry et al. 1999). Otras características de interés que presenta este método frente a otras aproximaciones existentes son el hecho de que tiene en cuenta la localización espacial de los datos (Perry 1998), éstos no necesitan seguir ninguna distribución determinada (Bell 1998), permite analizar el grado de asociación espacial entre distintas especies, y entre éstas y variables ambientales (Perry 1997, Winder et al. 2001) y los resultados obtenidos están condicionados únicamente por la heterogeneidad presente en los datos (Bell 1998). También permite evaluar los cambios temporales en la distribución espacial de una especie o variable ambiental (Korie et al. 2000, Winder et al. 2001).

1.2.2.1. Adquisición de datos

Para el análisis de la vegetación utilizando SADIE se empleó como fuente de datos el mapa presentado en la Figura 1.2. Para evaluar el efecto que el tamaño de la unidad de muestreo ("grain" *sensu* Wiens 1989) tiene en los resultados del análisis, se subdividió el mapa original mediante el SIG en cuadrados de 5 x 5, 2.5 x 2.5 y 1.25 x 1.25 m, dando lugar a

una malla regular con 100, 400 y 1600 puntos de muestreo respectivamente. Las tres mallas utilizadas se denominarán en lo sucesivo como 1 (5 x 5 m), 2 (2.5 x 2.5 m) y 3 (1.25 x 1.25 m). Para cada unidad de muestreo se calculó con el SIG la cobertura de las distintas especies, dividiendo la superficie ocupada por cada una de ellas por la superficie total del cuadrado. Del total de especies presentes en la parcela se utilizaron en este análisis *S. tenacissima*, *Globularia alypum*, *Brachypodium retusum*, *Anthyllis cytisoides* y los caméfitos, especies que en conjunto constituyen más del 90 % del total de cobertura. Previamente a su análisis espacial, los datos fueron categorizados en 10 categorías (deciles) utilizando el programa SPSS 9.0 para Windows (SPSS inc., Chicago, IL, USA). Dado que *resolución* ha sido empleado en Ecología como sinónimo del tamaño de la unidad de muestreo (Schneider 1994), ambos términos se utilizan indistintamente con el mismo significado a lo largo del presente capítulo.

BIBLIOTECA VIRTUAL

1.2.2.2. Análisis de los patrones espaciales individuales

SADIE calcula el patrón espacial de la variable objeto de estudio, la cobertura de cada especie en este caso, estimando el mínimo esfuerzo que sería necesario para obtener una distribución regular donde todas las unidades de muestreo tienen el mismo valor (Perry 1998). En la práctica, este esfuerzo equivale a la mínima distancia en el espacio, D, requerida para obtener dicha regularidad. Generalmente, cuanto mayor es D, mayor agregación espacial hay en los datos. El valor de D se obtiene utilizando un algoritmo de transporte empleado en la programación lineal (Kennington & Helgason 1980), que se basa en la existencia de flujos de individuos y fracciones de individuos desde unidades muestrales "donantes", que son aquellas con una cobertura superior a la media, hacia unidades muestrales "receptoras", que tienen una cobertura inferior a la media (Figura 1.4). Para evaluar estadísticamente si el patrón espacial de los datos difiere de la aleatoriedad, SADIE realiza un test de permutaciones. En esta prueba estadística, los valores de cobertura observados son distribuidos al azar entre los puntos de muestreo un determinado número de veces, usualmente varios cientos o miles, calculándose D con cada uno de estos cambios y obteniendo así su distribución de frecuencias. La división del valor observado de D por el valor medio obtenido a partir de las permutaciones produce un índice de agregación[3], I_a, que es utilizado para describir el patrón espacial de los datos (Perry 1998, Perry et al. 1999). Usualmente, los datos muestran una distribución agregada si $I_a > 1$,

[3] Traducción libre de "index of aggregation".

aleatoria si $I_a = 1$ y regular si $I_a < 1$ (Perry et al. 1999). Para establecer la significación estadística de D, se calcula la proporción de valores obtenidos en las permutaciones que son iguales o mayores que el valor observado (Legendre & Legendre 1998).

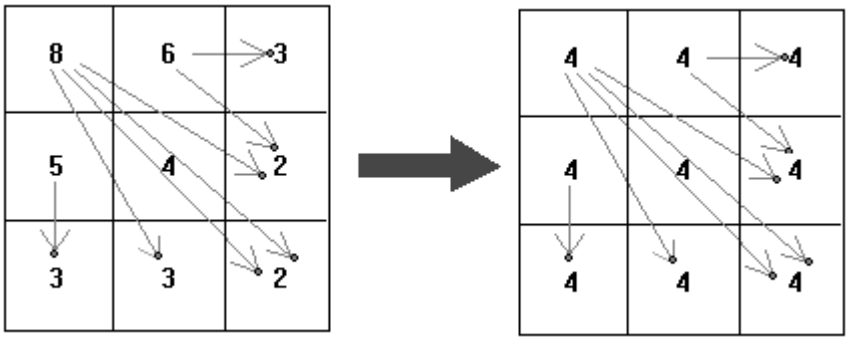


Figura 1.4. Obtención de la distancia a la regularidad (D) mediante el algoritmo de transporte utilizado por SADIE. En el gráfico de la izquierda se encuentra la disposición inicial de los valores de cobertura categorizados; en el de la derecha se muestra esta disposición una vez alcanzada la regularidad. SADIE estima los flujos (flechas entre celdas) que minimizan D, el esfuerzo mínimo requerido para pasar de la distribución original a una completamente regular. Véase el texto para los detalles, así como Perry et al. (1999) para una explicación detallada del método (Adaptado del *tutorial* de SADIE, obtenido en http://www.iacr.bbsrc.ac.uk/pie/sadie).

Aunque I_a proporciona una medida general del patrón espacial para un conjunto de datos, no recoge todas sus características. Así, no proporciona evidencia de si un punto de muestreo concreto que tiene un valor de cobertura elevado o bajo forma parte, respectivamente, de una mancha[4] (zona con cobertura superior a la media) o de un claro[5] (zona con cobertura inferior a la media), o si se distribuye al azar (Perry et al. 1999). Esta información se obtiene mediante el índice de agrupación[6] (v), que cuantifica el grado en el que cada unidad de muestreo contribuye al patrón espacial global de los datos, permitiendo a su vez delimitar espacialmente la presencia de manchas y claros. Para obtener v se procede de la siguiente manera. Si se considera una unidad A donante que tiene un flujo de unidades hacia n unidades receptoras, la distancia media de flujo, Y_A, se calcula como (nomenclatura y formulación conforme a Perry et al. 1999):

[4] Traducción libre de "patch".
[5] Traducción libre de "gap".
[6] Traducción libre de "index of clustering".

$$Y_A = \frac{\sum_n d_{AZ}\upsilon_{AZ}}{\sum_n \upsilon_{AZ}} \qquad (1.8)$$

donde υ_{AZ} es el flujo hacia la unidad receptora Z y d_{AZ} es la distancia de este flujo, $[(x_A\text{-}x_Z)^2 + (y_A\text{-}y_Z)^2]^{1/2}$, siendo x e y las coordenadas bidimensionales. Así pues, existe un valor de Y para cada una de las unidades donantes. Y_A es un buen indicador de la agregación porque tiende a ser más elevado para una unidad que forma parte de una mancha que para una que tiene un valor de cobertura elevado pero que está rodeada por unidades vecinas con valores bajos. No obstante, depende de la escala a la que las distancias son medidas, del valor de cobertura y de su localización respecto a otras unidades. Para tener en cuenta estas características, SADIE utiliza un índice de agregación adimensional, v, obtenido a partir de la siguiente relación:

$$v = \frac{Y_A - {}_oY}{{}_AY - {}_cY} \qquad (1.9)$$

donde Y_A es la distancia media de flujo descrita en la ecuación 1.8, ${}_cY$ representa la media de los valores de Y_A obtenidos al asignar el valor de A a otras unidades durante las permutaciones, ${}_AY$ es la media de los valores absolutos de Y_A obtenidos para cada uno de los valores numéricos que fueron asignados a la localización espacial de A durante las permutaciones e ${}_oY$ es la media de los valores de ${}_AY$ para cada una de las unidades de muestreo. Para las unidades receptoras, v se calcula de igual forma, con la convención de que es negativo en signo. Más detalles sobre los cálculos pueden encontrarse en el Apéndice 2 y en Perry et al. (1999).

Las unidades de muestreo situadas dentro de una mancha tienen valores de v (por convención v_i) elevados y positivos, mientras que, en aquellas ubicadas en un claro, éstos (por convención v_j) son elevados y negativos. La presencia de agrupaciones en los datos viene dada por valores elevados de v_i o muy bajos de v_j. Valores de v mayores que 1.5 o menores que –1.5 indican la presencia de una mancha o de un claro respectivamente, mientras que aquellos cercanos a 1 indican una distribución aleatoria de esa unidad (Perry et al. 1999). El índice v es una variable continua, por lo que si se localiza en un mapa de los puntos muestreados se puede obtener una representación visual de la localización y tamaño de las manchas y los claros. Para evaluar estadísticamente el grado de significación del conjunto de manchas y los claros, se realiza un test de permutaciones donde sus valores medios,

denominados como V_i y V_j respectivamente, son comparados con los obtenidos mediante permutaciones, de igual forma que ocurre con I_a (Perry et al. 1999).

El patrón espacial de cada una de las especies se analizó para las tres mallas de muestreo utilizando 2340 permutaciones con el software descrito en Perry et al. (1999) y disponible en http://www.iacr.bbsrc.ac.uk/pie/sadie. Se utilizaron como datos brutos los valores de cobertura categorizados (n = 100, 400 y 1600 para las mallas 1, 2 y 3 respectivamente). Los mapas de v se realizaron mediante interpolación lineal con el programa Surfer para Windows 5.0 (Golden Software, Colorado, USA).

1.2.2.3. Análisis de la covariación espacial entre pares de especies

Una medida de asociación espacial entre dos especies debería cumplir dos requisitos principales (Perry & Dixon 2002): (i) estar basada en una comparación clara de las propiedades espaciales de cada especie, de modo que aquellas características del patrón espacial que coinciden en ambas reflejarían la asociación entre ellas, mientras que en caso contrario indicarían su disociación espacial y (ii) tener en cuenta el patrón espacial de cada una de las especies a comparar. La utilización del coeficiente de correlación con los valores de v para las dos especies satisface ambas propiedades. Aquellos puntos de muestreo donde los índices v de ambas muestren una mancha o un claro contribuirán de manera importante y positiva a la correlación (asociación), mientras que donde una de las especies muestre una mancha y la otra un claro, la contribución será negativa (disociación). Las unidades de muestreo donde los valores de v sean pequeños no contribuirán de manera decisiva a la medida de asociación o disociación. La correlación de los valores de v también cumple (ii), ya que en su formación se ha tenido en cuenta el patrón espacial de cada una de las especies.

En este estudio, debido a que la distribución de v no siguió una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnoff, P <0.001 en todos los casos), la significación de las correlaciones entre valores de esta variable para especies diferentes se estimó mediante un test de permutaciones. Para ello, se comparó el valor obtenido con la distribución formada al permutar los datos entre las unidades de muestreo y recalcular dicho coeficiente un determinado número de veces (10000 en los análisis realizados en este estudio). Así, si se considera un test de dos colas y un nivel de significación de 0.05, las dos especies estarán significativamente disociadas si la correlación observada es menor que el valor 250 de esta serie ordenada, ocurriendo lo contrario si la correlación es igual o más grande que el valor 9751.

Junto a la falta de normalidad, los valores de v para las distintas especies y mallas de muestreo se caracterizaron por presentar un elevado grado de autocorrelación. La falta de independencia promovida por la presencia de este fenómeno plantea numerosos problemas a la hora de establecer la significación de un test estadístico, por lo que cuando se analiza la asociación o disociación entre dos especies mediante SADIE deben realizarse correcciones para tener en cuenta la autocorrelación de los valores de v. Una de las aproximaciones más comúnmente utilizadas para ello consiste en estimar la reducción en el tamaño muestral causada por la autocorrelación, con el fin de obtener así un tamaño de muestra efectivo, M, que permite ajustar los grados de libertad del test estadístico y, por consiguiente, su significación (Dutilleul 1993). Para realizar este ajuste los datos deben ser estacionarios dentro de la zona de estudio. Dado que los valores de v para las distintas especies presentaron una fuerte tendencia espacial, ésta debe eliminarse antes de proceder a la estimación de M, lo que se hizo utilizando un análisis de tendencias ("trend surface analysis", Legendre & Legendre 1998). Así pues, los pasos seguidos para evaluar la asociación de dos especies mediante SADIE fueron los siguientes (Perry & Dixon 2002):

(i) Estimación del coeficiente de correlación a partir de los valores de v y realización del test de permutaciones. A partir de la distribución de los valores permutados se calculó el intervalo de confianza y la significación del coeficiente de correlación para un nivel de significación de 0.05.
(ii) Análisis de tendencias, consistente en una regresión entre los valores de v y los nueve monomios resultantes de una combinación cúbica de las coordenadas geográficas (x, y). Previamente a este análisis se centraron los valores de las coordenadas en sus respectivas medias con el fin de evitar problemas de colinealidad (Legendre & Legendre 1998).
(iii) Los residuos de esta regresión, que no contienen la tendencia espacial, se sometieron al procedimiento de Dutilleul (1993) para estimar M.
(iv) El intervalo de confianza obtenido en el test de permutaciones, y su significación, se ajustó multiplicándolo por $[(n\text{-}3)/(M\text{-}3)]^{1/2}$, donde n es el número de puntos de muestreo.

Estos análisis se realizaron con el software descrito en Perry & Dixon (2002) y disponible en http://www.iacr.bbsrc.ac.uk/pie/sadie. Cuando se realizan varios tests estadísticos simultáneamente, la probabilidad de que un error de tipo I ocurra es mayor que el valor nominal del nivel de significación elegido (Legendre & Legendre 1998). Para tener en cuenta este fenómeno, el nivel de significación obtenido con las correlaciones entre los

valores de *v* para las distintas especies se ajustó utilizando la corrección de Bonferroni, consistente en dividir dicho nivel[7] por el número de comparaciones que se están analizando a la vez.

1.2.3. Análisis geoestadístico

La teoría de las variables regionalizadas, desarrollada por Matheron durante las décadas de los sesenta y setenta (Matheron 1971), supuso el desarrollo de un nuevo conjunto de técnicas de análisis espacial que, con el nombre genérico de geoestadística, permiten caracterizar y modelar el patrón espacial de variables continuas autocorreladas (Rossi et al. 1992, Goovaerts 1997). Inicialmente desarrolladas para la detección del patrón espacial y el cartografiado de yacimientos minerales (Journel & Huigbrets 1978), en las dos últimas décadas se han utilizado ampliamente en disciplinas como la edafología (e. g. Burguess & Webster 1980, Webster 1985, Goovaerts 1999), la entomología (Liebhold et al. 1993), la nematología (Webster & Boag 1992, Ettema et al. 1998), la hidrología (Bárdossy & Lehman 1998) y la fitopatología (Nelson et al. 1999, Barnes et al. 1999).

Dentro del campo de la ecología vegetal, la geoestadística se ha utilizado para caracterizar el patrón espacial de variables como la densidad, el área basal y la biomasa (Biondi et al. 1994, Puigdefábregas & Sánchez 1996, Debouzie et al. 1996, Bellehumeur et al. 1997, Pastor et al. 1998), así como para analizar las relaciones entre la distribución de las características fisico-químicas del suelo y la vegetación (Jackson & Caldwell 1993a, 1993b, Halvorson et al. 1994, 1995, Saetre 1999, Gallardo et al. 1999). No obstante, la utilización de estas técnicas para estudiar la distribución espacial de una comunidad vegetal es escasa (Palmer 1988, Ohlson & Økland 1998, Jonsson & Moen 1998) y, en los casos en los que se han empleado, la composición y estructura de la comunidad se ha resumido previamente utilizando técnicas de ordenación. Comparaciones directas de la variación espacial conjunta de pares de especies dentro de una comunidad utilizando técnicas geoestadísticas rara vez han sido llevadas a cabo. Este tipo de análisis puede realizarse utilizando un modelo lineal de corregionalización, ampliamente utilizado en edafología durante la última década (Goovaerts 1992, Goovaerts & Webster 1994, Webster et al. 1994).

[7] Para éste y el resto de análisis realizados en la presente memoria se ha utilizado un nivel de significación de 0.05

1.2.3.1. Adquisición de datos

Para realizar el modelo lineal de corregionalización se utilizaron los valores de cobertura obtenidos con el SIG en las distintas mallas de muestreo consideradas, tal como se ha descrito en el apartado 1.2.2.1 (página 38). A diferencia de lo realizado para el análisis SADIE, los datos no se categorizaron ni transformaron prevaimente al análisis geoestadístico.

1.2.3.2. Análisis de los patrones espaciales individuales

Para caracterizar el patrón espacial de cada especie en las distintas mallas de muestreo se ha utilizado el semivariograma, herramienta geoestadística muy utilizada para describir la autocorrelación presente en variables ambientales (véase Oliver & Webster 1986 para una discusión sobre esta herramienta geoestadística). Los semivariogramas experimentales fueron calculados de acuerdo a la siguiente ecuación (Webster & Oliver 1990):

$$\hat{\gamma}(\mathbf{h}) = \frac{1}{2N(\mathbf{h})} \sum_{i=1}^{N(\mathbf{h})} \{z(\mathbf{x}_i) - z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})\}^2 \qquad (1.10)$$

donde $\hat{\gamma}$ es la semivarianza, $z(\mathbf{x}_i)$ y $z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})$ son los valores de cobertura observados en los puntos de muestreo $\mathbf{x}_i$ y $\mathbf{x}_i + \mathbf{h}$ respectivamente, $\mathbf{h}$ es la separación entre puntos de muestreo y $N(\mathbf{h})$ es el número de comparaciones existentes a una determinada separación $\mathbf{h}$.

Si la cobertura se distribuye al azar, los valores del semivariograma no se ven afectados por la distancia. Cuando los valores de cobertura están autocorrelacionados, el semivariograma usualmente incrementa sus valores con la distancia debido a la comparación de muestras vecinas que son similares y están relacionadas hasta que llega a una asíntota o "sill"[8] (Figura 1.5). La distancia a la que se alcanza esta asíntota se denomina rango e indica el límite de la dependencia espacial; lugares separados por distancias mayores que el rango son espacialmente independientes. En el caso de la vegetación, el rango suele indicar la longitud media de las manchas. La intercepción en el eje *y* del semivariograma, denominada "nugget"[8], es la cantidad de varianza no explicada espacialmente, y se debe a errores de medida y a la variación espacial existente a distancias menores que el intervalo de muestreo más pequeño (Webster & Oliver 1990). Con el fin de cuantificar estos parámetros se ajustaron

[8] Debido a que no existe una traducción castellana de este término de uso común, se utiliza su acepción inglesa a lo largo de la presente memoria.

modelos que relacionaron la semivarianza con la distancia de separación entre pares de puntos.

Para permitir una mejor comparación entre las diferentes especies, todos los semivariogramas fueron estandarizados (Rossi et al. 1992), dividendo para ello cada valor de semivarianza por la varianza existente en esa determinada distancia (Pannatier 1997). Los datos de cobertura mostraron cierta asimetría positiva, fenómeno que puede alterar el cálculo de la semivarianza (Webster & Oliver 1990). Sin embargo, análisis exploratorios confirmaron la ausencia de diferencias destacables entre la estructura espacial de los datos caracterizada mediante los semivariogramas estandarizados y otras medidas de autocorrelación robustas frente a esta propiedad de los datos, como el madograma y los semivariogramas relativos (Isaaks & Srivatsava 1989, Pannatier 1997, Deutsch & Journel 1998). Por ello se utilizó el semivariograma estandarizado para caracterizar el patrón espacial de las distintas especies.

BIBLIOTECA VIRTUAL

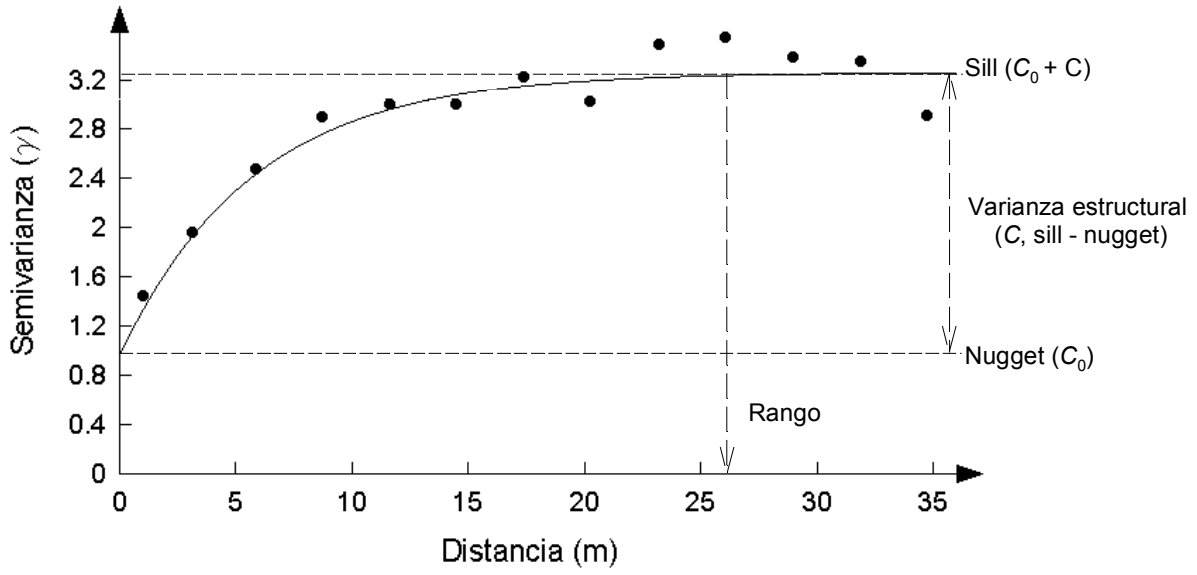


Figura 1.5. Ejemplo de un semivariograma típico que muestra una estructura espacial a una escala, indicando los valores de la semivarianza (círculos) y el modelo ajustado (línea continua). El "sill" ($C + C_0$) proporciona una estima de la varianza de la variable bajo estudio, mientras que el "nugget" (C_0) representa la proporción de la varianza debida a errores de muestreo o a variación a escalas inferiores a la muestreada. La diferencia entre ambos, C, se denomina varianza estructural (Adaptada de Ettema & Wardle 2002).

Los semivariogramas fueron ajustados a dos tipos de modelos isotrópicos dependiendo de la presencia de autocorrelación a una o a dos escalas respectivamente. En el primer caso se utilizó un modelo esférico con un efecto "nugget", de acuerdo a la siguiente ecuación (Webster & Oliver 1990):

$$\gamma\,(0) = 0 \qquad (1.11a)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C\left\{\frac{3h}{2a} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a}\right)^3\right\} \quad \text{para } 0 < h \le a \qquad (1.11b)$$

$$\gamma\,(h) = C_0 + C \quad \text{para } h > a \qquad (1.11c)$$

donde C_0 es el "nugget", C es la varianza estructural y a es el rango. Cuando el semivariograma reveló la presencia de autocorrelación a dos escalas, se utilizó un modelo esférico doble con "nugget" (Webster & Oliver 1990):

$$\gamma\,(0) = 0 \qquad (1.12a)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1\left\{\frac{3h}{2a_1} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_1}\right)^3\right\} + C_2\left\{\frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_2}\right)^3\right\} \quad \text{para } 0 < h \le a_1 \qquad (1.12b)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 + C_2\left\{\frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_2}\right)^3\right\} \quad \text{para } a_1 < h \le a_2 \qquad (1.12c)$$

$$\gamma\,(h) = C_0 + C_1 + C_2 \quad \text{para } h > a_2 \qquad (1.12d)$$

donde C_0 es el "nugget" y C_1 y C_2 representan la varianza estructural para el primer (a_1) y segundo (a_2) rango respectivamente.

Algunos semivariogramas mostraron la presencia de un efecto hoyo ("hole effect"), fenómeno que viene marcado por la presencia de una depresión en el semivariograma a distancias mayores que el rango. Su presencia suele estar asociada a la existencia de un patrón regular en los datos (Isaaks & Srivatsava 1989). Con el fin de describir con más precisión esta regularidad, se realizó un análisis espectral (Press et al. 1992) con los residuos resultantes del ajuste del semivariograma. Dado que las distancias a las que se calculan los semivariogramas no son equidistantes, se utilizó para este análisis el periodograma de Lomb-Scargle conforme a las recomendaciones y fórmulas recogidas en Press et al. (1992). Debido a que la sensibilidad del análisis espectral se incrementa notablemente conforme aumenta el número de puntos de muestreo, éste se realizó únicamente con los residuos de la malla de muestreo 3 (1.25 x 1.25 m) y con los de todas en su conjunto.

Para todos los semivariogramas calculados, se utilizó la proporción de la varianza explicada por el modelo ajustado para obtener una medida de la dependencia espacial de los datos (DPE) conforme a la ecuación (Robertson & Freckman 1995):

$$\text{DPE} = \frac{C_1 + C_2}{C_0 + C_1 + C_2} * 100 \qquad (1.13)$$

donde C_0 es el "nugget" y C_1 y C_2 son los valores de varianza estructural para el primer y segundo rango respectivamente. En los modelos que sólo tienen un rango, $C_2 = 0$. El cálculo de los semivariogramas y su modelización se realizó con el programa Variowin 2.2 (Pannatier 1997). El análisis espectral se realizó con la rutina "lombscargle", realizada para Matlab (The MathWorks, Natick, Massachusetts, USA) por el Dr. B. Schodson (disponible en http://www.mathworks.com).

1.2.3.3. Análisis de la covariación espacial entre pares de especies

BIBLIOTECA VIRTUAL

Este análisis se ha realizado mediante un modelo lineal de corregionalización. La teoría y las aplicaciones prácticas de este análisis se encuentran ampliamente descritas en Goovaerts (1997), presentándose a continuación una descripción resumida del mismo. La idea básica que subyace a este análisis es que el patrón espacial de las especies estudiadas está generado por una serie de procesos aditivos que actúan a distintas escalas. Ello implica que la forma de todos los semivariogramas individuales y cruzados (véase el párrafo posterior) es la de un modelo compuesto por el mismo tipo y número de estructuras, pero ponderado por coeficientes específicos (Goulard & Volz 1992). Para la realización del modelo lineal de corregionalización se siguieron los siguientes pasos:

(i) Estimación de los semivariogramas individuales y cruzados entre todos los pares de especies. Si la cobertura de dos especies u y v se escribe como z_u (**x**) y z_v (**x**), el semivariograma cruzado ($\hat{\gamma}_{uv}$) puede estimarse con la ecuación (Goovaerts & Webster 1994):

$$\hat{\gamma}_{uv}(\mathbf{h}) = \frac{1}{2N(\mathbf{h})} \sum_{i=1}^{N(\mathbf{h})} \{z_u(\mathbf{x}_i) - z_u(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})\}\{z_v(\mathbf{x}_i) - z_v(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})\} \qquad (1.14)$$

donde **h** es la separación entre los puntos de muestreo, $z_u(\mathbf{x}_i)$ y $z_u(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})$ y $z_v(\mathbf{x}_i)$ y $z_v(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})$ son los valores de cobertura observados en los puntos de muestreo $\mathbf{x}_i$ y $\mathbf{x}_i + \mathbf{h}$ para las especies

u y *v* respectivamente, y $N(\mathbf{h})$ es el número de comparaciones existentes a una determinada separación **h**.

(ii) Selección del modelo que será ajustado a todos los semivariogramas individuales y cruzados. Para ello se realizó en primer lugar un análisis de componentes principales (ACP) con los datos originales de cobertura para cada una de las mallas de muestreo utilizadas (Tabla 1.1). Posteriormente se calcularon los semivariogramas de los dos primeros vectores propios del ACP (Figura 1.6, Tabla 1.2). Basándose en estos semivariogramas, se ajustaron todos los semivariogramas individuales y cruzados mediante el siguiente modelo doble esférico:

$$\gamma_{uv}(0) = 0 \tag{1.15a}$$

$$\gamma_{uv}(h) = b^1_{uv} + b^2_{uv}\left\{\frac{3h}{2a_1} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_1}\right)^3\right\} + b^3_{uv}\left\{\frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_2}\right)^3\right\} \quad \text{para} \quad 0 < h \le a_1 \tag{1.15b}$$

$$\gamma_{uv}(h) = b^1_{uv} + b^2_{uv} + b^3_{uv}\left\{\frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a_2}\right)^3\right\} \quad \text{para} \quad a_1 < h \le a_2 \tag{1.15c}$$

$$\gamma_{uv}(h) = b^1_{uv} + b^2_{uv} + b^3_{uv} \quad \text{para} \quad h > a_2 \tag{1.15d}$$

donde a_1 y a_2 corresponden a los rangos seleccionados. Los valores de a_1 y a_2 para cada malla de muestreo se obtuvieron a partir de los modelos ajustados a los dos primeros componentes del ACP (Tabla 1.2), mientras que los coeficientes b^k_{uv} (donde k = 1, 2 y 3 hacen referencia a al "nugget" y a los modelos esféricos de rangos a_1 y a_2 respectivamente) se calcularon a partir de los datos.

(iii) Ajustar el modelo seleccionado a todos los semivariogramas individuales y cruzados con la condición de que la matriz definida por los coeficientes b^k_{uu}, b^k_{uv} y b^k_{vv}, denominada matriz de corregionalización ($\mathbf{B}^k$), sea semidefinida positiva (Goulard & Voltz 1992). Para que ello ocurra, todos sus valores propios deben ser no negativos (positivos o cero). La estimación de estos coeficientes se realizó utilizando el algoritmo iterativo descrito en Goulard & Volz (1992).

Tabla 1.1. Resumen del análisis de componentes principales realizado con la matriz de correlaciones. M1 = malla de 5 x 5 m, M2 = malla de 2.5 x 2.5 m y M3 = malla de 1.25 x 1.25 m.

Vector propio	Valor propio			Porcentaje de varianza explicada			Porcentaje de varianza acumulado		
	M1	M2	M3	M1	M2	M3	M1	M2	M3
1	1.556	1.368	1.335	31.12	27.36	26.70	31.12	27.36	26.70
2	1.361	1.293	1.172	27.22	25.86	23.45	58.36	53.22	50.25
3	1.004	1.042	1.029	20.08	20.83	20.58	78.43	74.05	70.22
4	0.808	0.947	0.994	16.15	18.94	19.88	94.57	92.99	90.60
5	0.272	0.350	0.470	5.43	7.01	9.04	100	100	100

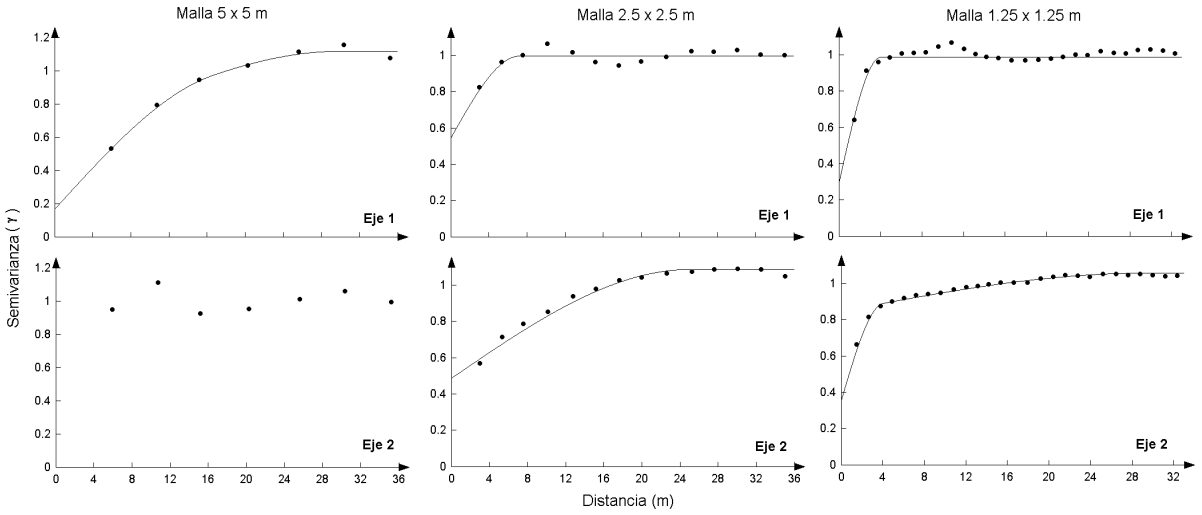


Figura 1.6. Semivariogramas experimentales (puntos) y modelos ajustados (línea continua) a los dos primeros vectores propios (represetandos como Eje1 y Eje 2 en la figura) del análisis de componentes principales para las tres mallas de muestreo utilizadas. Las características de los modelos ajustados se describen en la Tabla 1.2. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 684 y 1044 (malla 5 x 5 m), 2964 y 13256 (malla 2.5 x 2.5 m) y 12324 y 100520 (malla 1.25 x 1.25 m).

Tabla 1.2. Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas estandarizados de los dos primeros vectores propios del análisis de componentes principales. C_0 = "nugget", a_1 = primer rango (m) y a_2 = segundo rango (m), C_1 = varianza estructural para el primer rango, C_2 = varianza estructural para el segundo rango. n = 100, 400 y 1600 para las mallas de muestreo 5 x 5 m, 2.5 x 2.5 m y 1.25 x 1.25 m, respectivamente.

Malla	Eje	Modelo	C_0	C_1†	C_2	a_1††	a_2
5 x 5 m	1	Doble esférico	0.17	0.38	0.57	16.5	30
	2	- ‡	-	-	-	-	-
2.5 x 2.5 m	1	Esférico	0.45	0.55	-	6.5	-
	2	Esférico	0.49	0.60	-	25	-
1.25 x 1.25 m	1	Esférico	0.30	0.69	-	4	-
	2	Doble esférico	0.36	0.49	0.21	4	29

† En el modelo esférico representa el único valor de varianza estructural existente.
†† En el modelo esférico representa el único rango existente.
‡ No se encontró una estructura espacial evidente, por lo que no se ajustó ningún modelo.

El modelo lineal de corregionalización utilizado, al estar compuesto por un efecto "nugget" y dos funciones esféricas con rangos a_1 y a_2, da lugar a la obtención de tres matrices $\mathbf{B}^k$ que permiten evaluar las relaciones entre el patrón espacial de las especies a las distintas escalas definidas por sus componentes. Para cada una de estas matrices, el modelo lineal de corregionalización permite filtrar las estructuras pertenecientes a otras escalas de variación, facilitando la comparación de los patrones espaciales de las especies a distintas escalas y proporcionando información adicional a la obtenida con los semivariogramas cruzados. Ello puede realizarse con el coeficiente de correlación estructural, r^k_{uv}, calculado para cada matriz $\mathbf{B}^k$ a partir de la siguiente ecuación:

$$r^k_{uv} = \frac{b^k_{uv}}{\sqrt{b^k_{uu} b^k_{vv}}} \qquad (1.16)$$

donde b^k_{uu} y b^k_{vv} hacen referencia a los coeficientes de los semivariogramas individuales para las especies u y v respectivamente, y b^k_{uv} se refiere a los del semivariograma cruzado entre ambas.

Otra manera de resumir la información contenida en las matrices $\mathbf{B}^k$ es mediante la aplicación de un análisis de componentes principales (Goovaerts 1992). Para ello se realizó este análisis de manera separada para cada una de estas matrices ("nugget", rangos corto y largo) y malla de muestreo, proyectando posteriormente las correlaciones entre las variables originales y los dos primeros componentes principales en circunferencias de radio unitario denominadas círculos de correlación. Estas correlaciones se han obtenido utilizando la ecuación (Webster et al. 1994):

$$c^k_{ij} = a_{ij} \sqrt{\frac{\lambda_j}{b^k_{ii}}} \qquad (1.17)$$

donde c_{ij} es el valor de la correlación, k hace referencia a cada una de las matrices definidas en el modelo lineal de corregionalización ("nugget", rangos a_1 y a_2), a_{ij} es el elemento i del vector propio j, λ_j es el j valor propio y b^k_{ii} es el elemento de k correspondiente a la especie i.

Debido a que las cuadrículas de muestreo utilizadas tienen un área limitada, cuando la cobertura de una especie dentro de una unidad muestral sea elevada la del resto no podrá serlo, por lo que es esperable que la mayoría de las relaciones entre las especies sean

negativas. Por ello se compararon las correlaciones observadas entre las distintas especies con las correlaciones que cabría esperar atendiendo a los valores de cobertura sin tener en cuenta ningún tipo de autocorrelación espacial), lo que permite interpretar de manera más apropiada las correlaciones encontradas entre las especies. Estas correlaciones se calcularon conforme a la siguiente ecuación :

$$r = \frac{-p_i p_j}{\sqrt{p_i(1-p_i)p_j(1-p_j)}} \qquad (1.18)$$

donde r es la correlación esperada y p_i y p_j son los valores de cobertura para las especies i y j respectivamente.

Los análisis de componentes principales se realizaron con el software SPSS para Windows 9.0. Los semivariogramas cruzados fueron estimados con el programa Variowin 2.2, mientras que tanto el ajuste del modelo lineal de corregionalización como el cálculo de las correlaciones esperadas se realizaron con el software Maple para Windows (Waterloo Maple Inc., Waterloo, Canada).

1.3. Resultados

1.3.1. Características generales de la vegetación

La cobertura vegetal total de los espartales estudiados osciló entre el 46 y el 50 % (Tabla 1.3). El espartal estudiado en Aguas presentó un toatl de 1708 manchas de vegetación. En esta parcela, las especies dominantes en cobertura fueron *B. retusum*, *S. tenacissima* y *G. alypum*, mientras que si se considera el número de manchas, el orden se altera, siendo *G. alypum*, *B. retusum* y *S. tenacissima* las especies dominantes. El resto de especies se encontraron pobremente representadas, tanto en cobertura como en número de manchas. La vegetación en Hotel y Marquesa estuvo dominada fundamentalmente por *S. tenacissima*.

Tabla 1.3. Área ocupada, porcentajes de cobertura y número de manchas para las distintas especies y el suelo desnudo en las tres parcelas estudiadas. A = área ocupada (m^2), C = cobertura (en porcentaje respecto a la superficie total), N = número de manchas. Los valores de Aguas se refieren a la parcela de 50 x 50 m representada en la Figura 1.2 (página 34).

Categoría	Aguas			Hotel	Marquesa
	A	C	N	C	C
Suelo desnudo	1356.2	54.3	-	50.9	49.8
Stipa tenacissima	412.7	16.6	383	37.9	43.7
Globularia alypum	128.3	5.1	405	0.9	3.8
Brachypodium retusum	434.5	17.4	393	6.4	-
Anthyllis cytisoides	42.1	1.7	229	0.3	-
Pinus halepensis	22.3	0.9	10	-	-
Ephedra fragilis	46.2	1.9	14	-	-
Rhamnus lycioides subsp. *lycioides*	11.8	0.5	10	-	-
Coronilla minima subsp. *lotoides*	4.6	0.2	22	-	-
Salsola genistoides	4.4	0.2	3	-	-
Asparagus horridus	3.8	0.1	19	-	-
Juniperus oxycedrus	0.8	< 0.1	17	-	-
Thymelaea hirsuta	0.8	< 0.1	5	-	-
Osyris lanceolata	0.6	< 0.1	4	-	-
Arbustos muertos	11.72	0.5	53	-	-
Caméfitos	19.8	0.8	141	-	-
Otras especies	-	-	-	3.5	2.7

1.3.2. Método de Burguess & Webster

La Figura 1.7 muestra la distribución acumulada del tamaño de las manchas vegetadas y el suelo desnudo para las tres parcelas estudiadas. En Aguas, la curva ajustada a los datos corresponde a una función gamma con una distancia media entre bordes consecutivos de 0.92

m (Tabla 1.4). La curva es ligeramente sigmoidea cerca del origen, tal como sugiere un valor de α mayor que 1. El análisis de los transectos obtenidos en las otras dos parcelas produjo resultados similares, con distancias medias entre bordes consecutivos de 1.20 y 0.72 m para Marquesa y Hotel respectivamente (Tabla 1.4).

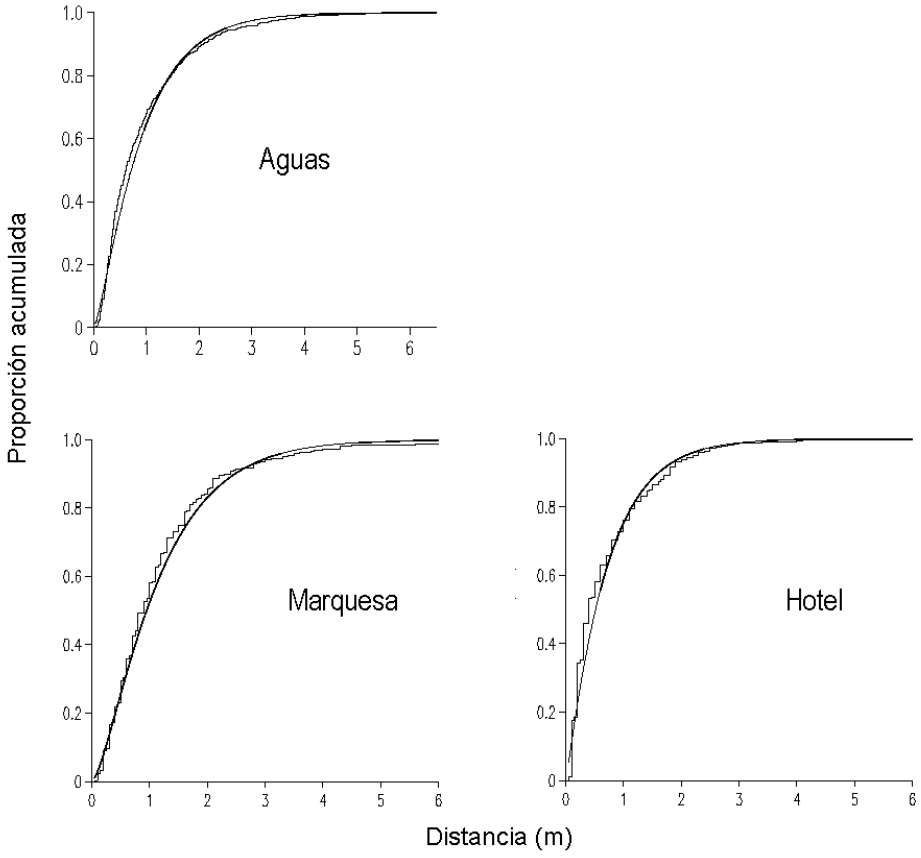


Figura 1.7. Distribución acumulada de la distancia entre bordes consecutivos para las tres parcelas estudiadas.

Si se analizan los transectos por separado se obtienen curvas como las recogidas en la Figura 1.8. Parte de la dispersión observada puede atribuirse a fluctuaciones en el muestreo, mientras que parte puede deberse a la presencia de anisotropía en la distribución de la vegetación. El ajuste de la ecuación 1.6 a la media de los transectos permite obtener una elipse que indica la presencia de dicha anisotropía (Figura 1.9). La elipse ajustada a los datos de Aguas y Marquesa es casi circular, indicando la ausencia de anisotropía en el patrón espacial de la vegetación. Esta impresión visual quedó confirmada por la relación B/A, cercana a 1 en ambas parcelas (Tabla 1.4). Contrariamente, el patrón observado en Hotel fue claramente anisotrópico (Figura 1.9), con una elipse que presentó un valor de B/A próximo a

0.7 y una dirección de máxima elongación de 124º. Otra manera de representar la anisotropía consiste en superponer a las frecuencias acumuladas para los distintos transectos los bordes del modelo anisotrópico (líneas continuas en las Figura 1.8).

Tabla 1.4. Estimaciones de los parámetros de las funciones gamma ajustadas a las distribuciones acumuladas de la distancia entre bordes consecutivos y de las elipses realizadas para evaluar la anisotropía en las tres parcelas estudiadas. λ = intensidad (en m^{-1}), α = forma de la curva, d = distancia media entre bordes consecutivos (en m), A = distancia media entre bordes consecutivos en la dirección de máxima elongación (m), B = distancia media entre bordes consecutivos en la dirección de mínima elongación (m), B/A = relación de anisotropía, ES = error estándar de la relación de anisotropía y ϕ = dirección de máxima elongación (en grados).

Parcela	Función gamma			Anisotropía				
	λ	α	d	A	B	B/A	ES	ϕ
Aguas	1.461	1.250	0.924	0.988	0.887	0.898	0.084	156.6
Marquesa	1.282	1.533	1.196	1.292	1.165	0.837	0.155	171.5
Hotel	1.557	1.113	0.715	0.918	0.640	0.697	0.120	123.5

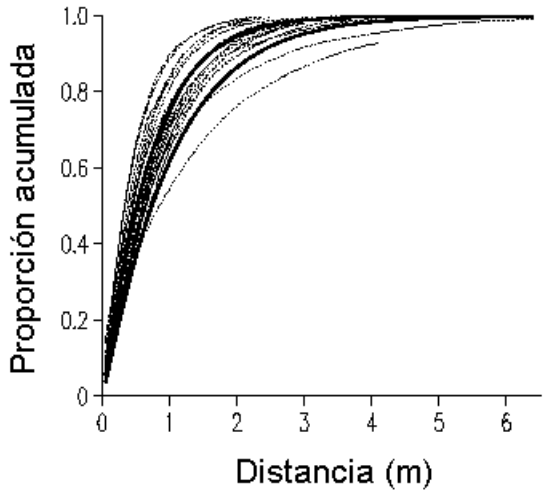


Figura 1.8. Distribución acumulada de la distancia entre bordes consecutivos para cada uno de los transectos en la parcela Hotel. Las líneas continuas de mayor grosor representan los límites establecidos por el modelo anisotrópico.

Una de las principales características de las matrices de transición es su asimetría (Tabla 1.5). Todas las probabilidades de transición desde las manchas de vegetación al suelo desnudo excedieron de 0.5, indicando claramente la disposición de la vegetación en forma de manchas inmersas en una matriz de suelo desnudo. Destacan también las probabilidades de transición encontradas desde el suelo desnudo hacia *G. alypum*, superiores a 0.8 en todos los casos. Las probabilidades de transición entre el suelo desnudo y *S. tenacissima* fueron relativamente altas en Aguas y Hotel, al igual que ocurrió entre *S. tenacissima* y *B. retusum* en esta última parcela. Por lo que respecta a las probabilidades de transición entre las distintas especies, son destacables los valores moderados encontrados entre *A. cytisoides* y *B. retusum*,

y entre *S. tenacissima* y *B. retusum* en Aguas y Hotel, así como las bajas probabilidades registradas entre *G. alypum* y el resto de especies en todas las parcelas.

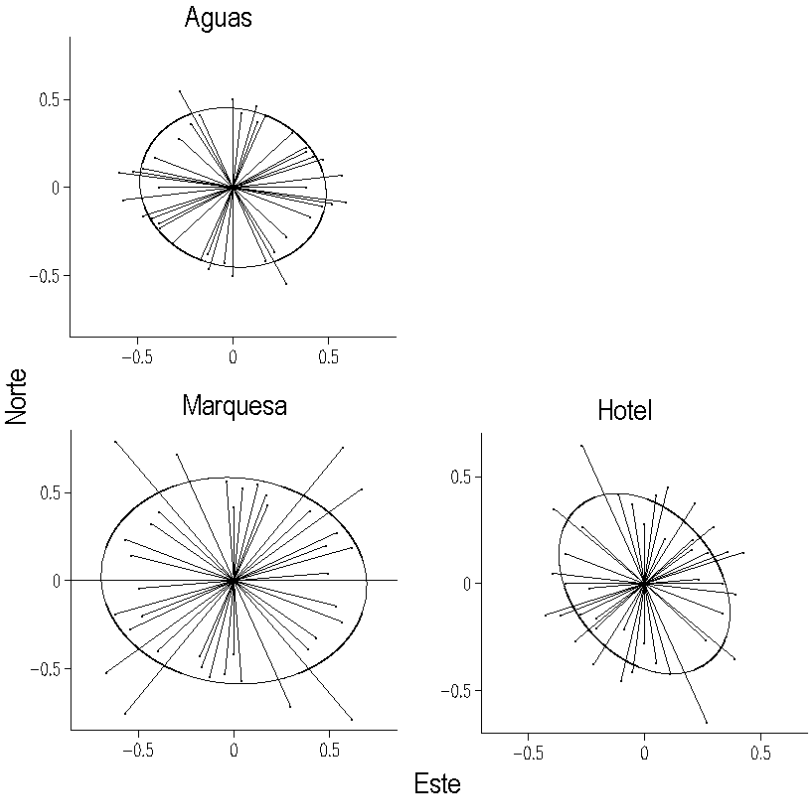


Figura 1.9. Elipses ajustadas al tamaño medio de las manchas de vegetación para los 20 transectos en las tres parcelas.

Tabla 1.5. Probabilidades de transición en las tres parcelas estudiadas. S. t. = *Stipa tenacissima*, G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides*, S. d. = suelo desnudo y O. e. = otras especies.

Parcela		Categoría					
		S. t.	G. a.	B. r.	A. c.	S. d.	O. e.
Aguas	S. t.	-	0.047	0.170	0.015	0.736	0.032
	G. a.	0.082	-	0.072	0.021	0.800	0.026
	B. r.	0.123	0.030	-	0.068	0.754	0.025
	A. c.	0.046	0.037	0.296	-	0.602	0.019
	S. d.	0.273	0.170	0.386	0.071	-	0.101
	O. e.	0.089	0.041	0.098	0.016	0.756	-
Marquesa	S. t.	-	0.000	-	-	0.979	0.021
	G. a.	0.000	-	-	-	0.971	0.029
	S. d.	0.885	0.079	-	-	-	0.036
	O. e.	0.333	0.042	-	-	0.625	-
Hotel	S. t.	-	0.004	0.216	0.000	0.749	0.032
	G. a.	0.034	-	0.000	0.000	0.966	0.000
	B. r.	0.288	0.000	-	0.005	0.627	0.080
	A. c.	0.000	0.000	0.125	-	0.875	0.000
	S. d.	0.447	0.059	0.218	0.015	-	0.198
	O. e.	0.075	0.000	0.142	0.000	0.035	-

1.3.3. Análisis SADIE

El análisis SADIE detectó la presencia de patrones espaciales no aleatorios para la cobertura de la mayor parte de especies en Aguas (Tabla 1.6). El patrón espacial de *S. tenacissima*, *G. alypum* y *A. cytisoides* fue agregado para todas las mallas de muestreo, tal como indican los valores de I_a. En el caso de *B. retusum* y los caméfitos, este patrón fue aleatorio en la malla de mayor tamaño de celda, siendo agregado en el resto (Tabla 1.6). Los valores de V_i y V_j obtenidos para todas las especies indicaron la presencia de manchas y claros en la zona estudiada. En general, se observó un incremento en el nivel de agregación con el aumento de la resolución.

Tabla 1.6. Resumen del análisis SADIE para las distintas especies en las tres mallas de muestreo utilizadas. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis. I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros. Los valores significativos ($P < 0.05$ ó $P > 0.95$) se indican en negrita.

Especie	Malla	I_a	V_i	V_j
Stipa tenacissima	5 x 5 m	1.53 (**0.002**)	1.47 (**0.009**)	-1.46 (**0.010**)
	2.5 x 2.5 m	2.15 (**<0.001**)	2.04 (**<0.001**)	-1.93 (**<0.001**)
	1.25 x 1.25 m	2.93 (**<0.001**)	2.89 (**<0.001**)	-2.98 (**<0.001**)
Globularia alypum	5 x 5 m	1.59 (**0.004**)	1.45 (**0.007**)	-1.45 (**0.009**)
	2.5 x 2.5 m	2.42 (**<0.001**)	2.18 (**<0.001**)	-2.28 (**<0.001**)
	1.25 x 1.25 m	3.60 (**0.001**)	3.64 (**<0.001**)	-3.67 (**<0.001**)
Brachypodium retusum	5 x 5 m	1.20 (0.102)	1.17 (0.119)	-1.12 (0.169)
	2.5 x 2.5 m	1.57 (**0.001**)	1.45 (**0.008**)	-1.51 (**0.003**)
	1.25 x 1.25 m	2.33 (**<0.001**)	2.15 (**<0.001**)	-2.21 (**<0.001**)
Anthyllis cytisoides	5 x 5 m	2.26 (**<0.001**)	2.21 (**<0.001**)	-2.30 (**<0.001**)
	2.5 x 2.5 m	2.26 (**<0.001**)	2.14 (**<0.001**)	-2.28 (**<0.001**)
	1.25 x 1.25 m	2.82 (**<0.001**)	2.77 (**<0.001**)	-2.80 (**<0.001**)
Caméfitos	5 x 5 m	1.10 (0.227)	1.10 (0.205)	-1.07 (0.268)
	2.5 x 2.5 m	1.45 (**0.003**)	1.43 (**0.012**)	-1.45 (**0.009**)
	1.25 x 1.25 m	1.74 (**0.001**)	1.76 (**0.001**)	-1.76 (**0.001**)

Los mapas de *v* revelaron la presencia de complejos patrones espaciales para las distintas especies (Figuras 1.10, 1.11 y 1.12). *Stipa tenacissima* presentó una distribución fuertemente agregada, con una zona principal de manchas en el centro de la parcela. *Globularia alypum* mostró una zona de manchas en la esquina superior derecha de la parcela, con un claro en la zona central coincidente con la principal zona de agregación de *S. tenacissima*. *Brachypodium retusum* presentó una distribución de manchas y claros homogéneamente repartida por la parcela. El patrón espacial de *A. cytisoides* mostró cierta similitud con el de *S. tenacissima*, aunque las manchas se situaban preferentemente en la dirección SW-NE. Los caméfitos mostraron una distribución de manchas y claros similar a la de *B. retusum*. Los mapas obtenidos con las distintas mallas de muestreo mostraron la misma

distribución general de manchas y claros, aunque se observa un aumento en la definición y el grado de agregación al incrementar la resolución.

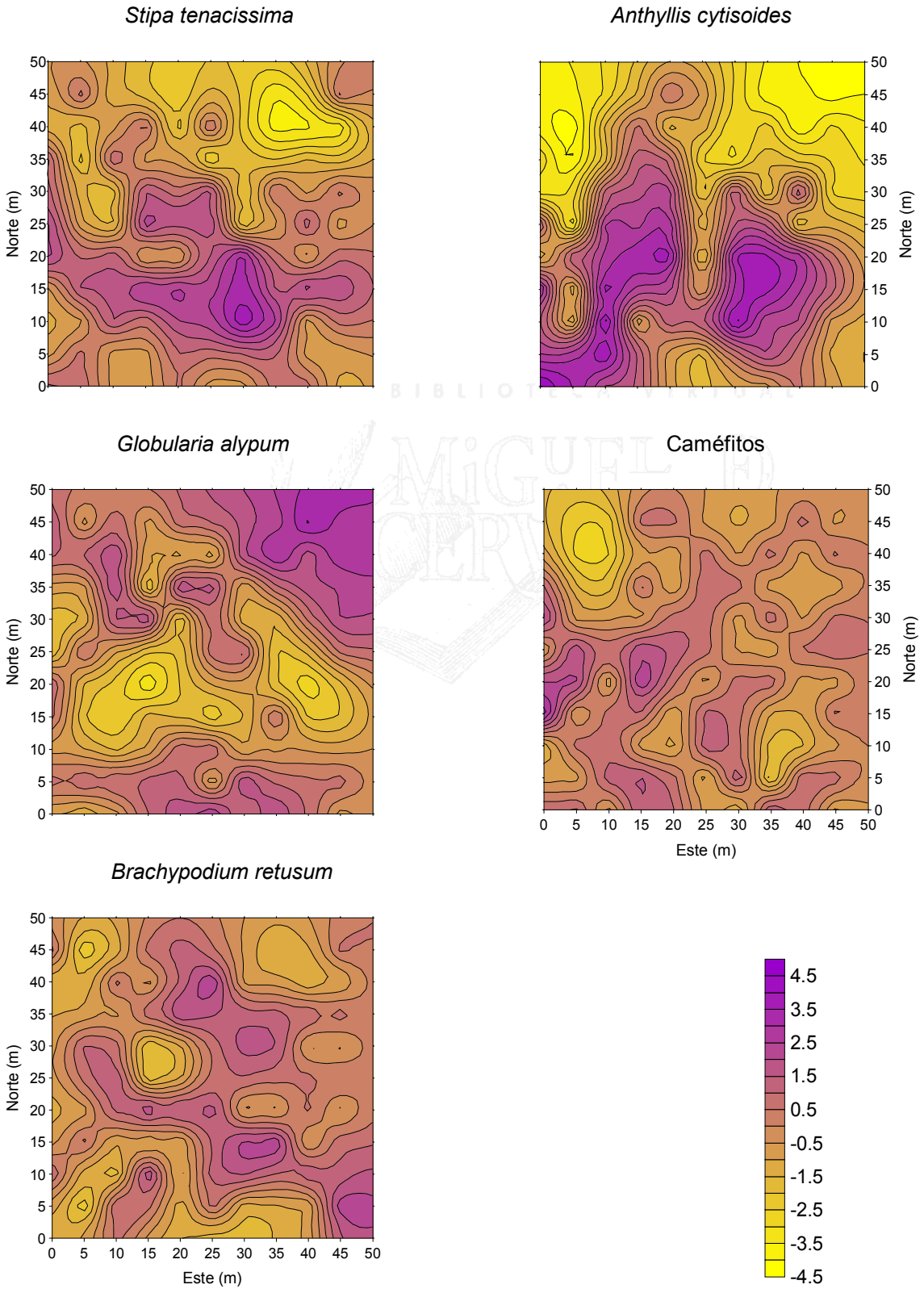


Figura 1.10. Mapas del índice de agrupación (*v*) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 5 x 5 m.

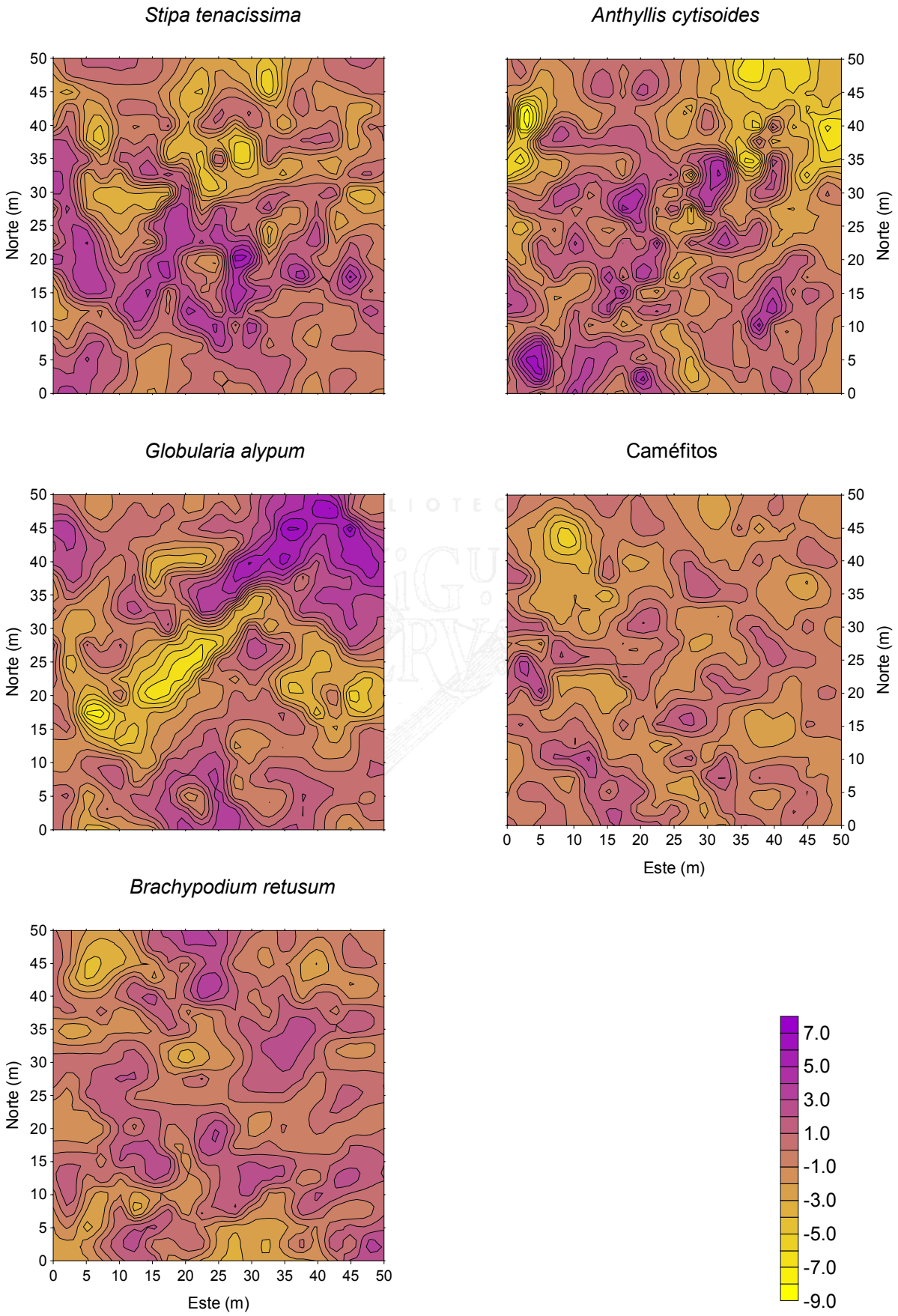


Figura 1.11. Mapas del índice de agrupación (*v*) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 2.5 x 2.5 m.

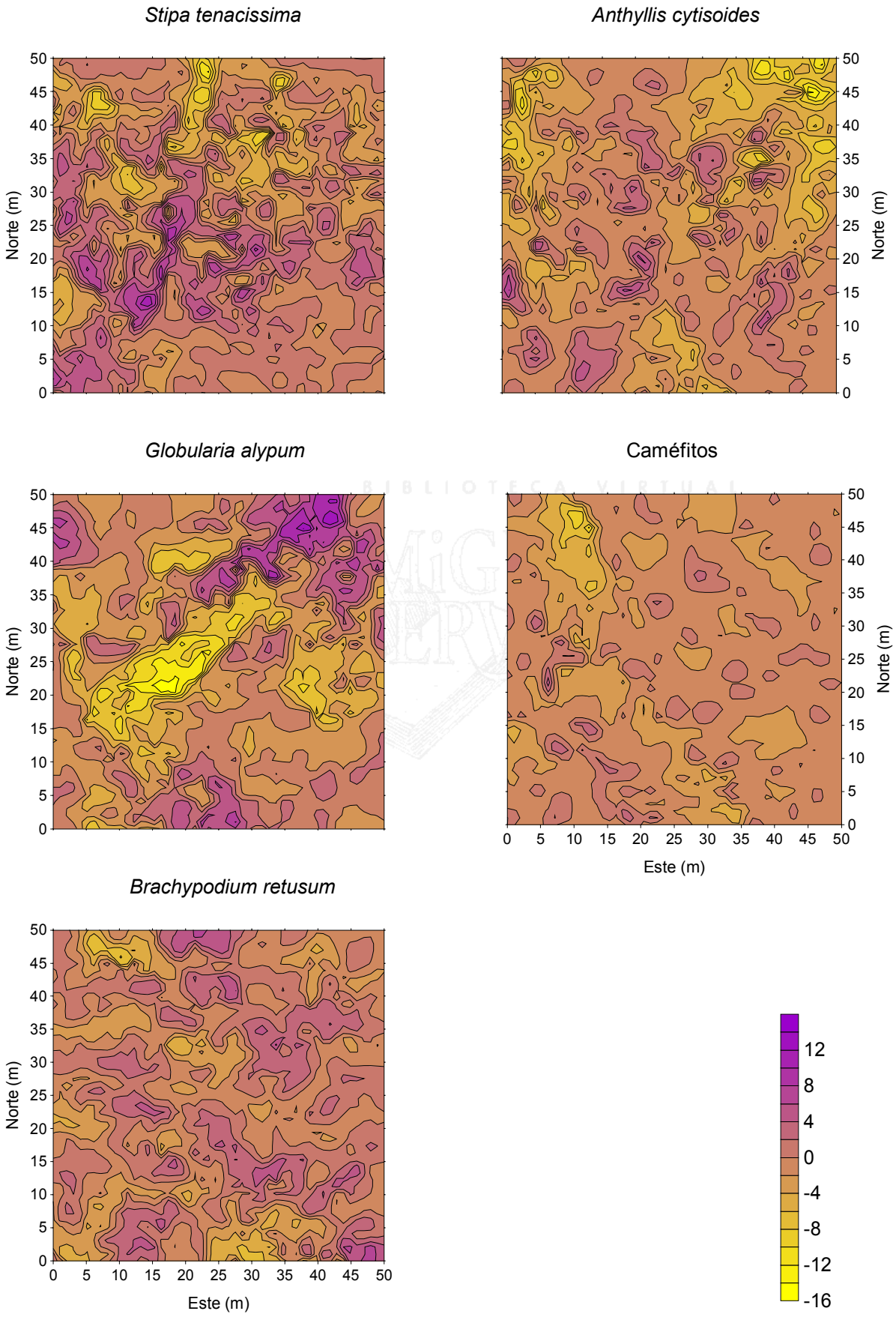


Figura 1.12. Mapas del índice de agrupación (*v*) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 1.25 x 1.25 m.

El análisis de correlaciones mostró las relaciones entre los patrones espaciales de las distintas especies (Tabla 1.7). Las correlaciones obtenidas exhibieron ligeros cambios con la resolución, aunque en la mayor parte de los casos el signo de la interacción se mantuvo. El rasgo más destacable del conjunto de correlaciones es la presencia de una clara disociación entre la distribución espacial de *G. alypum* y la del resto de especies, siendo significativas las relaciones con *A. cytisoides* y *S. tenacissima* en todas las mallas. En la malla 1 se encontró una asociación positiva entre los patrones espaciales de *S. tenacissima* y *A. cytisoides*, que no fue evidente en las mallas 2 y 3. Por el contrario, tan sólo en la malla 3, de mayor resolución, se detectó una relación positiva entre los patrones de *A. cytisoides* y *B. retusum*.

Tabla 1.7. Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (*v*). S. t. = *Stipa tenacissima*, G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides*, C. s. = caméfitos.

Malla de muestreo		Especie			
5 x 5 m		S. t.	G. a.	B. r.	A. c.
n = 100	S. t.				
	G. a.	-0.435*			
	B. r.	-0.072	-0.216		
	A. c.	0.445*	-0.456*	0.066	
	C. s.	0.191	-0.144	-0.013	0.232
2.5 x 2.5 m					
n = 400	S. t.				
	G. a.	-0.235*			
	B. r.	-0.160	-0.142		
	A. c.	-0.004	-0.320*	0.105	
	C. s.	0.071	-0.055	0.022	0.070
1.25 x 1.25 m					
n = 1600	S. t.				
	G. a.	-0.204*			
	B. r.	-0.226*	-0.089		
	A. c.	0.015	-0.248*	0.143*	
	C. s.	0.083	-0.020	0.116	0.039

* Relación significativa tras la corrección de Bonferroni ($P < 0.005$).

1.3.4. Análisis geoestadístico

El análisis de los semivariogramas experimentales individuales reveló la presencia de una clara estructura espacial para las especies estudiadas en Aguas (Figura 1.13). *Globularia alypum* y los caméfitos mostraron, respectivamente, los semivariogramas más y menos estructurados. Los semivariogramas experimentales de *B. retusum* y *S. tenacissima* reflejaron estructuras espaciales moderadas que se hicieron más patentes a las resoluciones mayores. Los semivariogramas de *S. tenacissima* mostraron la presencia de un efecto hoyo,

especialmente evidente en la malla 2 (Figura 1.13). El análisis espectral realizado para los casos con mayor número de datos ratificó de forma consistente la presencia de una repetición periódica significativa en la distribución de esta especie a distancias de 14-15 m, coherente cuando se analizaron los residuos de la malla 3 y los de las tres mallas conjuntamente (Figura 1.14).

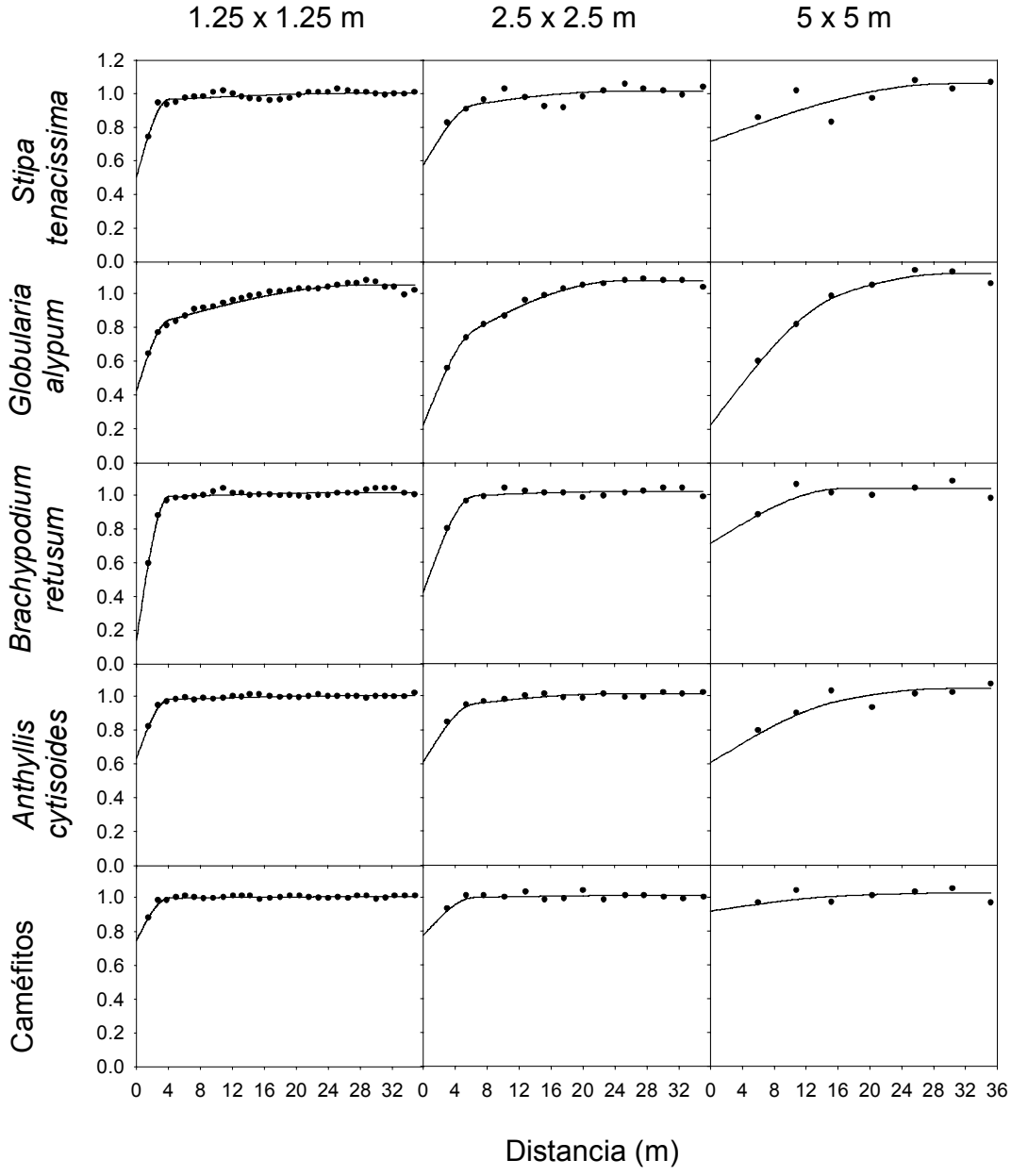


Figura 1.13. Semivariogramas experimentales (puntos) y modelo de corregionalización ajustado (línea continua) para las distintas especies y mallas de muestreo. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 684 y 1044 (malla 5 x 5 m), 2964 y 13256 (malla 2.5 x 2.5 m) y 12324 y 100520 (malla 1.25 x 1.25 m). Nótese que los modelos representados en la figura son los de corregionalización, no los ajustados a cada uno de los semivariogramas por separado. Éstos se describen en la Tabla 1.8.

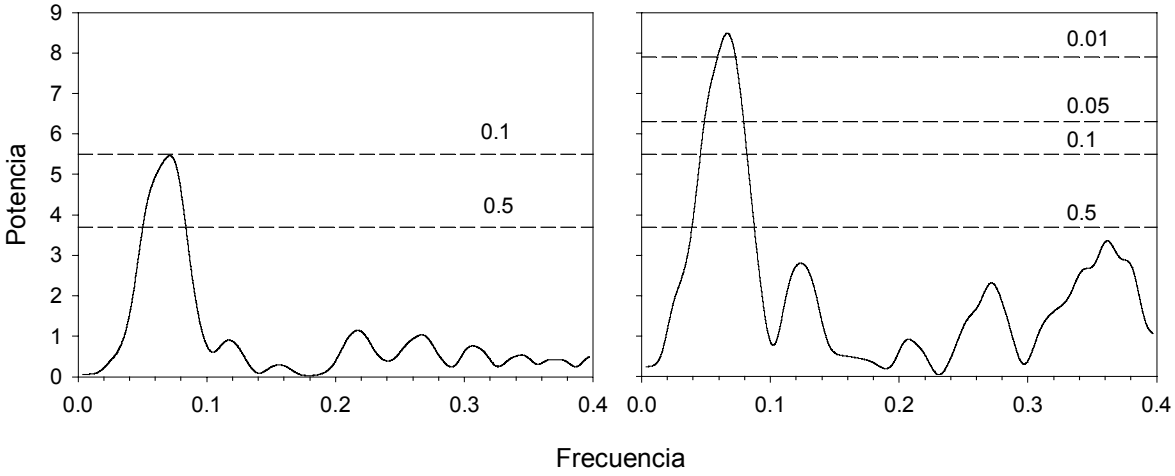


Figura 1.14. Periodogramas de Lomb-Scargle calculados para los residuos de la malla 3 (izquierda) y de todas las mallas (derecha). Las líneas discontinuas indican niveles de significación aproximados. La frecuencia es la inversa del periodo.

Los modelos ajustados de forma independiente a los semivariogramas de cada especie (Tabla 1.8) mostraron valores moderados y altos de dependencia espacial (DPE) para *S. tenacissima*, *B. retusum* y *G. alypum*, con independencia de la resolución utilizada. Para *A. cytisoides* y los caméfitos, la DPE se redujo sensiblemente o dejó de detectarse con la malla 1, de menor resolución. Los modelos ajustados a los datos de la malla 3 identificaron para todas las especies un rango corto de unos 2-4 m que, en general, aumentó al disminuir la resolución (Tabla 1.8). Para *A. cytisoides* y *G. alypum*, los datos se ajustaron bien a modelos con un segundo rango de 15-18 y 19-25 m respectivamente. A la menor de las resoluciones, no se detectó en estas especies autocorrelación a pequeña escala, presentando los modelos ajustados un único rango.

El modelo de corregionalización se ajustó satisfactoriamente al conjunto de semivariogramas experimentales (Figura 1.13). Para *S. tenacissima*, *B. retusum* y los caméfitos, la proporción de varianza explicada por el modelo aumentó conforme hizo lo propio la resolución. *Globularia alypum* mostró el patrón contrario y *A. cytisoides* apenas mostró variación. Los semivariogramas cruzados mostraron la evolución con la distancia de la covariación espacial entre las especies estudiadas (Figuras 1.15, 1.16 y 1.17). Según los resultados obtenidos con la malla 1, la distribución espacial de *S. tenacissima* mostró una relación negativa a distancias pequeñas con los patrones de *A. cytisoides* y caméfitos, que llegó a ser positiva a distancias superiores a 20 m. *Globularia alypum* presentó relaciones negativas con el resto de especies. La relación negativa entre *G. alypum* y *S. tenacissima*, *B. retusum* y *A. cytisoides* se incrementó con la distancia hasta alcanzar rangos comprendidos

entre los 12 y los 24 m. *Brachypodium retusum* y *A. cytisoides* presentaron una relación positiva que se incrementó con la distancia hasta estabilizarse a distancias de unos 12 m. Al aumentar la resolución, la mayor parte de las relaciones se hicieron menos evidentes, aunque se mantuvieron las negativas entre los patrones de *G. alypum* y los del resto de especies y entre las distribuciones espaciales de *S. tenacissima* y *B. retusum*. Es interesante destacar cómo las relaciones positivas entre *S. tenacissima* y *A. cytisoides* y entre *S. tenacissima* y los caméfitos desaparecieron en la malla 3. La asociación entre los patrones espaciales de *A. cytisoides* y *B. retusum* se atenuó sensiblemente con el aumento de resolución, aunque no llegó a mostrarse claramente negativa en ningún caso.

Tabla 1.8. Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas estandarizados. C_0 = "nugget", a_1 = primer rango (m) y a_2 = segundo rango (m), C_1 = varianza estructural para el primer rango, C_2 = varianza estructural para el segundo rango, DPE = dependencia espacial (%), S. t. = *Stipa tenacissima*, G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides*, C. s. = caméfitos. n = 100, 400 y 1600 para las mallas de muestreo 1 (5 x 5 m), 2 (2.5 x 2.5 m) y 3 (1.25 x 1.25 m) respectivamente.

Especie	Malla	Modelo	C_0	C_1†	C_2	a_1 ††	a_2	DPE‡
S. t.	1	Esférico	0.33	0.66	-	9.96	-	66.73
	2	Esférico	0.59	0.41	-	8.28	-	41.00
	3	Esférico	0.57	0.41	-	4.29	-	41.84
G. a.	1	Esférico	0.28	0.87	-	25.20	-	75.65
	2	Doble esférico	0.03	0.53	0.52	4.68	23.40	77.78
	3	Doble esférico	0.33	0.51	0.18	3.30	19.14	67.58
B. r.	1	Esférico	0.06	0.97	-	9.01	-	94.15
	2	Esférico	0.45	0.56	-	7.28	-	54.95
	3	Esférico	0.10	0.90	-	3.96	-	89.88
A. c.	1	Esférico	0.56	0.42	-	17.07	-	42.86
	2	Doble esférico	0.59	0.30	0.11	5.40	15.48	41.04
	3	Doble esférico	0.23	0.73	0.05	2.58	18.48	76.92
C. s.	1	- ‡‡	-	-	-	-	-	-
	2	Esférico	0.66	0.35	-	5.35	-	34.43
	3	Esférico	0.31	0.69	-	2.33	-	68.89

† En el modelo esférico representa la única varianza estructural existente.
†† En el modelo esférico representa el único rango existente.
‡ Calculada conforme a la ecuación 1.13 (página 48).
‡‡ No se encontró estructura espacial evidente, por lo que no se ajustó ningún modelo.

De la comparación de las correlaciones observadas y esperadas para las tres mallas de muestreo (Tabla 1.9), destaca el que los valores observados entre *G. alypum* y el resto de las especies fueron más negativos que los esperados atendiendo exclusivamente a sus valores de cobertura, lo que puso nuevamente de manifiesto la divergencia entre los patrones espaciales de *G. alypum* frente al resto. Las correlaciones observadas entre *A. cytisoides* y *B. retusum* fueron menos negativas que las esperadas, apuntalando la asociación positiva entre ambas especies sugerida por el modelo lineal de corregionalización.

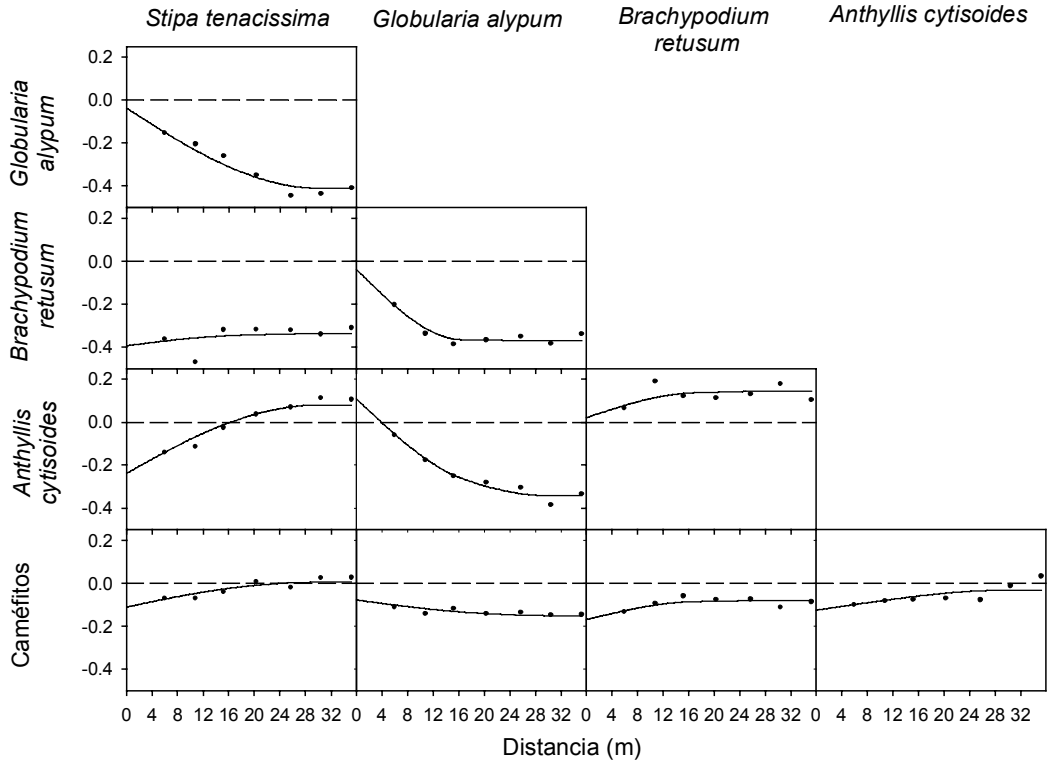


Figura 1.15. Semivariogramas cruzados (puntos) y modelo de corregionalización ajustado (línea continua) utilizando la malla de muestreo de 5 x 5 m. Los valores en el eje *y* representan la semivarianza.

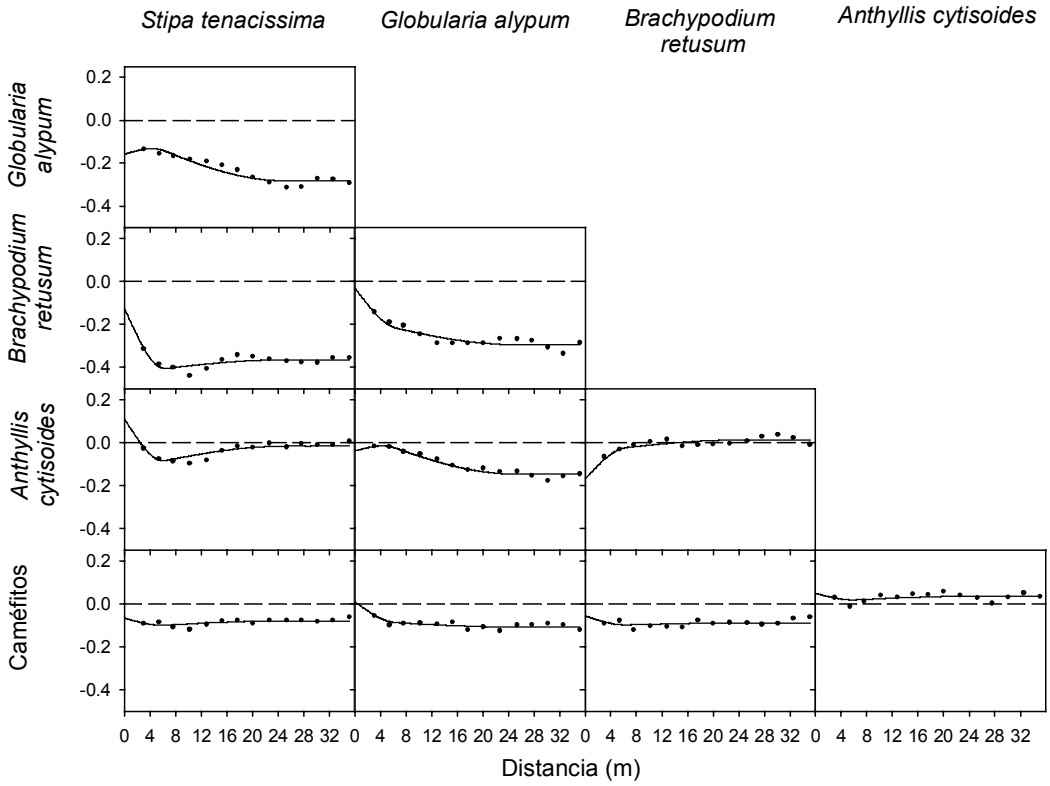


Figura 1.16. Semivariogramas cruzados (puntos) y modelo de corregionalización ajustado (línea continua) utilizando la malla de muestreo de 2.5 x 2.5 m. Los valores en el eje *y* representan la semivarianza.

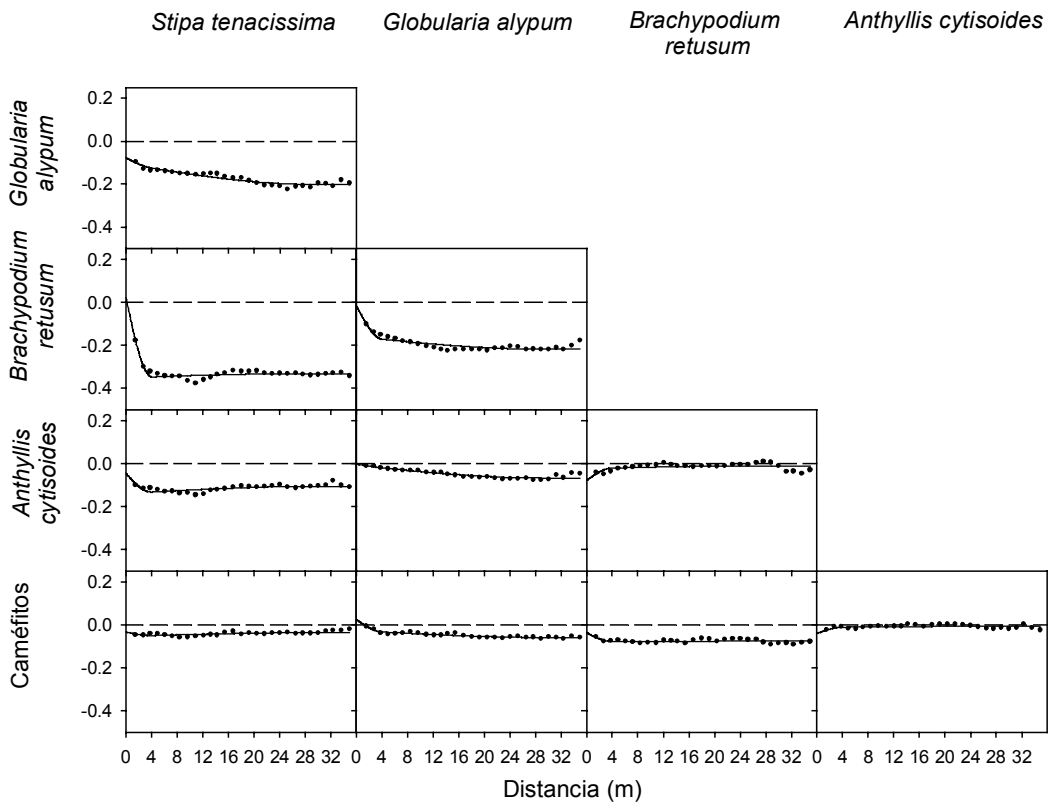


Figura 1.17. Semivariogramas cruzados (puntos) y modelo de corregionalización ajustado (línea continua) utilizando la malla de muestreo de 1.25 x 1.25 m. Los valores en el eje *y* representan la semivarianza.

Tabla 1.9. Matriz de correlaciones observadas y esperadas para las distintas mallas de muestreo evaluadas.

Malla 5 x 5 m	*Globularia alypum*	*Brachypodium retusum*	*Anthyllis cytisoides*	Caméfitos
Stipa tenacissima	-0.375	-0.337	0.064	0.022
Globularia alypum		-0.331	-0.295	-0.159
Brachypodium retusum			0.120	-0.091
Anthyllis cytisoides				-0.023
Malla 2.5 x 2.5 m				
Stipa tenacissima	-0.270	-0.367	-0.012	-0.073
Globularia alypum		-0.267	-0.137	-0.109
Brachypodium retusum			0.005	-0.086
Anthyllis cytisoides				0.033
Malla 1.25 x 1.25 m				
Stipa tenacissima	-0.198	-0.322	-0.096	-0.044
Globularia alypum		-0.210	-0.074	-0.053
Brachypodium retusum			-0.011	-0.073
Anthyllis cytisoides				-0.006
Esperadas				
Stipa tenacissima	-0.104	-0.205	-0.059	-0.040
Globularia alypum		-0.107	-0.131	-0.021
Brachypodium retusum			-0.061	-0.041
Anthyllis cytisoides				-0.012

El conjunto de relaciones espaciales entre las distintas especies puede ser analizado con mayor detalle mediante los coeficientes de correlación estructural (Tabla 1.10) y los círculos de correlación (Figura 1.18), que permiten el análisis independiente de las correlaciones a las escalas consideradas en el modelo de corregionalización: "nugget", primer rango y segundo rango. Las correlaciones estructurales correspondientes a la escala de segundo rango mostraron relaciones marcadamente positivas de todas las especies entre sí (Tabla 1.10), excepto las combinaciones con *G. alypum* que, por el contrario, fueron siempre altamente negativas. Esta disociación entre los patrones de *G. alypum* y del resto de especies a la escala del rango mayor fue consistente para las tres resoluciones empleadas y fácilmente apreciable en los círculos de correlación (Figura 1.18). Las mismas relaciones positivas y negativas se observaron en la matriz correspondiente al primer rango para la malla de menor resolución ya que, en este caso, el primer rango es también un rango largo, de unos 16 m (Tabla 1.2). Las correlaciones estructurales para la escala definida por el primer rango en el caso de las mallas 2 y 3, correspondiente a un rango de unos 4 m (Figuras 1.16 y 1.17), mostraron un panorama diferente. Los patrones de *B. retusum* y *A. cytisoides* se relacionaron positivamente, mientras que el patrón de *S. tenacissima* mostró correlaciones negativas con el resto de las especies, especialmente con *B. retusum* y *A. cytisoides* (Tabla 1.10, Figura 1.18). Las correlaciones a distancias nulas, o escala de "nugget", fueron mayoritariamente negativas, tal como refleja la distribución dispersa de todas las especies en los círculos de correlación de esta escala (Figura 1.18). En los círculos correspondientes a todo el conjunto de datos (marcados como "Total" en la Figura 1.18) destacan, fundamentalmente, la disociación del patrón de *G. alypum* y, con menor intensidad, la asociación negativa entre los patrones de *B. retusum* y *S. tenacissima*.

Tabla 1.10. Matriz de correlaciones estructurales entre las distintas especies evaluadas para las tres mallas de muestreo utilizadas. G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides*, C. s. = caméfitos.

		1.25 x 1.25 m				2.5 x 2.5 m			
		G. a.	B. r.	A. c.	C. s.	G. a.	B. r.	A. c.	C. s.
Nugget	*Stipa tenacissima*	-0.167	0.083	-0.081	-0.055	-0.438	-0.256	0.186	-0.100
	Globularia alypum		-0.064	-0.004	0.043		-0.103	-0.103	0.019
	Brachypodium retusum			-0.263	-0.114			-0.332	-0.099
	Anthyllis cytisoides				-0.060				0.070
Primer rango	*Stipa tenacissima*	-0.069	-0.607	-0.240	-0.059	0.276	-0.727	-0.755	-0.172
	Globularia alypum		-0.262	-0.016	-0.172		-0.300	0.243	-0.288
	Brachypodium retusum			0.105	-0.091			0.297	-0.135
	Anthyllis cytisoides				0.097				-0.155
Segundo rango	*Stipa tenacissima*	-0.846	0.483	0.898	0.724	-0.913	0.992	0.999	0.724
	Globularia alypum		-0.643	-0.695	-0.619		-0.957	-0.920	-0.381
	Brachypodium retusum			0.414	0.124			0.994	0.633
	Anthyllis cytisoides				0.374				0.712

		5 x 5 m			
		G. a.	B. r.	A. c.	C. s.
Nugget	*Stipa tenacissima*	-0.095	-0.552	-0.362	-0.137
	Globularia alypum		-0.096	0.296	-0.172
	Brachypodium retusum			0.031	-0.210
	Anthyllis cytisoides				-0.169
Primer rango	*Stipa tenacissima*	-0.234	0.588	0.567	0.760
	Globularia alypum		-0.858	-0.527	-0.070
	Brachypodium retusum			0.401	0.573
	Anthyllis cytisoides				-0.074
Segundo rango	*Stipa tenacissima*	-0.911	0.643	0.997	0.722
	Globularia alypum		-0.270	-0.874	-0.373
	Brachypodium retusum			0.704	0.994
	Anthyllis cytisoides				0.777

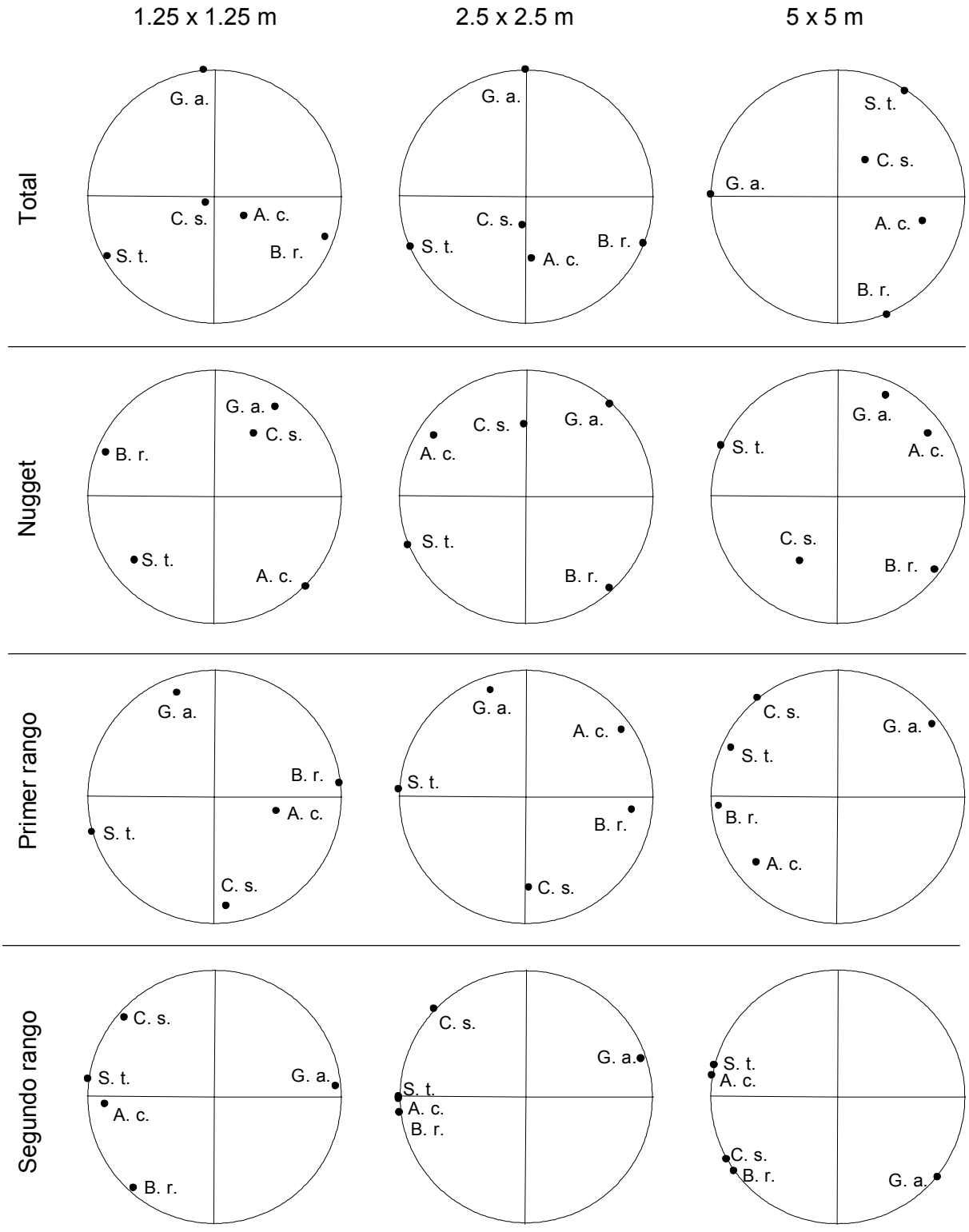


Figura 1.18. Círculos de correlación para las distintas mallas de muestreo y matrices definidas en el modelo lineal de corregionalización. S. t. = *Stipa tenacissima*, G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides* y C. s. = caméfitos.

1.4. Discusión

La utilización combinada de varias técnicas de análisis espacial y mallas de muestreo ha permitido conocer numerosos aspectos de la distribución espacial de la vegetación en los espartales estudiados. La técnica de Burguess & Webster resalta la distribución tipo mosaico de la cubierta vegetal, con un tamaño medio de mancha de aproximadamente 1 m y una organización espacial bastante isotrópica. Las probabilidades de transición entre clases de manchas destacan el papel del suelo desnudo como matriz más o menos continua en la que se insertan las manchas vegetadas. El análisis SADIE refleja esta estructura en mosaico, identificando la agrupación significativa de la cobertura de todas las especies a pequeña escala, que se manifiesta en las mallas de mayor resolución. SADIE distingue además entre *S. tenacissima*, *A. cytisoides* y *G. alypum*, que presentaron otros niveles de agregación apreciables a menor resolución, y *B. retusum* y caméfitos, que muestran una distribución aleatoria, no estructurada, cuando se emplean unidades de muestreo de 5 x 5 m. El análisis geoestadístico capta una mayor riqueza de matices en la estructura espacial de las especies evaluadas. Así, detecta un componente periódico en la distribución de *S. tenacissima* y mide una segunda escala de autocorrelación para *A. cytisoides* y *G. alypum*. El ajuste conjunto de un modelo de corregionalización a los datos refleja un patrón común de variación para las especies presentes. Este hecho supone la existencia de un patrón subyacente de alguna propiedad ambiental que determina los patrones de la vegetación o, alternativamente, refleja la dominancia de la distribución espacial de alguna de las especies – o de alguna asociación de ellas– sobre el resto de patrones. La hipótesis inicial de trabajo se corresponde más o menos con la segunda posibilidad, referida a la influencia del patrón de *S. tenacissima* sobre los demás. No obstante, los resultados de los análisis de asociación entre los patrones específicos no confirmaron esta idea. Por otra parte, estos análisis manifiestan de forma consistente la asociación positiva entre los patrones de *B. retusum* y *A. cytisoides* y la asociación negativa entre la distribución espacial de *G. alypum* y del resto de las especies.

1.4.1 Características del patrón espacial de las especies presentes en los espartales evaluados

El patrón espacial de la vegetación en los espartales guarda ciertas similitudes con el de la vegetación bandeada –"tiger-bush"– o distribuida en manchas –"spotted pattern"–,

descritas en numerosas zonas áridas y semiáridas de Australia, el Sahel africano, Méjico y el oeste de los Estados Unidos (Valentin et al. 1999, Aguiar & Sala 1999). Se han propuesto numerosas hipótesis para explicar la formación de estos patrones tan característicos que, no obstante, no han permitido alcanzar todavía un consenso sobre su origen. Así, Boalger & Hodge (1962) atribuyeron la presencia de las bandas de vegetación a las variaciones de textura del suelo. Valentin et al. (1999) sugieren que el patrón espacial de este tipo de vegetación está relacionado con la pendiente y con los flujos de agua asociados. HilleRisLambers et al. (2001) proponen que la interacción entre densidad de vegetación e infiltración es el principal proceso causante de la distribución espacial de la vegetación. Otros autores argumentan que estos mosaicos son el resultado de la dinámica intrínseca de las plantas (Thiery et al. 1995, Lefever & Lejeune 1997, Couteron & Lejeune 2001), o de la combinación de ésta con perturbaciones como el fuego o el pastoreo (Kellner & Bosch 1992, Jeltsch et al. 1997, Bromley et al. 1997). Von Hardenberg et al. (2001) sugieren que la combinación de la pendiente, la precipitación y la capacidad de las plantas para captar agua de las zonas desnudas pueden propiciar la aparición de estos patrones.

Puigdefábregas & Sánchez (1996) han analizado el patrón espacial de *S. tenacissima* en una parcela de 230 x 190 m situada en Almería mediante técnicas geoestadísticas. Los semivariogramas obtenidos por estos autores mostraron un efecto hoyo a distancias de 1.5-3 m, indicando la presencia de un patrón regular en la distribución de esta especie. Estos autores observaron una relación entre el patrón espacial de *S. tenacissima* y la topografía, comprobando que los principales procesos que condicionaban la distribución espacial de *S. tenacissima* fueron la topografía y los flujos de agua y sedimentos asociados. Así, han propuesto que, en zonas de moderada pendiente, las macollas de *S. tenacissima* tienden a disponerse de forma paralela a las curvas de nivel, lo que origina la formación de un patrón espacial regular. Esta distribución maximiza la capacidad de la vegetación para captar agua y sedimentos procedentes de los flujos de escorrentía, vitales para su mantenimiento. Si la pendiente aumenta, esta disposición tiende a romperse como consecuencia del incremento en la escorrentía y en el transporte de sedimentos, originando la formación de bandas en el sentido de la pendiente (Puigdefábregas et al. 1999).

Los resultados obtenidos en el presente estudio concuerdan en líneas generales con los de Puigdefábregas & Sánchez (1996). El análisis de la anisotropía no mostró la presencia de este fenómeno en Aguas y Marquesa, lo que sugiere que la vegetación se distribuye de una manera regular, optimizando la captación del agua procedente de la escorrentía. Los semivariogramas obtenidos para *S. tenacissima* en Aguas indicaron la presencia de un patrón

regular en la distribución de esta especie, apoyando también esta afirmación. No obstante, la anisotropía encontrada en Hotel, bajo condiciones de pendiente similares a las del resto de parcelas, sugiere la existencia de otros factores que pueden estar controlando el patrón espacial de la vegetación en este espartal. Esta anisotropía podría estar originada por la presencia de afloramientos rocosos superficiales, distribuidos principalmente en la dirección de máxima anisotropía (NW-SE), que pueden condicionar el reclutamiento y crecimiento de las plantas y originar la distribución observada.

Por lo que respecta al resto de especies, el patrón espacial de *G. alypum* en Aguas presentó un elevado grado de agregación y dependencia espacial. Los semivariogramas y los mapas del índice *v* mostraron, además, asociaciones a pequeña escala entre individuos de esta especie. Lloret (1998) ha descrito agrupaciones similares para *G. alypum* en matorrales de Cataluña. Estas agregaciones podrían están promovidas por los mecanismos de dispersión de las semillas (Zammit & Zedler 1988, Parker & Kelly 1989) o por la disponibilidad de microambientes favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Owens et al. 1995, Harrison 1997), aspectos que no pueden ser discriminados en este estudio. *Anthyllis cytisoides* mostró un comportamiento similar. Haase et al. (1997) estudiaron el patrón espacial de esta especie en matorrales desarrollados sobre campos de cultivo abandonados de Almería. Conforme a lo observado en este estudio, estos autores encontraron patrones de distribución agregados a distancias de 0.5, 2 y 3 m. Los patrones espaciales observados para *B. retusum* pueden estar relacionados con su estrategia reproductiva, ya que esta especie se reproduce principalmente por vía vegetativa, ocurriendo la reproducción sexual únicamente después de perturbaciones como los incendios (Caturla et al. 2000). En los caméfitos, sólo la malla de muestreo de mayor resolución permitió detectar con cierta claridad su distribución espacial. El rango encontrado indicó que los individuos se asociaron únicamente a distancias muy cortas, lo que puede deberse a la existencia de agregaciones de individuos jóvenes cerca de ejemplares adultos, tal como encontró Lloret (1998) con *F. thymifolia* y *F. ericoides*, dos de los caméfitos presentes en la zona de estudio, en matorrales de Cataluña.

1.4.2. Relaciones espaciales entre las distintas especies

Los resultados obtenidos con las tres técnicas de análisis espacial coinciden en señalar la existencia de una clara disociación entre la distribución espacial de *G. alypum* y la del resto de especies que componen los espartales estudiados, lo que sugiere la presencia de una

relación de interferencia entre ellas. Las hojas de *G. alypum* son ricas en flavonoides, glucósidos y ácidos fenólicos (Rivera & Obón 1991), por lo que es posible que los patrones observados estén mediados por interacciones alelopáticas (Mahall & Callaway 1991, Escudero et al. 2000, Ridenour & Callaway 2001). La disociación registrada contrasta con las observaciones de García-Fayos & Gasque (en prensa), quienes encontraron una asociación positiva y significativa entre *G. alypum* y las pequeñas terrazas que se forman en la parte superior de *S. tenacissima* en un espartal situado en los alrededores de Finestrat (Alicante, 38º 33´N, 0º 11´W, 106 m altitud). Dado que el carácter descriptivo de los análisis realizados no permite obtener una evidencia directa de los mecanismos implicados en los patrones espaciales observados, serán necesarias nuevas experiencias para evaluar las posibles interacciones alelopáticas entre *G. alypum* y el resto de especies estudiadas, así como para analizar las causas de las discrepancias de los resultados obtenidos con los de García-Fayos & Gasque (en prensa).

Al igual que ocurrió con las relaciones entre *G. alypum* y el resto de las especies, los tres métodos empleados revelaron la existencia de una asociación entre los patrones espaciales de *B. retusum* y *A. cytisoides*, que pudo deberse a una interacción facilitativa entre ambas. Es interesante apuntar que, en Aguas, el 46 % del total de manchas de *A. cytisoides* estuvieron en contacto con *B. retusum* y, de éstas, el 91 % se encontraban completamente confinadas por esta herbácea. Asimismo, el diámetro de estas últimas fue más pequeño que el de aquellas que únicamente estaban en contacto con esta herbácea (datos no mostrados). Si bien estos datos no permiten establecer conclusiones firmes al respecto, sugieren que *B. retusum* puede estar facilitando el establecimiento de plántulas de *A. cytisoides* en el espartal evaluado. El suelo existente debajo de *B. retusum* presenta más materia orgánica, mayor estabilidad de agregados y actividad microbiana que el de las zonas desnudas (Roldán et al. 1994, Cerdà 1998). Esta mejora en las condiciones edáficas, junto a la disminución de la radiación, puede favorecer el establecimiento de plántulas de *A. cytisoides* debajo de individuos de *B. retusum*. En matorrales de Almería, Haase et al. (1997) encontraron una asociación espacial entre *A. cytisoides* y *Artemisia barrelieri* a distancias de 0.25-0.5 m. Estos autores postularon que la sombra proporcionada por los ejemplares adultos de esta última especie disminuían el estrés ambiental del medio, facilitando así la implantación de *A. cytisoides*.

Dada la importancia que *A. cytisoides* y *B. retusum* tienen en las zonas semiáridas mediterráneas (Haase et al. 1997, Caturla et al. 2000), la asociación encontrada podría tener una especial relevancia en las tareas de restauración de estos ambientes. *Brachypodium*

retusum es una especie capaz de recuperar rápidamente su biomasa y cobertura después de una perturbación (Caturla et al. 2000). De confirmarse la facilitación que sugieren los análisis realizados, ésta podría utilizarse para propiciar la introducción de *A. cytisoides* en estos lugares. Dado que esta especie es capaz de fijar nitrógeno atmosférico y de formar asociaciones simbióticas tanto con bacterias del género *Rhizobium* como con micorrizas (Requena et al. 1996), su introducción podría mejorar las propiedades edáficas a medio-largo plazo (Bochet et al. 1999). Sería recomendable la realización de experimentos manipulativos para determinar las características y factores determinantes de la asociación observada entre *A. cytisoides* y *B. retusum*, así como para explorar su posible utilización en las actividades de restauración.

Contrariamente a lo esperado inicialmente, no se observó una clara asociación positiva entre los patrones espaciales de *S. tenacissima* y los del resto de especies evaluadas. Así, en Aguas, sólo se apreció una asociación positiva entre la distribución de *S. tenacissima* y la del resto de especies (exceptuando a *G. alypum*) cuando se utilizó la malla de 5 x 5 m. Al aumentar la resolución, sólo la asociación entre *S. tenacissima* y *A. cytisoides* a las distancias definidas por el segundo rango del modelo lineal de corregionalización fueron evidentes. Todo esto sugiere que las asociaciones positivas podrían estar reflejando la distribución de características edáficas y topográficas de la zona de estudio, más que una interacción biótica mediada por las modificaciones ambientales que promueve el desarrollo de *S. tenacissima*. Por otra parte, *S. tenacissima* y *B. retusum* mostraron cierta relación negativa entre sus patrones, especialmente a escalas pequeñas. Si bien los datos no apuntan a una exclusión clara, si parecen sugerir cierto resparto del espacio entre las dos especies dominantes. La falta de afinidad a distancias cortas entre los patrones de *S. tenacissima* y del resto de especies, sugerida tanto por el modelo linear de corregionalización como por SADIE, y la aparente disociación entre los patrones de *S. tenacissima* y *B. retusum*, pueden estar en parte determinadas por la naturaleza de los datos y el tipo de muestreo. En condiciones naturales es frecuente cierto solapamiento en la vertical de los doseles de especies diferentes. Por ejemplo, es frecuente encontrar individuos de *B. retusum* creciendo bajo el "paraguas" de las macollas de *S. tenacissima*. Estos hechos no se consideraron en la adquisición de datos para generar la cartografía de la vegetación. También es posible que la escala a la que se producen las interacciones positivas propiciadas por el desarrollo de las islas de fertilidad alrededor de *S. tenacissima* sea más pequeña que la mayor resolución empleada en este estudio. Así, García-Fayos & Gasque (en prensa), observaron una asociación positiva y significativa entre distintas

especies arbustivas y las pequeñas terrazas que se forman en la parte superior de *S. tenacissima* en espartales del sudeste peninsular.

El modelo lineal de corregionalización reveló la existencia de una disociación entre los caméfitos y el resto de especies presentes en Aguas a las distancias definidas por el primer rango en las mallas 2 y 3. Estas observaciones contrastan con las de García-Fayos & Gasque (en prensa), quienes observan una asociación positiva entre varias especies incluidas dentro de esta categoría (*T. vulgaris*, *F. ericoides* y *F. thymifolia*) y *S. tenacissima*. Los patrones observados pueden deberse a la utilización de una única categoría para describir el patrón espacial de varias especies, que puede enmascarar patrones espaciales específicos, aunque también es probable que puedan deberse a las características ecológicas de los caméfitos. Estas especies pioneras son capaces de colonizar zonas abiertas gracias a sus características reproductivas y fisiológicas (Bazzaz 1979, Fenner 1987), por lo que su establecimiento sería hasta cierto punto independiente de la mejora en las condiciones edáficas y microclimáticas propiciada por la vegetación existente.

1.4.3. Efecto del tamaño de la malla de muestreo

A la hora de evaluar el efecto de la resolución en los patrones espaciales encontrados y de identificar el tamaño de la unidad de muestreo idóneo para las características de la vegetación es conveniente tener en cuenta algunas consideraciones. En primer lugar, dicho tamaño debería ser más grande que el de un individuo de la especie de interés y del mismo tamaño, o preferiblemente menor, que las estructuras que resultan de un proceso unitario a detectar como, por ejemplo, una mancha o agrupación de organismos (Fortin et al. 1989, Legendre & Legendre 1998). Asimismo, el intervalo de muestreo, o distancia entre puntos de muestreo consecutivos, debería ser menor que la distancia media entre estas estructuras (Legendre & Legendre 1998). Si la unidad de muestreo es muy grande se detectarán asociaciones positivas debido a que especies con los mismos requerimientos de hábitat aparecerán en las mismas unidades de muestreo, no correspondiendo estas asociaciones a interacciones de tipo facilitativo. Por el contrario, si ésta es muy pequeña, la presencia de pocos individuos puede limitar la detección de asociaciones significativas entre las especies (Jonsson & Moen 1998).

Así pues, la idoneidad de las mallas de muestreo utilizadas en Aguas debe considerarse en función de las diferencias en el tamaño que presentan las distintas especies que componen el espartal estudiado. En el caso de *S. tenacissima* y *B. retusum*, existieron

cuadrados de muestreo en la malla de mayor resolución, malla 3, con una cobertura del 100 %, bien su frecuencia fue inferior al 0.5 % del total en ambas especies. La utilización de esta malla no es adecuada para describir la covariación de *S. tenacissima* o *B. retusum* con otras especies. La falta de agrupaciones de individuos a escalas pequeñas y los resultados tanto de los semivariogramas individuales como de las correlaciones estructurales sugieren que la malla de menor resolución, malla 1, es la más apropiada para el análisis de la distribución espacial de *S. tenacissima* y *B. retusum*. No obstante, para *G. alypum* y *A. cytisoides* esta malla no permitió detectar las agregaciones a pequeña escala encontradas en estas especies, lo que aconseja utilizar una resolución mayor. Los resultados obtenidos con las mallas 2 y 3 fueron similares, siendo ambas válidas para su análisis espacial. Por su parte, la distribución aleatoria observada en los caméfitos en la malla 1 puede ser explicada por el pequeño tamaño de estos arbustos en comparación con el de las unidades muestrales. El diámetro de las manchas para esta categoría fue de 31.1 ± 12 cm (media ± desviación estándar, n = 143) y más del 82 % de las mismas tuvo un diámetro inferior a 40 cm. Para esta categoría, sólo la malla 3 permitió detectar con cierta claridad su distribución espacial, siendo la más recomendable para este fin.

Los resultados presentados en este capítulo ponen de manifiesto la utilidad de la aproximación empleada cuando en la comunidad vegetal objeto de interés intervienen especies de tamaño contrastado y el método de muestreo se basa en la utilización de unidades de área determinada. No obstante, la detección de procesos y patrones espaciales que son dependientes de la escala suele requerir la toma de datos a un nivel de resolución muy elevado y sobre un área grande (Rietkerk et al. 2002), lo cual no siempre es posible debido a los costes asociados al muestreo. Por consiguiente, la elección a priori del tamaño mínimo de la unidad de muestreo y de la superficie total a analizar es inevitable en muchos casos. Para reducir la subjetividad de este proceso es necesario tener un conocimiento claro sobre la escala a la que operan los procesos a detectar, lo que pone de manifiesto la importancia de los estudios preliminares, así como del conocimiento del tamaño y características ecológicas de las especies que componen la comunidad objeto de estudio.

1.4.4. Idoneidad de los métodos utilizados

El método de Burgess & Webster resume algunas características básicas de la distribución espacial de la vegetación y da una visión global del tipo de patrón. La distribución de tamaños de las manchas vegetadas y la estimación de la anisotropía pueden ser

de gran utilidad a la hora de comparar de una manera rápida y sencilla la distribución espacial de la vegetación en diferentes lugares, así como para evaluar los cambios temporales en el patrón espacial de un mismo sitio. Asimismo, las probabilidades de transición permiten estimar la asociación entre las distintas especies que forman parte de una comunidad. Esta técnica presenta diversos atractivos por su simplicidad de uso y la facilidad con que se interpretan los resultados que produce. Además, la utilización de transectos facilita notablemente la fase de adquisición de datos, a la vez que elimina los problemas asociados con la selección de un tamaño de unidad muestral apropiado, inherentes al resto de metodologías evaluadas. Como posible mejora de esta técnica, el análisis de las probabilidades de transición podría incorporar las pruebas estadísticas necesarias para establecer si son diferentes de los valores esperados según la frecuencia de cada una de las especies.

El método SADIE permite detectar la desviación respecto a la aleatoriedad en la distribución espacial de la vegetación, proporcionando diversos índices que pueden utilizarse para realizar tests estadísticos formales. Como complemento a estos índices, los mapas de v reflejan la localización espacial y dimensiones de las manchas y los claros, proporcionando información visual complementaria que puede facilitar la interpretación de los resultados (Diggle 1983). Entre las principales virtudes de SADIE se encuentran su simplicidad de uso, su sencilla base matemática y la utilización de tests estadísticos para evaluar la significación de los patrones espaciales observados. Dado que es un método desarrollado para el análisis de conteos, su aplicación en el estudio de atributos como la cobertura de la vegetación requiere que los datos cuantitativos sean categorizados, proceso que lleva asociado una pérdida de información. También es necesario establecer cuadrados de muestreo, con la problemática asociada a la elección de su tamaño. Por otro lado, la significación estadística de los coeficientes de correlación entre las distintas especies plantea ciertos problemas por la autocorrelación y la falta de normalidad en los datos. Si bien éstos pueden solventarse de manera satisfactoria con la aproximación seguida en este capítulo, futuras versiones de la técnica deberían incorporar la estructura espacial presente en los datos durante la generación de las permutaciones.

El análisis geoestadístico seguido en este capítulo presenta como principal atractivo la variedad y el detalle de la información que ofrece. Los semivariogramas proporcionan información sobre los cambios con la distancia en el patrón espacial de las especies por separado, así como en la covariación entre pares de especies. El rango proporcionado por esta herramienta geoestadística puede ser utilizado también para planear futuros muestreos que

requieran independencia entre las unidades muestrales. El modelo de corregionalización permite comprobar hasta que punto las distintas especies de la comunidad presentan un patrón de variación espacial común, así como un análisis independiente de las correlaciones espaciales entre ellas a las escalas de interés mediante las correlaciones estructurales. Frente al resto de metodologías introducidas, su base matemática es compleja, requiriendo su empleo de ciertos conocimientos previos sobre álgebra de matrices y programación. Al igual que SADIE, plantea también los problemas asociados al tamaño de la unidad muestral.

La utilización de mapas digitales y sistemas de información geográfica (SIG) en Ecología se está incrementando notablemente en los últimos años (e. g. Moilanen & Slanski 1998, Morris & Boerner 1998, Payn et al. 1999), pero el análisis de la vegetación utilizando estas técnicas se ha centrado en la estimación de la producción vegetal (Cyr et al. 1995, Paruelo & Lauenroth 1995, Paruelo al. 1997) y en la creación de mapas (Goodchild 1994, Baker & Weisberg 1997, Nilsen et al. 1999), existiendo pocos ejemplos donde se ha realizado algún tipo de análisis espacial (Brugam & Patterson 1996, Fransen et al. 1998). A pesar de la creciente importancia y disponibilidad de mapas digitales, existe una falta de métodos específicos para estudiar los patrones espaciales de la vegetación a partir de este tipo de datos (Dale 1999). Las técnicas utilizadas en el presente capítulo permiten aprovechar el potencial de los SIG para la adquisición y tratamiento de los datos, por lo que pueden ser prometedoras en el futuro para analizar este tipo de información.

Los tres métodos empleados en este capítulo han proporcionado resultados coincidentes en líneas generales y permiten caracterizar satisfactoriamente el patrón de la vegetación en zonas semiáridas de cobertura discontinua. Con el fin de evaluar con más rigurosidad su potencialidad para el análisis de este tipo de vegetación, sería interesante comparar en futuros estudios los resultados obtenidos en este capítulo con los proporcionados por otras técnicas de análisis espacial existentes en la actualidad.

1.5. Conclusiones

1. Los espartales evaluados presentan una distribución de la vegetación en mosaico. Este patrón fue claramente isotrópico en Aguas y Marquesa, sugiriendo que la vegetación en estas zonas se distribuye de una manera regular para optimizar la captación de los flujos de agua procedentes de la escorrentía, conforme a las hipótesis planteadas por Puigdefábregas & Sánchez (1996).
2. El modelo lineal de corregionalización ajustado a los datos refleja la existencia de un patrón común de variación para las especies estudiadas. Los resultados no apoyan la idea de que este patrón esté promovido por *S. tenacissima*, por lo que es posible que exista alguna propiedad ambiental que esté determinando la distribución espacial de la vegetación en su conjunto.
3. El análisis de la covariación sugiere la presencia de una relación de interferencia entre *G. alypum* y el resto de especies, así como una asociación positiva entre *B. retusum* y *A. cytisoides*. Esta última podría ser utilizada en las tareas de restauración de zonas semiáridas degradadas.
4. La idoneidad de la malla de muestreo depende del tamaño de la especie objeto de estudio. Para *S. tenacissima* y *B. retusum*, la malla de 5 x 5 m se ha mostrado idónea, mientras que para los caméfitos es preferible una de mayor resolución (1.25 x 1.25 m en este estudio). Para *G. alypum* y *A. cytisoides*, las mallas de 2.5 x 2.5 m y 1.25 x 1.25 m proporcionaron resultados análogos.
5. Las tres técnicas de análisis espacial empleadas permiten caracterizar de manera satisfactoria el patrón espacial de la vegetación en zonas semiáridas de cobertura vegetal discontinua.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Capítulo 2

Análisis del patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales y su relación con la vegetación a distintas escalas en espartales

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

2.1. Introducción

2.1.1. Dinámica de la interacción suelo-vegetación en zonas semiáridas

La capacidad que tienen las plantas de alterar las condiciones ambientales en sus alrededores y modificar los flujos de recursos y energía dentro de los ecosistemas ha sido ampliamente reconocida (e. g. Zinke 1962, Binkley & Giardina 1998, Schlesinger & Pilmanis 1998, Burke et al. 1998, 1999). Numerosas investigaciones realizadas en zonas áridas y semiáridas han puesto de manifiesto las marcadas diferencias en las propiedades edáficas que se dan entre las manchas de vegetación y las zonas desnudas circundantes. Así, si se compara con los espacios desnudos contiguos, el suelo debajo de la vegetación suele presentar una mejor estructura (Abrahams & Parsons 1991, Danin 1991, Parsons et al. 1992, Angers & Caron 1998), más materia orgánica (Virginia & Jarrell 1983, Abrahams & Parsons 1991, Rostagno et al. 1991, Bochet et al. 1999), mayor capacidad de almacenamiento de agua y de infiltración (Joffre & Rambal 1993, Cerdà 1997, Cammeraat & Imeson 1999) y contenidos más elevados de nitrógeno (García-Moya & McKell, 1970, Lajtha & Schlesinger 1986, Garner & Steinberger 1989, Rostagno et al. 1991), fósforo (Wright & Honea 1986, Belsky et al. 1993) y otros nutrientes (Rostagno et al. 1991, Virginia & Jarrell 1983), así como un notable incremento en la actividad microbiana (Mazzarino et al. 1991, Gallardo & Schlesinger, 1992, Smith et al. 1994). Junto con esta mejora en las condiciones edáficas, la vegetación también es capaz de mejorar la condiciones microclimáticas respecto a los espacios desnudos, disminuyendo la radiación incidente, la temperatura del suelo y la demanda evaporativa (Breshears et al. 1998, Moro et al. 1997a).

Todos estos cambios favorecen la formación de "islas de fertilidad" (Charley & West 1975, Virginia & Jarrell 1983, Garner & Steinberger 1989), denominadas también como "islas de recursos" (Reynolds et al. 1999), en las zonas vegetadas. Estas acumulaciones de recursos, que incrementan la productividad y diversidad de los ecosistemas semiáridos (West 1989, Boeken & Sachack 1994, Aguiar & Sala 1999), presentan su propia dinámica interna, con una fase inicial caracterizada por el establecimiento y crecimiento de las plantas dominantes, generalmente arbustos o especies herbáceas perennes capaces de formar macollas, una fase de madurez donde el crecimiento de estas especies va generando las modificaciones que van a originar la concentración de los recursos y otra de senescencia, caracterizada por la muerte de la planta dominante y la progresiva degradación del

microambiente generado (Aguiar & Sala 1999). El tamaño y la dinámica interna de estas zonas juega un papel muy importante en los flujos de materia y energía en zonas semiáridas a diversas escalas, desde el individuo (Halvorson et al. 1994, Reynolds et al. 1999) hasta el ecosistema, condicionando la estructura, función y estabilidad de estos últimos (Schlesinger et al. 1990, Halvorson et al. 1991). A su vez, la formación, mantenimiento y dinámica de las "islas de recursos" depende de los flujos de agua, sedimentos y semillas procedentes de las zonas desnudas (Aguiar & Sala 1999). La presencia en los primeros centímetros de suelo de costras físicas y biológicas, rocas, turrícolas y raíces puede jugar un importante papel en dichos flujos (e. g. Campbell et al. 1989, Oades 1993, Poesen & Lavee 1994, Belnap et al. 2001).

Uno de los componentes de la superficie del suelo que ha despertado mayor interés en los últimos años es la costra biológica formada por bacterias, cianobacterias, algas, musgos y líquenes (West 1990). Esta costra puede suponer una importante fuente de carbono y nitrógeno (Beymer & Klopatek 1991, Evans & Ehleringer 1993), incrementa la estabilidad del suelo (Belnap & Gardner 1993) y promueve flujos de agua y sedimentos que pueden ser utilizados por la vegetación (Boeken & Shachack 1994, Eldridge et al. 2000a). También afecta de manera directa a las plantas vasculares influyendo en su establecimiento (e. g. Eckert et al. 1986, Mallik et al. 1988, Huang & Gutterman 1998, Prasse & Bornkamm 2000), contenido nutricional (Belnap & Harper 1995, Harper & Belnap 2001) y estado hídrico (DeFalco et al. 2001).

Los líquenes son importantes constituyentes de la costra biológica y usualmente aparecen en estadios tardíos de su desarrollo (West 1990, Eldridge & Greene 1994, Lange et al. 1997). En los últimos años se ha producido un notable aumento en el conocimiento de la ecofisiología, dinámica, taxonomía y distribución de los líquenes constituyentes de este tipo de costras en ecosistemas semiáridos (e. g. Lange et al. 1992, Eldridge 1996, Eldridge & Tozer 1997, Eldridge & Koen 1998, Eldridge et al. 2000b, Zaady et al. 2000). Los cambios microclimáticos y edáficos promovidos por el desarrollo de la vegetación pueden favorecer el desarrollo de especies que de otra forma no podrían sobrevivir a las condiciones climáticas adversas presentes en las zonas desnudas (Martínez Sánchez et al. 1994, Eldridge & Tozer 1997, Eldridge 1999). No obstante, la importancia de la interacción recíproca entre costras biológicas y plantas vasculares en medios semiáridos es poco conocida (Belnap et al. 2001).

Tal como se ha descrito en el apartado 1.1.2 (páginas 30-31), las macollas de *Stipa tenacissima* modifican las condiciones microambientales en sus inmediaciones, dando lugar a la formación de "islas de recursos". No obstante, las zonas desnudas o con baja densidad de

plantas vasculares están lejos de ser superficies pasivas. Diversos estudios han sugerido que el mantenimiento de la vegetación no es posible sin el aporte de agua procedente de la escorrentía que se origina en estas zonas (Puigdefábregas & Sánchez 1996, Puigdefábregas et al. 1999). Se conoce la interacción entre la distribución espacial de la vegetación y la dinámica de los flujos de agua, infiltración y sedimentos en estos ambientes. Sin embargo, el patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales en espartales semiáridos, así como su relación con el de la vegetación, no ha sido analizado hasta la fecha. La distribución espacial de las propiedades edáficas superficiales puede ser un elemento clave en la formación de los flujos de agua y nutrientes en ecosistemas semiáridos, siendo su identificación una cuestión de gran interés para entender la dinámica de estas áreas y establecer medidas adecuadas de gestión y restauración.

2.1.2. Hipótesis experimental y objetivos

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

En el presente capítulo se evalúan las relaciones existentes entre el patrón espacial de diversas propiedades edáficas superficiales y el de la vegetación en espartales semiáridos a dos escalas de observación: individuo y parcela. En el primer caso se analiza el efecto de *S. tenacissima* en las características edáficas superficiales (costra física y biológica, infiltración y penetometría), así como en la distribución espacial de los líquenes que forman parte de esta costra biológica. El análisis a escala de parcela se ha centrado en el estudio del patrón espacial de diversas propiedades edáficas superficiales de especial importancia en la definición de los flujos de escorrentía y de infiltración (costra física y biológica, musgo, turrícolas, fragmentos rocosos, raíces y pedregrosidad subterránea) y en la evaluación de las relaciones de estos patrones con los de la vegetación.

La hipótesis manejada en el presente capítulo es que la distribución de las propiedades edáficas superficiales en espartales semiáridos está relacionada con la de la *S. tenacissima* en las dos escalas consideradas (individuo y parcela). Las diferencias en esta distribución promovidas por el desarrollo de *S. tenacissima* pueden tener a su vez importantes implicaciones en la dinámica y funcionamiento de los espartales semiáridos. Los principales objetivos de este trabajo son:

1) Analizar las diferencias en las características edáficas superficiales (cobertura de costras físicas y biológicas, infiltración y compactación) entre el microambiente

proporcionado por *S. tenacissima* y las zonas desnudas que dominan el espacio entre las macollas.

2) Relacionar la cobertura de los distintos componentes de las costras biológicas con la infiltración superficial y la compactación.
3) Evaluar el efecto de *S. tenacissima* en el patrón espacial de los líquenes que forman parte de la costra biológica, así como en las interacciones entre ellos.
4) Explorar el patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales a escala de parcela y su relación con la distribución de la vegetación (*S. tenacissima* y *Brachypodium retusum*).

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Toma de datos

2.2.1.1. Escala de individuo

Las diferencias en las características edáficas superficiales (cobertura de costra física y biológica, infiltración y compactación del suelo) se evaluaron en Aguas. En diciembre de 2000, se seleccionaron aleatoriamente 9 microambientes esparto y claro en una zona no alterada previamente (Figura 2.1). El microambiente esparto se refiere a en la parte superior de las macollas de *S. tenacissima* (a menos de 15 cm del borde de la mata), correspondiendo con el microambiente "terraza" de Sánchez (1995). Se seleccionó esta parte de las macollas por ser la que presenta mejores condiciones edáficas y la principal receptora del agua procedente de la escorrentía (Sánchez 1995, Puigdefábregas & Sánchez 1996). El microambiente claro se localiza en las zonas desnudas, sin vegetación, existentes entre las matas. Previamente a la recogida de muestras se humedeció la superficie con agua destilada y la ayuda de un pulverizador. Una vez hecho esto, se recogió una muestra circular de la superficie del suelo (8.4 cm de diámetro, 1 cm de profundidad) en cada microambiente seleccionado con la ayuda de una placa de Petri y una espátula, intentando minimizar la alteración de la superficie del suelo recogido.

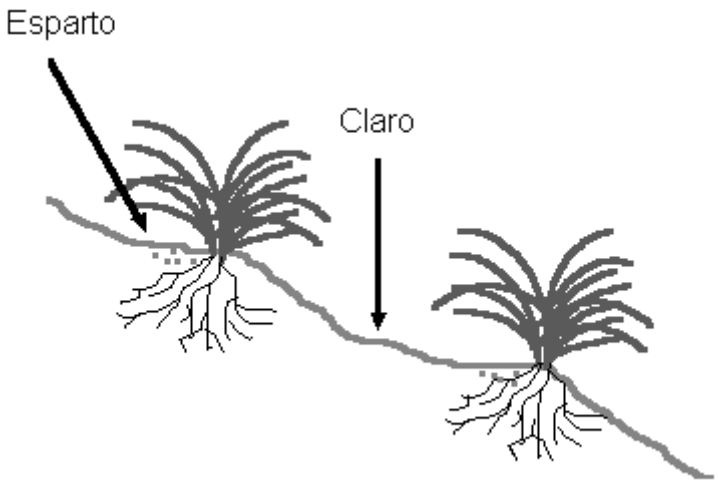


Figura 2.1. Localización de los microambientes de muestreo.

En las inmediaciones de cada muestra se evaluó la compactación del suelo mediante un penetrómetro portátil (modelo 06.06, Eijkelkamp, Giesbeek, Holanda). Debido a la elevada heterogeneidad espacial que normalmente presenta esta variable, se tomaron cinco medidas distribuidas al azar en cada microambiente muestreado, considerando la media para análisis posteriores. Paralelamente se recogió una muestra de suelo de 3 cm de profundidad para determinar su contenido en humedad por gravimetría en las inmediaciones de los puntos donde se determinó la penetometría. Tras su recolección, las muestras se pesaron en el laboratorio y se secaron a 105 ºC durante 24 horas, estimándose la humedad con el método gravimétrico.

Las muestras de costra biológica recogidas en el campo se trasladaron al laboratorio y se mantuvieron en una cámara de germinación (modelo MLR-350, SANYO, Japón) durante tres días bajo condiciones de temperatura e iluminación constantes (20 ºC y 300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ respectivamente). Pasado este tiempo se determinó la cobertura de los principales componentes de la costra biológica (musgos, líquenes y cianobacterias) y el suelo desnudo, utilizando un cuadrado de 25 cm^2 de superficie (5 x 5 cm) centrado en cada muestra. Éste se dividió en 100 subcuadrados de 0.5 x 0.5 cm y la cobertura se estimó mediante el método de muestreo puntual (100 puntos por muestra). La capacidad de infiltración se evaluó mediante el método propuesto por Zaady (1999) y descrito a continuación. Las muestras recogidas en el campo se traspasaron a placas de Petri en las que previamente se habían reaizado cinco orificios de 1 mm de diámetro en su base, de modo que la costra biológica quedara mirando hacia la parte superior de la placa. Una vez transferidas se irrigaron hasta que alcanzaron la capacidad de campo. Pasadas 24 horas, se insertaron en el centro de contenedores de 20 cm de altura y se añadió a cada una de ellas 100 mL de agua destilada, midiendo el tiempo que tardó la primera gota de agua en percolar a través de la muestra (Figura 2.2). Pasados 5 minutos se recogió toda el agua percolada con el fin de calcular la tasa de infiltración en cada muestra.

El efecto de *S. tenacissima* en el patrón espacial de los líquenes edáficos se evaluó en las parcelas La Torre, La Cueva y Colominas. Se seleccionaron para este estudio dos especies de líquenes: *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout. y *Squamarina cartilaginea* (With) P. James[9]. Ambas especies pueden encontrarse en zonas esteparias del sudeste peninsular (Martínez-Sánchez et al. 1994) y son las más abundantes en las parcelas estudiadas. Para evaluar el efecto de *S. tenacissima* en el patrón espacial de los líquenes se utilizó un muestreo aleatorio estratificado (Webster & Oliver 1990). Durante la primavera de 2000, se establecieron

[9] Con el fin de evitar confusiones con el nombre abreviado de *Stipa tenacissima*, se nombra a esta especie a lo largo de todo el capítulo con su nombre científico completo.

aleatoriamente cinco cuadrados de muestreo de 50 x 50 cm (0.25 m^2) por microambiente (esparto y claro) y parcela. Cada cuadrado se dividió en 100 subcuadrados de 5 x 5 cm, donde se evaluó la cobertura de las dos especies siguiendo la escala de Braun-Blanquet (1979; 0 = 0 %, 1 = 1-5 %, 2 = 6-25 %, 3 = 26-50 %, 4 = 51-75 %, 5 = 76-100 %). En uno y dos de los cuadrados de muestreo localizados en el microambiente esparto en La Cueva y La Torre respectivamente no se registró la presencia de *Squamarina cartilaginea*.

Figura 2.2. Detalle de una muestra de suelo con costra biológica a la que se está evaluando su capacidad de infiltración en el laboratorio.

2.2.1.2. Escala de parcela

El análisis espacial de las propiedades edáficas y su relación con la vegetación se llevó a cabo en Aguas. Las propiedades edáficas superficiales se describieron en la parcela de 50 x 50 m utilizada para el análisis de la vegetación (Figura 1.2, página 34) mediante un muestreo aleatorio estratificado (Webster & Oliver 1990). En otoño de 1998 se situaron aleatoriamente 294 puntos de muestreo en los microambientes esparto y claro (Figura 2.3). En cada uno de ellos se colocó un cuadrado de 25 x 25 cm y se evaluaron las siguientes propiedades: pavimento de fragmentos rocosos, costra física, turrícolas, costra biológica (cianobacterias y líquenes) y musgos. Se utilizó una escala semi-cuantitativa de 0 a 4 para la evaluación de la

cobertura de turrícolas (0 = 0 %; 1 = 1-25 %; 2 = 26-50 %; 3 = 51-75 %; 4 = 76-100 %), mientras que para el resto de variables se registró su presencia (1) o ausencia (0) dentro del cuadrado. Posteriormente se realizó manualmente en cada punto de muestreo un hoyo de 25 x 25 x 25 cm, y se determinó el porcentaje de raíces y pedregosidad subterránea visible en el hoyo utilizando una escala semi-cuantitativa de 1 a 3 (1 = 0 –25 %; 2 = 26-50 %; 3 = 51-100 %).

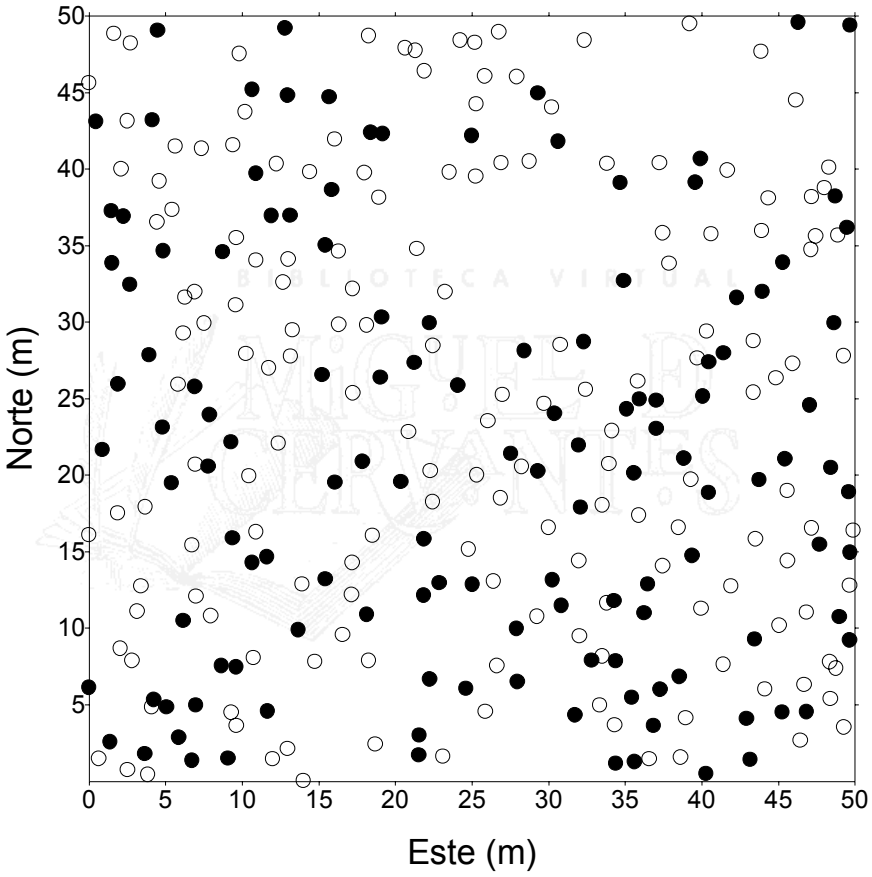


Figura 2.3. Localización de los microambientes utilizados para el muestreo de las propiedades edáficas superficiales. Los puntos negros y blancos representan a los microambientes esparto y claro respectivamente.

La metodología empleada para caracterizar la distribución espacial de las plantas vasculares se ha descrito en el apartado 1.2.2.2 (páginas 39-42). En este capítulo se han utilizado los resultados proporcionados por SADIE y, en concreto, los valores del índice de agrupación (*v*) de *S. tenacissima* y *B. retusum* obtenidos con la escala de 2.5 x 2.5 m. Se han considerado sólo estas dos especies por ser las más representativas de la zona de estudio, ya que constituyen más del 73 % del total de cobertura.

2.2.2. Análisis estadísticos

2.2.2.1. Escala de individuo

El efecto del microambiente sobre la composición de la costra biológica y la infiltración se evaluó mediante análisis de varianza (en lo sucesivo ANOVA) de un factor. Las diferencias entre microambientes en la resistencia a la penetración fueron evaluadas mediante un análisis de covarianza (en lo sucesivo ANCOVA), utilizando la humedad edáfica como covariable. Las relaciones entre las características edáficas superficiales, la infiltración y la resistencia a la penetración fueron evaluadas mediante un análisis de correlaciones parciales. En cada correlación parcial, se eliminó el efecto del resto de propiedades. En el caso de la penetometría, se utilizaron los residuos de la regresión entre esta variable y la humedad edáfica. Con el fin de normalizar los datos, los valores de infiltración fueron transformados mediante la función logaritmo, mientras que los valores de cobertura de musgos y líquenes se transformaron utilizando el arcoseno de su raíz cuadrada (Legendre & Legendre 1998).

Para analizar las diferencias entre microambientes en la cobertura de *C. convoluta* y *Squamarina cartilaginea*, se obtuvo para cada cuadrado de muestreo el porcentaje de unidades muestrales de 5 x 5 cm donde ésta fue nula. Con estos porcentajes se realizó un ANOVA de dos factores (microambiente, fijo, y parcela, aleatorio) de manera separada para cada especie. Para corregir desviaciones respecto a la normalidad y la homogeneidad de varianzas, los datos se transformaron utilizando el arcoseno de su raíz cuadrada.

El patrón espacial de *C. convoluta* y *Squamarina cartilaginea* se evaluó en cada uno de los cuadrados de muestreo (10 por parcela) mediante SADIE, descrito en el apartado 1.2.2.2 (páginas 39-42). Para describirlo se utilizaron los índices I_a, V_i y V_j. La relación entre la distribución espacial de ambas especies se estimó con la aproximación descrita el apartado 1.2.2.3 (páginas 42-44). Junto con estos análisis, se evaluó la asociación local entre *C. convoluta* y *Squamarina cartilaginea* dentro de cada cuadrado de muestreo. Mientras que el procedimiento descrito en el apartado 1.2.2.3 permite obtener una medida del grado de asociación o disociación entre los patrones espaciales de ambas especies para toda la zona de estudio (cuadrado de muestreo en este caso), el análisis de asociación local es capaz de distinguir y caracterizar las zonas de asociación y disociación que ocurren dentro de la misma, lo que permite revelar características de los datos que no son evidentes cuando se analiza

únicamente el coeficiente de correlación con los valores de *v* para las dos especies (Anselin 1995).

El análisis de asociación local utilizando SADIE se realiza estimando la contribución de cada unidad de muestreo al coeficiente de correlación entre las dos especies (Perry & Dixon 2002). En la práctica, si los índices *v* de la especie uno se denominan v_1 y tienen una media q_1, y los de la especie dos v_2, con media q_2, una medida de la asociación para una unidad de muestreo *i* (χ_i) se obtiene con la siguiente ecuación (Perry & Dixon 2002):

$$\chi_i = \frac{n(v_{i1} - q_1)(v_{i2} - q_2)}{\sqrt{\Sigma_i (v_{i1} - q_1)^2 (v_{i2} - q_2)^2}} \qquad (2.1)$$

donde *n* es el número de unidades muestreadas (100 en este caso). Valores positivos de χ_i indican la presencia de coincidencias en las manchas y claros de ambas especies en la unidad de muestreo *i*, mientras que valores negativos revelan la presencia de una mancha en una especie y un claro en la otra. Es interesante destacar el hecho de que la media de todos los valores χ_i equivale al coeficiente de correlación entre los valores de *v* para ambas especies (Winder et al. 2001, Perry & Dixon 2002). Los valores de χ son continuos y están autocorrelacionados, por lo que se pueden representar en un mapa en dos dimensiones con el fin de visualizar las zonas donde se produce asociación o disociación dentro de la superficie estudiada. Un intervalo de confianza para esta medida bajo la hipótesis nula de no asociación puede obtenerse a partir del test de permutaciones utilizado para evaluar la correlación de los valores de *v* para las dos especies. Para ello se multiplica el intervalo de confianza obtenido en dicho análisis por la raíz cuadrada de *n* (Perry & Dixon 2002).

El porcentaje de cuadrados de muestreo que mostró un patrón espacial no aleatorio en los dos microambientes se comparó mediante modelos log-lineales jerarquizados (Agresti 1990) de tres factores (patrón espacial, microambiente y parcela). Los índices proporcionados por SADIE (I_a, V_i y V_j) se analizaron utilizando un ANOVA de dos factores (microambiente, fijo, y parcela, aleatorio). Con el fin de corregir desviaciones respecto a la homogeneidad de varianzas, estos índices fueron transformados mediante la función logaritmo (utilizando el valor absoluto en el caso de V_j), quedando reflejado en el texto los casos en los que no se pudo cumplir este requisito. El análisis espacial se realizó por separado para cada una de las especies y cuadrados de muestreo con 2340 permutaciones y el software descrito en Perry et al. (1999), utilizando como datos los valores de cobertura (0-5) obtenidos en cada punto de

muestreo. Los análisis de correlaciones y de asociación local entre especies se realizaron para cada cuadradado muestreado con el software descrito en Perry & Dixon (2002). Para el resto de análisis estadísticos se utilizó el programa SPSS para Windows 9.0. Los mapas del índice *v* y de asociación local se crearon con el software Surfer para Windows 5.0.

2.2.2.2. Escala de parcela

El patrón espacial de las propiedades edáficas se evaluó utilizando SADIE, descrito en el apartado 1.2.2.2 (páginas 39-42). Para relacionar la distribución espacial de las diferentes propiedades entre sí y con la de la vegetación se utilizó la aproximación descrita en el apartado 1.2.2.3 (páginas 42-44). Como los datos de la vegetación y las propiedades edáficas fueron tomados en diferentes soportes, los valores de *v* para estas últimas en los lugares no muestreados se estimaron utilizando técnicas geoestadísticas. Para ello se calculó el semivariograma para cada una de las propiedades edáficas con los datos de *v* utilizando el estimador descrito en la ecuación 1.10 (página 45). Los semivariogramas experimentales se ajustaron a modelos esféricos, doble esféricos, penta esféricos, circulares y exponenciales (Webster 1985, Webster & Oliver 1990) utilizando una aproximación de mínimos cuadrados (Cressie 1985) y seleccionando el modelo que presentó un menor valor de cuadrados medios residuales (Oliver & Webster 1991). Los valores entre puntos muestreados se interpolaron mediante "kriging"[10], técnica geoestadística que utiliza la información proporcionada por el semivariograma para obtener estimaciones óptimas y no sesgadas de los lugares no muestreados (Goovaerts 1997). Este análisis se realizó con un tamaño de bloque de 2.5 x 2.5 m, dando como resultado una malla con las mismas dimensiones y número de puntos de muestreo que la utilizada para la vegetación (n = 400). Los semivariogramas experimentales se calcularon con el programa Variowin 2.2, mientras que los modelos se ajustaron con el programa MLP (Ross 1987). Para el cálculo del "kriging" se utilizó el software GSLIB (Deutsch & Journel 1998).

[10] Debido a que no existe una traducción castellana de este término de uso común, se utiliza su acepción inglesa a lo largo de la presente memoria.

2.3. Resultados

2.3.1. Escala de individuo

La composición de la costra biológica mostró fuertes diferencias entre microambientes (Tabla 2.1). En el microambiente esparto estaba dominada por musgos, principalmente *Weissia* sp., mientras que en el claro los principales constituyentes fueron cianobacterias de los géneros *Microcoleus* y *Nostoc*, con un porcentaje pequeño y similar de musgos (*Weissia* sp.) y líquenes, principalmente *Psora crenata* (Th. Tayl.) Reinke. La cobertura de suelo desnudo fue superior en el microambiente claro. Tanto la compactación como las variables relacionadas con la infiltración presentaron notables diferencias entre microambientes (Tabla 2.2). La resistencia a la penetración y el tiempo que tarda la primera gota en percolar fueron significativamente mayores en el miacroambiente claro, mientras que la tasa de infiltración lo fue en el esparto. Se encontró una relación negativa entre la cobertura de cianobacterias y la tasa de infiltración. Tanto la primera como el porcentaje de suelo desnudo mostraron una relación positiva con el tiempo que tarda la primera gota en percolar (Tabla 2.3). La relaciones entre la cobertura de cianobacterias y la resistencia a la penetración (positiva), y entre el porcentaje de suelo desnudo y la tasa de infiltración (negativa) fueron marginalmente significativas.

Tabla 2.1. Efecto del microambiente en la composición de la costra biológica y resumen del ANOVA de un factor. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 9). Las diferencias significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Cobertura (%)		Resultados del ANOVA		
	Esparto	Claro	F	gl	*P*
Cianobacterias	6.78 ± 2.91	49.22 ± 6.00	40.55	1,16	**<0.001**
Musgo	71.44 ± 5.52	12.00 ± 4.84	50.34	1,16	**<0.001**
Líquenes	0	15.56 ± 5.79	10.54	1,16	**0.005**
Suelo desnudo	5.56 ± 1.14	16.78 ± 1.76	18.67	1,16	**0.001**

Tabla 2.2. Efecto del microambiente en la infiltración y en la resistencia a la penetración. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 9). TI = tasa de infiltración ($mL \cdot min^{-1}$), TP = tiempo que tarda la primera gota en percolar (s) y PE = resistencia a la penetración (KPa). Las diferencias significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Microambiente		Resultados del ANOVA		
	Esparto	Claro	F	gl	*P*
TI	6.47 ± 2.16	0.44 ± 0.15	46.95	1,16	**< 0.001**
TP	4.33 ± 1.68	117.33 ± 22.05	69.66	1,16	**< 0.001**
PE	257.33 ± 33.20	688.89 ± 29.04	67.73†	1,16	**< 0.001**

† Para esta variable se muestran los resultados de un ANCOVA utilizando la humedad edáfica como covariable.

Tabla 2.3. Correlaciones parciales entre la cobertura de los componentes de la costra biológica y la resistencia a la penetración (PE, residuos de la regresión entre esta variable y la humedad edáfica), tasa de infiltración (TI) y el tiempo que tarda la primera gota en percolar (TP). El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Las correlaciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita ($n = 18$ en todos los casos).

	PE	TI	TP
Cianobacterias	0.471 (0.076)	-0.537 (**0.039**)	0.560 (**0.030**)
Musgo	0.259 (0.352)	-0.219 (0.432)	0.179 (0.522)
Líquenes	0.257 (0.355)	-0.270 (0.331)	0.204 (0.467)
Suelo desnudo	0.364 (0.182)	-0.512 (0.051)	0.515 (**0.049**)

El porcentaje de unidades de muestreo donde *C. convoluta* estaba ausente fue mayor en el microambiente claro (Tabla 2.4), siendo estas diferencias significativas (ANOVA de dos factores, $F_{microambiente} = 20.04$, gl =1,2, $P = 0.046$, $F_{microambiente \times parcela} = 2.11$, gl = 2,24, $P = 0.143$). El patrón espacial de esta especie no fue aleatorio, ya que el 100 y el 60-80 % de los cuadrados estudiados en los microambientes esparto y claro respectivamente presentaron valores de $I_a > 1$ (Tabla 2.5). Éste estuvo afectado por el microambiente, ya que el número de cuadrados muestreados donde $I_a > 1$ fue superior en el esparto respecto al claro (Tabla 2.5). Los índices I_a, V_i y V_j (valores absolutos en este último caso) fueron siempre superiores a 1.3, sugiriendo la presencia de un patrón de distribución agregado (Tabla 2.6). Todos ellos mostraron valores absolutos significativamente superiores en el microambiente esparto respecto al claro (Tabla 2.7).

Tabla 2.4. Porcentaje de unidades de muestreo donde la cobertura de *Cladonia convoluta* y *Squamarina cartilaginea* fue del 0 % en los microambientes esparto y claro. Los datos representan la media ± el error estándar ($n = 5$).

Parcela	Especie	Microambiente	Porcentaje de unidades de muestreo
Colominas	*Cladonia convoluta*	Esparto	18.80 ± 5.51
		Claro	74.20 ± 8.26
	Squamarina cartilaginea	Esparto	79.40 ± 7.38
		Claro	76.60 ± 4.06
La Cueva	*Cladonia convoluta*	Esparto	18.20 ± 4.86
		Claro	41.60 ± 6.99
	Squamarina cartilaginea	Esparto	96.80 ± 1.77
		Claro	63.80 ± 6.76
La Torre	*Cladonia convoluta*	Esparto	18.20 ± 6.43
		Claro	59.60 ± 10.28
	Squamarina cartilaginea	Esparto	92.80 ± 2.22
		Claro	94.80 ± 1.32

El porcentaje de unidades de muestreo donde *Squamarina cartilaginea* estaba ausente no mostró diferencias significativas entre microambientes (Tabla 2.4). En esta especie, el número de cuadrados muestreados con un patrón espacial no aleatorio fluctuó entre 0-60 % en el microambiente esparto y 40-100 % en el claro. Estas diferencias no fueron significativas

(Tabla 2.5). Los valores medios obtenidos para I_a y v_i fueron en general inferiores a los obtenidos para *C. convoluta* (Tabla 2.6), no encontrándose diferencias significativas entre microambientes para estos índices (Tabla 2.7).

Tabla 2.5. Frecuencia de cuadrados de muestreo que mostraron un patrón espacial no aleatorio ($I_a \neq 1$, $P < 0.05$) y resumen del análisis log-lineal, mostrando el estadístico G^2 y su nivel de significación asociado ($n = 5$, excepto cuando se indica). M = microambiente, S = parcela y C = cuadrados de muestreo con $I_a \neq 1$. Las interacciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Especie	Frecuencia (%)					
	Colominas		La Cueva		La Torre	
	Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro
Cladonia convoluta	100	80	100	60	100	60
Squamarina cartilaginea	60	100	0 †	60	50 ††	40
	Análisis log-lineal					
	M x C		S x C		M x S x C	
Cladonia convoluta	8.05 (**0.004**)		0.63 (0.729)		< 0.01 (> 0.999)	
Squamarina cartilaginea	2.72 (0.099)		5.16 (0.076)		3.64 (0.162)	

† $n = 3$.
†† $n = 4$.

Tabla 2.6. Resumen del análisis SADIE para las dos especies de líquenes estudiadas. Los datos representan la media ± el error estándar ($n = 5$, excepto cuando se indica). I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros.

Parcela	Especie	Microambiente	I_a	V_i	V_j
Colominas	*Cladonia convoluta*	Esparto	2.76 ± 0.17	2.51 ± 0.10	-2.62 ± 0.17
		Claro	1.46 ± 0.09	1.45 ± 0.10	-1.47 ± 0.09
	Squamarina cartilaginea	Esparto	1.49 ± 0.10	1.31 ± 0.14	-1.50 ± 0.11
		Claro	1.51 ± 0.09	1.45 ± 0.07	-1.51 ± 0.09
La Cueva	*Cladonia convoluta*	Esparto	3.21 ± 0.16	2.93 ± 0.21	-2.96 ± 0.12
		Claro	1.36 ± 0.13	1.37 ± 0.14	-1.32 ± 0.10
	Squamarina cartilaginea	Esparto †	1.00 ± 0.03	1.04 ± 0.03	-1.00 ± 0.03
		Claro	1.45 ± 0.17	1.37 ± 0.15	-1.45 ± 0.17
La Torre	*Cladonia convoluta*	Esparto	2.67 ± 0.35	2.54 ± 0.38	-2.49 ± 0.33
		Claro	1.48 ± 0.17	1.48 ± 0.17	-1.48 ± 0.18
	Squamarina cartilaginea	Esparto ††	1.57 ± 0.36	1.62 ± 0.37	-1.57 ± 0.36
		Claro	1.22 ± 0.09	1.19 ± 0.08	-1.22 ± 0.09

† $n = 3$.
†† $n = 4$.

Tabla 2.7. Resultados de un ANOVA de dos factores donde se evalúa el efecto del microambiente y la parcela en los valores de los índices SADIE. Cc = *Cladonia convoluta*, Sc = *Squamarina cartilaginea*, I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita

Especie	SADIE	Resultados del ANOVA								
		Microambiente (M)			Parcela (P)			M x P		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Cc	I_a	61.08	1,2	**0.016**	0.18	2,2	0.846	1.41	2,24	0.264
	V_i	61.26	1,2	**0.016**	0.17	2,2	0.857	1.02	2,24	0.378
	V_j	47.05	1,2	**0.021**	0.12	2,2	0.893	1.59	2,24	0.224
Sc	I_a	0.11	1,2	0.772	0.74	2,2	0.574	3.02	2,21	0.070
	V_i	0.08	1,2	0.800	0.37	2,2	0.730	2.63	2,21	0.095
	V_j	0.13	1,2	0.749	0.77	2,2	0.566	2.93	2,21	0.075

Los mapas de *v* mostraron la distribución de las manchas y los claros dentro de los microambientes evaluados (Figuras 2.4 y 2.5). De su observación pueden apreciarse dos características principales en la distribución espacial de *C. convoluta*; un mayor nivel de agregación en el microambiente esparto respecto al claro y una disminución de ésta en el primero conforme aumenta la distancia al borde de *S. tenacissima*. En el microambiente claro, esta tendencia no fue tan clara. Los mapas de *Squamarina cartilaginea* reflejaron la falta de diferencias en la distribución espacial de esta especie entre microambientes. El grado de agregación fue similar en ambos, no apreciándose una tendencia clara en ninguno de ellos hacia una mayor agregación en las cercanías de *S. tenacissima*.

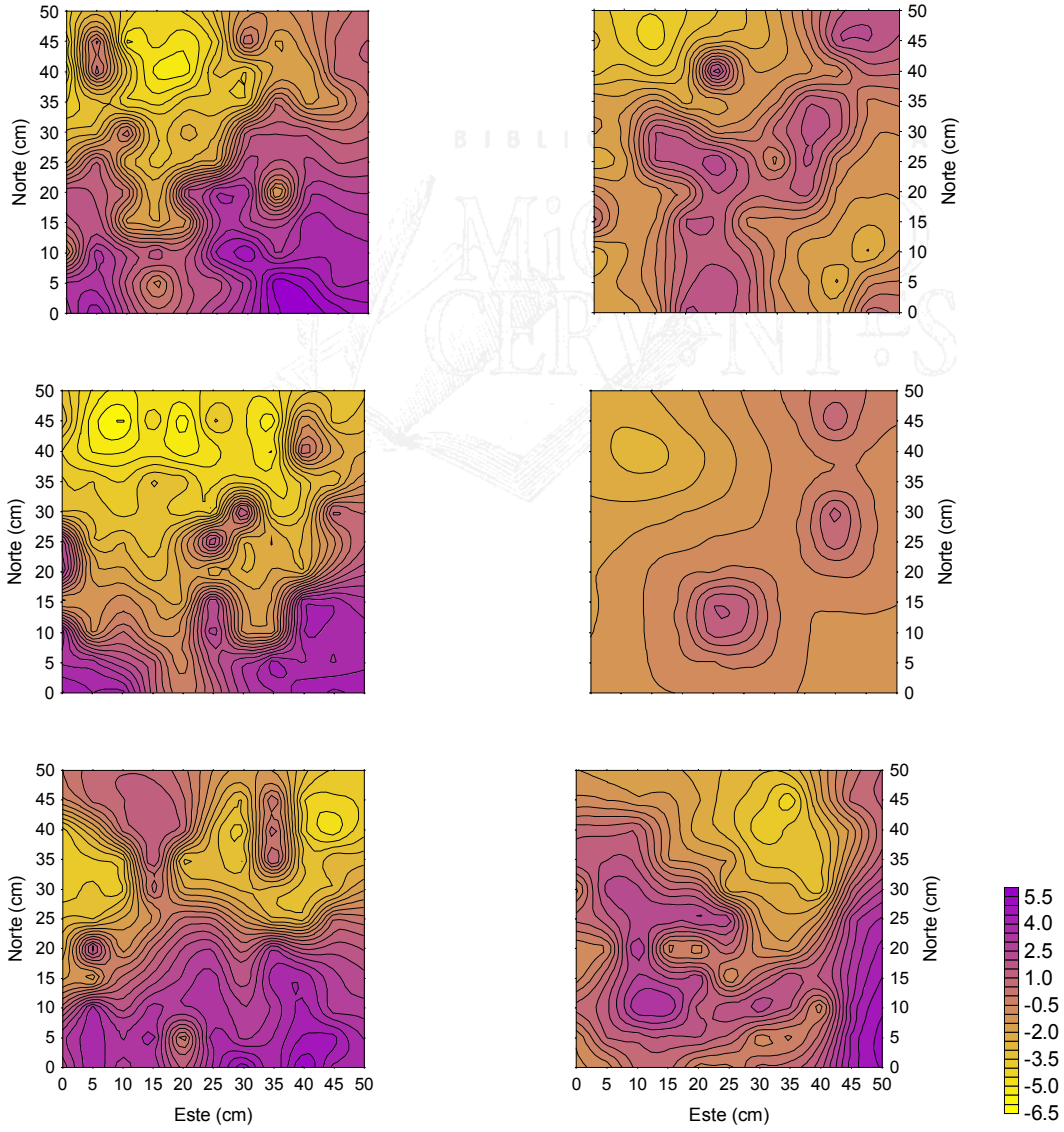


Figura 2.4. Mapas del índice de agrupación (*v*) de *Cladonia convoluta* obtenidos en los microambientes esparto (izquierda) y claro (derecha). En el primero, el eje *Norte* refleja la distancia al borde superior de *Stipa tenacissima*. Por brevedad sólo se muestran algunos de los mapas obtenidos en Colominas. La leyenda no tiene unidades.

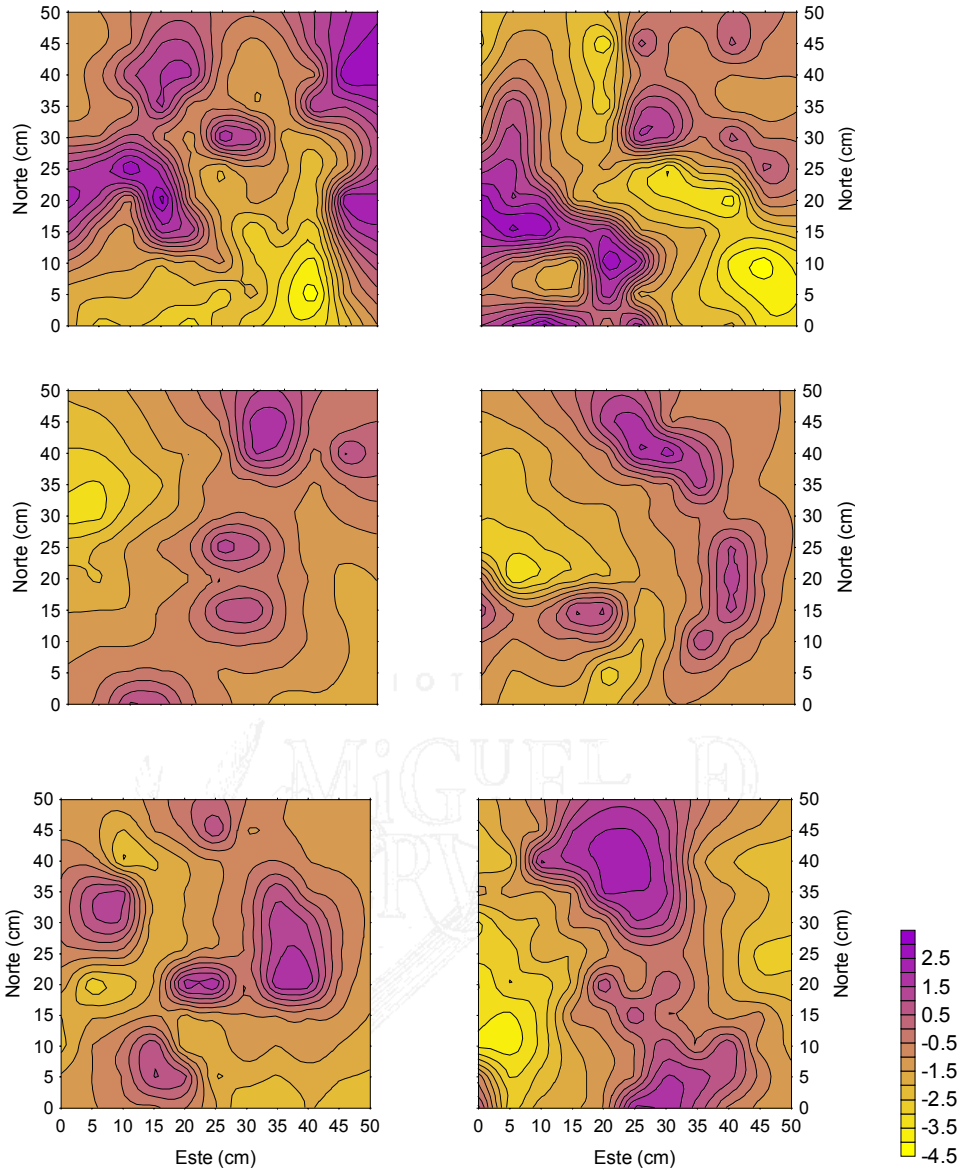


Figura 2.5. Mapas del índice de agrupación (*v*) de *Squamarina cartilaginea* obtenidos en los microambientes esparto (izquierda) y claro (derecha). En el primero, el eje *Norte* refleja la distancia al borde superior de *Stipa tenacissima*. Por brevedad sólo se muestran algunos de los mapas obtenidos en Colominas. La leyenda no tiene unidades.

El número de cuadrados donde el patrón espacial de ambas especies mostró una relación significativa fue superior en el microambiente esparto para las tres parcelas estudiadas (Tabla 2.8). No obstante, estas diferencias no fueron significativas ($G^2_{\text{Microambiente x Covariación}} = 1.89$, $P = 0.169$; $G^2_{\text{Microambiente x Covariación x Parcela}} = 0.04$, $P = 0.98$). Este hecho quedó reflejado en los mapas de asociación local (Figura 2.6). A pesar de ello, es destacable la presencia de una zona de asociación negativa entre las dos especies en las inmediaciones de *S. tenacissima*.

Tabla 2.8. Frecuencia de cuadrados de muestreo donde los patrones espaciales de las dos especies de líquenes estudiadas mostraron una relación significativa ($P < 0.05$). El número de réplicas fue de 5, excepto cuando se indica.

Colominas		La Cueva		La Torre	
Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro
40	20	67 †	40	50 ††	20

† $n = 3$.
†† $n = 4$.

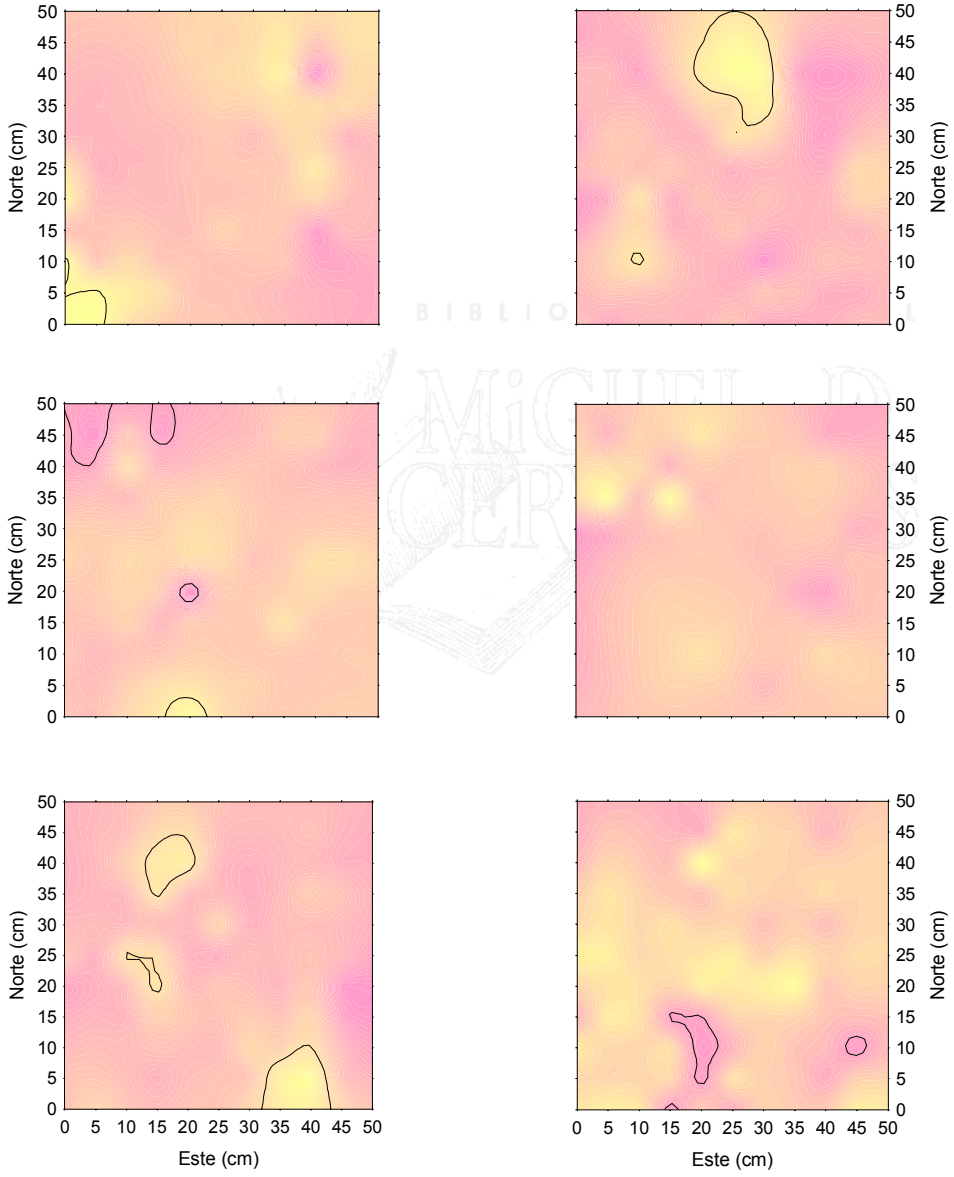


Figura 2.6. Mapas de asociación local entre *Cladonia convoluta* y *Squamarina cartilaginea* en los microambientes esparto (izquierda) y claro (derecha). Las áreas de color amarillo y rosado señalan las zonas de asociación y disociación de los patrones espaciales de ambas especies, estando rodeadas por una línea negra cuando ésta fue significativa ($P < 0.05$). En el microambiente esparto, el eje *Norte* refleja la distancia al borde superior de *Stipa tenacissima*. Por brevedad sólo se muestran algunos de los mapas obtenidos en Colominas.

2.3.2. Escala de parcela

SADIE detectó la presencia de un patrón espacial agregado para la costra biológica, las raíces y la pedregosidad subterránea (Tabla 2.9). En estos casos V_i y V_j fueron significativamente mayores que uno y menores que menos uno respectivamente, indicando la presencia de manchas y claros en la zona de estudio. Los musgos presentaron una distribución espacial aleatoria, aunque el valor significativo de V_i indicó la presencia de manchas. La costra física mostró una tendencia hacia la formación de un patrón regular, como lo sugieren los valores obtenidos de V_i y V_j, significativamente menores que uno en el último caso ($P >$ 0.95). Tanto las turrícolas como los fragmentos rocosos superficiales presentaron patrones espaciales aleatorios dentro de la zona de estudio.

Tabla 2.9. Resumen del análisis SADIE para las propiedades edáficas (n = 294). El nivel de significación obtenido mediante un test de permutaciones se muestra entre paréntesis. I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros. Los valores significativos ($P < 0.05$ ó $P > 0.95$) se indican en negrita.

Propiedad	I_a	V_i	V_j
Acumulación de raíces finas	1.62 (**0.003**)	1.68 (**<0.001**)	-1.60 (**0.002**)
Musgo	1.25 (0.071)	1.34 (**0.033**)	-1.23 (0.086)
Turrícolas	1.17 (0.126)	1.20 (0.095)	-1.14 (0.159)
Costra biológica	1.76 (**<0.001**)	1.85 (**<0.001**)	-1.74 (**<0.001**)
Pedregosidad subterránea	1.57 (**0.005**)	1.62 (**0.004**)	-1.54 (**0.006**)
Fragmentos rocosos superficiales	0.89 (0.721)	0.89 (0.701)	-0.88 (0.712)
Costra física	0.82 (0.934)	0.81 (0.925)	-0.83 (**0.959**)

Los semivariogramas de v mostraron diferencias en la escala de autocorrelación para las diferentes propiedades evaluadas (Figura 2.7, Tabla 2.10). Los musgos y las turrícolas mostraron dos rangos, sugiriendo que las manchas y claros de estas propiedades presentaron dependencias espaciales a dos escalas (Tabla 2.10). Para el resto de especies oscilaron entre los 5 y los 36 m. Estas diferencias fueron claramente reflejadas en los mapas obtenidos mediante "kriging", que mostraron la presencia de complejos patrones espaciales dentro de la zona de estudio (Figura 2.8). Las costras biológicas, las raíces y la pedregosidad subterránea mostraron un fuerte nivel de agregación, especialmente en la parte inferior de la parcela. Es apreciable cierta agregación en la distribución de la costra física y los musgos siguiendo un patrón bandeado en la dirección NW-SE. Los fragmentos rocosos superficiales mostraron una ausencia casi total de manchas. La distribución de las turrícolas también mostró cierto grado de agregación en la esquina NW de la parcela, aunque globalmente no puede considerarse que tenga un patrón no aleatorio.

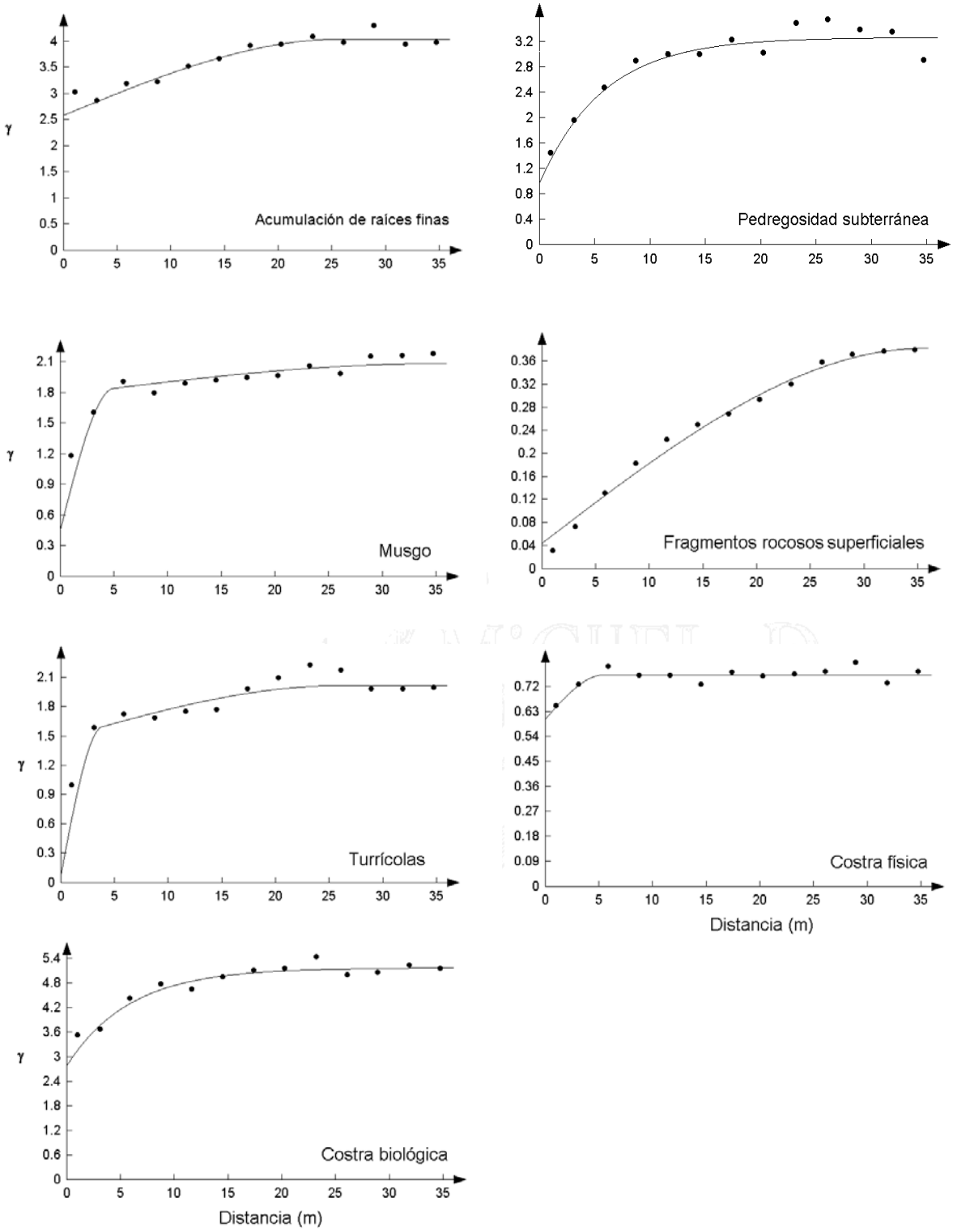


Figura 2.7. Semivariogramas experimentales (puntos) y modelos ajustados (línea continua) para los valores del índice de agrupación (*v*) de las distintas propiedades edáficas evaluadas. Las características de los modelos ajustados se describen en la Tabla 2.10. γ = semivarianza. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 106 y 6808.

Tabla 2.10. Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas de *v* para las propiedades edáficas analizadas (*n* = 294). Rf = Acumulación de raíces finas, Ms = Musgo, Tu = Turrícolas, Cb = Costra biológica, Ps = Pedregosidad subterránea, Fr = Fragmentos rocosos superficiales, Cf = Costra física, C_0 = "nugget", a_1 = primer rango (m) y a_2 = segundo rango (m), C_1 = varianza estructural para el primer rango, C_2 = varianza estructural para el segundo rango y DPE = dependencia espacial (%).

Variable	Modelo	C_0	C_1†	C_2	a_1 ††	a_2	DPE‡
Rf	Esférico ‡‡	2.59	1.46	-	25.79	-	36.05
Ms	Doble esférico ¶	0.46	1.32	0.31	4.94	35.34	77.99
Tu	Doble esférico	0.08	1.40	0.62	3.80	25.84	96.19
Cb	Exponencial §	2.79	2.39	-	17.49	-	46.14
Ps	Exponencial	1.01	2.30	-	17.33	-	69.48
Fr	Esférico	0.04	0.34	-	35.57	-	89.47
Cf	Esférico	0.60	0.15	-	5.49	-	20.00

† En los modelos esférico y exponencial representa el único valor de varianza estructural existente.
†† En los modelos esférico y exponencial representa el único rango existente.
‡ Definida en la ecuación 1.13 (página 48).
‡‡ Definido en la ecuación 1.11 (página 47).
¶ Definido en la ecuación 1.12 (página 47).
§ Definido conforme a la siguiente ecuación (Webster & Oliver 1990):

$$\gamma(0) = 0 \qquad (2.2a)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1\left\{1 - \exp\left(\frac{h}{r}\right)\right\} \quad \text{para } 0 < h \leq a_1 \qquad (2.2b)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 \quad \text{para } h > a_1 \qquad (2.2c)$$

donde C_0 es el "nugget", C_1 es la varianza estructural y r es un parámetro de distancia. Esta función llega al "sill" de manera asintótica, por lo que no tiene un rango definido. Por motivos prácticos es conveniente asignarle un rango efectivo, definido como la distancia a la que el valor del semivariograma alcanza el 95 % del "sill" y que equivale aproximadamente a 3r. Este último valor es el representado en la columna a_1 de la tabla.

El análisis de correlaciones mostró la relación existente entre la distribución espacial de las distintas propiedades edáficas evaluadas (Tabla 2.11), así como entre éstas y la vegetación (Tabla 2.12). El patrón espacial de las raíces mostró una relación positiva y negativa con el de los musgos y la costra física respectivamente. La distribución de los musgos estaba positivamente relacionada con la de la costra biológica, mostrando además una relación negativa con la de la costra física. Las turrícolas presentaron una asociación negativa con los fragmentos rocosos superficiales. El resto de relaciones entre variables edáficas no fueron significativas. Los patrones espaciales de la costra biológica, las raíces y la pedregosidad superficial estuvieron asociados con el de *S. tenacissima*, mientras que la distribución espacial de esta especie estuvo negativamente relacionada con la de la costra física. El patrón espacial de los musgos, la costra biológica y la pedregosidad subterránea estuvo negativamente relacionado con el de *B. retusum*.

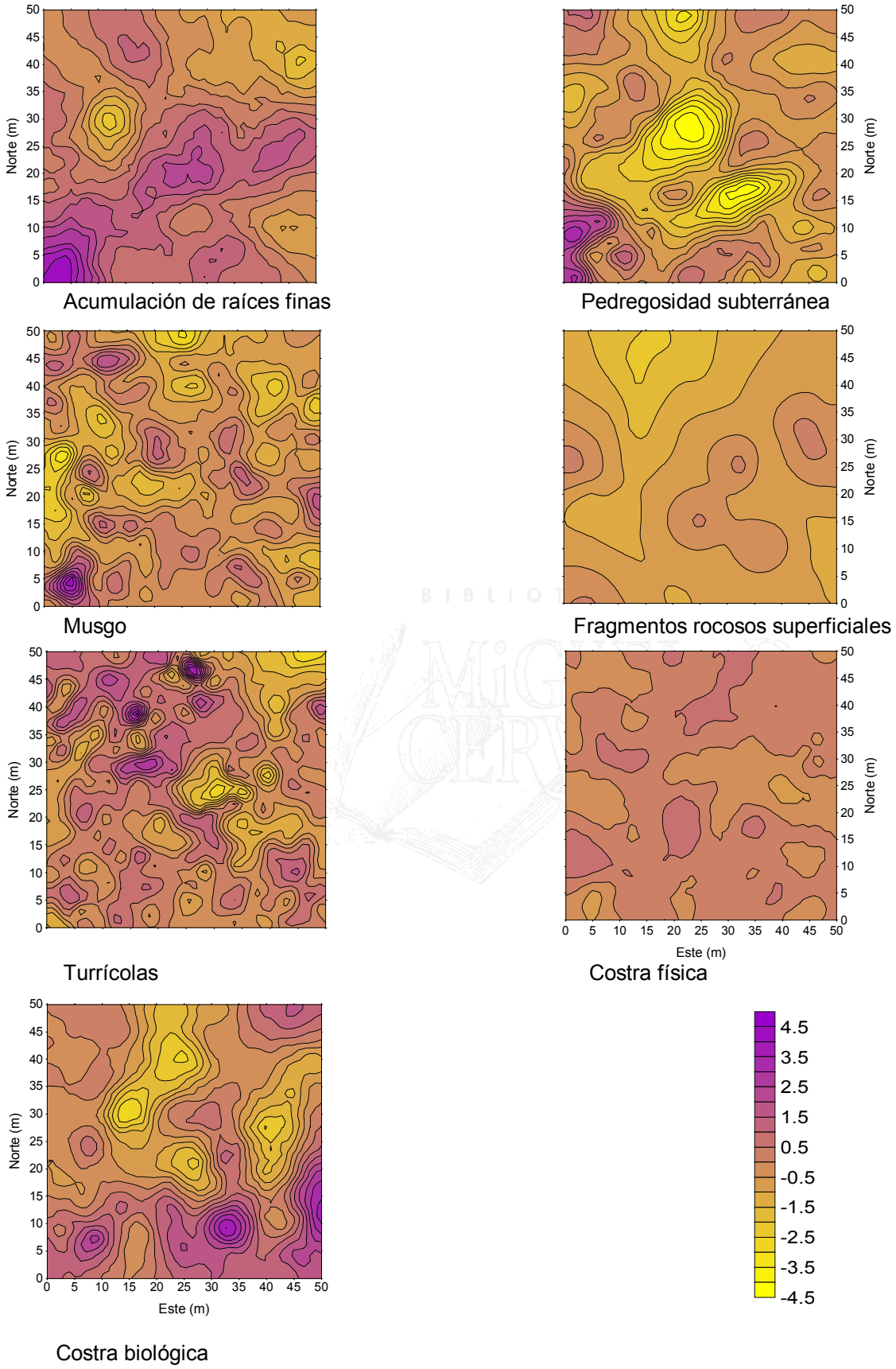


Figura 2.8. Mapas del índice de agrupación (*v*) de las propiedades edáficas evaluadas en la parcela de 50 x 50 m situada en Aguas. La leyenda no tiene unidades.

Tabla 2.11. Matriz de correlaciones entre el índice de agregación (*v*) para las distintas propiedades edáficas (*n* = 294). Rf = Acumulación de raíces finas, Ms = Musgo, Tu = Turrícolas, Cb = Costra biológica, Ps = Pedregosidad subterránea, Fr = Fragmentos rocosos superficiales y Cf = Costra física.

	Rf	Ms	Tu	Cb	Ps	Fr	Cf
Rf							
Ms	0.303 *						
Tu	-0.090	0.067					
Cb	0.167	0.325 *	-0.173				
Ps	0.060	0.037	-0.094	0.085			
Fr	0.205	0.085	-0.306 *	0.122	0.090		
Cf	-0.321 *	-0.401 *	-0.085	-0.150	0.070	-0.067	

* Relación significativa tras la corrección de Bonferroni ($P < 0.0024$).

Tabla 2.12. Matriz de correlaciones entre el índice de agregación (*v*) para las distintas propiedades edáficas y la vegetación (*n* = 400). Rf = Acumulación de raíces finas, Ms = Musgo, Tu = Turrícolas, Cb = Costra biológica, Ps = Pedregosidad subterránea, Fr = Fragmentos rocosos superficiales y Cf = Costra física.

	Stipa tenacissima	*Brachypodium retusum*
Rf	0.366 *	-0.103
Ms	0.101	-0.186 *
Tu	-0.151	0.089
Cb	0.196 *	-0.191 *
Ps	-0.102	-0.200 *
Fr	0.201 *	0.014
Cf	-0.175*	0.075

* Relación significativa tras la corrección de Bonferroni ($P < 0.0036$).

2.4. Discusión

Los resultados de las experiencias realizadas sugieren que el microambiente creado por *S. tenacissima* modifica el patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales a escala de individo y parcela. Las distribuciones encontradas pueden tener importantes implicaciones en la generación y dinámica de los flujos de agua y sedimentos, así como en las interacciones entre las distintas especies vegetales, influyendo así en el funcionamiento de los espartales semiáridos.

2.4.1. Efecto de *Stipa tenacissima* en el patrón espacial de las propiedades edáficas superficiales a escala de individuo

Los resultados de este estudio indican la presencia de un fuerte efecto del microambiente creado por *S. tenacissima* en la composición de la costra biológica, la infiltración y la compactación superficial. La mejora de las condiciones edáficas y microclimáticas (véase el apartado 3.3.1, páginas 146-150) en los alrededores de *S. tenacissima* permitió un mayor desarrollo de los musgos, cuyo crecimiento en zonas semiáridas se encuentra fuertemente limitado por la escasez de precipitaciones y la baja humedad ambiental. Estas observaciones sugieren la presencia de una relación facilitativa entre *S. tenacissima* y estos organismos, y están de acuerdo con descripciones generales de la distribución de briófitos realizadas en zonas semiáridas de Australia (Eldridge & Tozer 1996, 1997) y en otros espartales del sudeste peninsular (Martínez-Sánchez et al. 1994), pero no con las observaciones a escala de parcela encontradas en la zona de estudio, que serán discutidas posteriormente.

La superficie del suelo en las zonas desnudas está dominada por la presencia de costras físicas, cianobacterias y líquenes escamosos (*sensu* Eldridge & Rosenter 1999). Este tipo de costra reduce la infiltración y favorece la generación de escorrentía (Eldridge & Greene 1994, Eldridge & Rosentreter 1999, Belnap et al. 2001). Así pues, las diferencias encontradas en la composición de la superficie edáfica entre microambientes podrían jugar un importante papel en la generación de los flujos de escorrentía desde las zonas desnudas hasta las manchas de vegetación, contribuyendo así al mantenimiento de éstas (Puigdefábregas & Sánchez 1996, Shachack et al. 1998, Eldridge et al. 2000a). A pesar de la importancia de la costra biológica en las características hidrológicas superficiales (West 1990, Eldridge &

Greene 1994, Seghieri et al. 1997, Belnap et al. 2001), el papel de otros factores no evaluados en el presente estudio, como la microtopografía, la presencia de turrícolas en superficie y las propiedades físicas del suelo, debe tenerse en cuenta a la hora de estudiar los procesos de compactación edáfica y de infiltración en los espartales. Son necesarias nuevas experiencias para aclarar la importancia relativa de los componentes físicos y biológicos de la costra superficial frente a otras propiedades edáficas involucradas en la infiltración y la redistribución de la escorrentía superficial en estos ecosistemas.

El análisis de la distribución espacial de la costra biológica ha recibido históricamente poca atención por parte de botánicos y ecólogos vegetales. No obstante, su elucidación permite obtener valiosa información sobre la utilización de recursos ambientales por parte de sus componentes, las interacciones bióticas entre ellos y sus relaciones con otros organismos (Dale 1995). Los resultados presentados en este capítulo indican que *S. tenacissima* es capaz de modificar el patrón espacial de *C. convoluta*, facilitándola. Esta especie muestra una mayor cobertura y agregación en el microambiente esparto, donde forma manchas continuas que se vuelven más dispersas conforme aumenta la distancia al borde de *S. tenacissima*. En el microambiente claro, las extensiones ocupadas por esta especie son más pequeñas y dispersas, quedando claramente reflejadas las diferencias entre microambientes en los valores de I_a. A pesar de que esta especie es capaz de retener el contenido en clorofila y su maquinaria fotosintética durante los periodos de desecación (Tuba et al. 1996), este proceso convierte al fotosistema II en un estado no funcional (Sass et al. 1996). Además, *C. convoluta* presenta una acusada pérdida de rigidez en las paredes celulares cuando su contenido relativo en agua disminuye por debajo del 60 % (Proctor et al. 1998). Estos cambios fisiológicos limitan notablemente su actividad fotosintética y crecimiento, por lo que la mejora en las condiciones microclimáticas promovida por *S. tenacissima* podría ser el principal mecanismo implicado en las distribuciones espaciales encontradas.

Este efecto facilitativo no se encuentra en *Squamarina cartilaginea*. La ausencia de estudios sobre la ecología de esta especie no permiten esbozar las causas responsables de los patrones espaciales observados, pero es posible que se deban a sus hábitos de colonización y crecimiento, así como a sus características ecofisiológicas. Lange et al. (1997) han comprobado como una especie similar, *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt, es capaz de mantener su maquinaria fotosintética activa durante los períodos de deshidratación del talo, iniciándose la fotosíntesis con contenidos de humedad extremadamente bajos, de tan sólo 0.08-0.09 mm de precipitación equivalente. Además, esta especie tiene características fisiológicas similares a las de las "hojas de sol", necesitando elevados niveles de radiación,

entre 800 y 1000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, para que tenga lugar la saturación de la fotosíntesis neta. Así pues, es posible que *Squamarina cartilaginea* no pueda desarrollarse en el microambiente sombreado que proporciona *S. tenacissima*.

Los mapas de asociación local sugieren la presencia de interacciones negativas entre *C. convoluta* y *Squamarina cartilaginea* en los alrededores de *S. tenacissima*. Esta asociación negativa podría ser explicada por dos hipótesis: i) existe un proceso de exclusión competitiva (Lawrey 1991) y ii) *Squamarina cartilaginea* no es capaz de establecerse y desarrollarse en los alrededores de las macollas de esparto debido a sus características ecofisiológicas. La naturaleza descriptiva del presente estudio no permite establecer los mecanismos implicados en este proceso, por lo que nuevas experiencias son necesarias para establecer las causas de los patrones espaciales observados.

La morfología de los componentes de la costra biológica es fundamental a la hora de determinar su papel en los procesos ecológicos (Eldridge & Rosentreter 1999, Belnap et al. 2001). Siguiendo la clasificación de Eldridge & Rosentreter (1999), *C. convoluta* puede incluirse dentro del grupo morfológico de los líquenes fruticosos. Si bien el papel de los líquenes en la generación de escorrentía y en la infiltración no está del todo claro y parece depender fuertemente de las condiciones ambientales específicas de cada lugar (Eldridge & Greene 1994, Eldridge et al. 1997, Belnap et al. 2001), el incremento en la rugosidad de la superficie edáfica promovido por el desarrollo de esta especie podría aumentar la tasa de infiltración y actuar como una trampa para las semillas de especies vasculares (Zaady et al. 1997, Belnap et al. 2001). Por su parte, los musgos son capaces de absorber grandes cantidades de agua después de los eventos lluviosos y de incrementar la infiltración, así como de retener humedad en superficie durante periodos de tiempo considerables (Sharrat 1997, Eldridge & Rosenter 1999, Belnap et al. 2001). Así pues, es posible que el mayor desarrollo de estos componentes de la costra biológica en las cercanías de *S. tenacissima* pueda incrementar la infiltración y la captura de semillas, contribuyendo así a crear un microambiente adecuado para el desarrollo de las plantas vasculares. Numerosos estudios realizados en zonas templadas han puesto de manifiesto como la presencia de musgos en superficie favorece la germinación y el establecimiento de numerosas especies leñosas (e.j. Hilaire-Lisa & Leopold 1995, Gobbi & Schlichter 1996, Parker et al. 1997, Kameyama et al. 1999). No obstante, poco se conoce sobre su efecto en el establecimiento de las plantas vasculares en zonas semiáridas (Eldridge & Greene 1994).

2.4.2. Relaciones entre la distribución de las propiedades edáficas superficiales y la vegetación a escala de parcela

La distribución de los fragmentos rocosos superficiales no muestra un patrón espacial definido en la zona de estudio. La existencia de patrones espaciales estructurados para esta propiedad ha sido descrita en bosques templados (Webster 1985, Oliver & Webster 1987) y en matorrales semiáridos (Simanton et al. 1994, véase también el quinto capítulo de la presente memoria). Los resultados obtenidos pueden deberse al esquema de muestreo utilizado, que no ha permitido detectar su variabilidad espacial a pequeña escala. La asociación positiva detectada con *S. tenacissima* probablemente se debe a una acumulación de fragmentos rocosos desplazados por la escorrentía superficial. Por el contrario, la pedregrosidad subterránea mostró una distribución agregada. La mayor agrupación observada en la esquina SW de la parcela puede deberse a la cercanía de afloramientos.

El análisis espacial de la costra física indica la presencia de un patrón regular en la distribución de los claros o "gaps", así como una relación negativa con la distribución espacial de *S. tenacissima*. Este resultado es esperado, ya que la formación de esta costra está favorecida por el impacto directo de las gotas de lluvia (Morin & Winkel 1986) y, en zonas semiáridas, su intensidad y energía cinética es reducida en más de un 50 % por la vegetación (Wainwright et al. 1999). La ausencia de una relación negativa entre el patrón espacial de esta costra y el de *B. retusum* puede deberse al hecho de que la cobertura que proporciona esta herbácea no es lo suficientemente compacta como para evitar su formación. La costra física presenta una baja capacidad de infiltración (Moore & Singer 1990, Valentin & Casenave 1992) y puede promover la formación de escorrentía (Valentin et al. 1999), por lo que los patrones regulares encontrados en su distribución podrían estar jugando un importante papel en la hidrología de la zona de estudio. La relación encontrada entre el patrón espacial de la costra física y el de las raíces sugiere una mayor disponibilidad de agua en las zonas donde la costra física está mayoritariamente ausente y la infiltración es mayor. No obstante, los resultados obtenidos no permiten inferir una evidencia directa de este proceso, siendo necesario el establecimiento de nuevas experiencias para comprobarlo.

Los patrones espaciales de las turrícolas y de *S. tenacissima* no muestran una relación significativa en la zona de estudio. Este resultado es inesperado, ya que el microambiente proporcionado por esta especie debería ser seleccionado por las lombrices de tierra debido a una mejora de las condiciones microclimáticas y edáficas (Bachelier 1963, Rossi et al. 1997, Buck et al. 2000, Peltier et al. 2000). Además, las turrícolas depositadas en las zonas desnudas

deberían a su vez ser disgregadas con mayor facilidad por la acción de la lluvia y la escorrentía (Binet & Le Bayon 1999).

En la zona de estudio existe una marcada agregación en el patrón espacial de la costra biológica formada por líquenes y cianobacterias, especialmente en su parte inferior. Esta distribución mostró una relación positiva con la de *S. tenacissima*. Estos resultados están de acuerdo con estudios que muestran una relación positiva entre la cobertura de plantas vasculares y la de costra biológica en zonas semiáridas (Eldridge & Tozer 1997), así como con las observaciones de Martínez-Sánchez et al. (1994) en zonas esteparias del sudeste peninsular. No obstante, es interesante destacar que no coinciden con los obtenidos a nivel de individuo, donde se observa claramente cómo la cobertura de líquenes y cianofíceas es superior en el microambiente claro que en el esparto. Esta disparidad puede deberse a diferencias de muestreo (porcentaje de cobertura frente a datos de presencia/ausencia en la en las escalas individual y parcela respectivamente) y de tamaño de unidad muestral (25 frente a 625 cm^2) en ambas escalas. Las propiedades de la costra biológica y su sensibilidad a las alteraciones (Belnap 1996, Belnap & Gillete 1998, Evans & Belnap 1999) son factores lo suficientemente importantes como para recomendar nuevas investigaciones que analicen su papel en la dinámica de las propiedades edáficas y la vegetación en los espartales semiáridos. Por su parte, la ausencia de una asociación positiva significativa entre la distribución espacial de los musgos y la de *S. tenacissima* fue inesperada debido a la mejora de las condiciones ambientales en los alrededores de esta especie. Estos resultados contrastan con las observaciones de Martínez-Sánchez et al. (1994) y con las recogidas a nivel de individuo.

Las raíces muestran una fuerte agregación en la zona de estudio, así como una relación significativa con la distribución espacial de *S. tenacissima*. Estos resultados concuerdan con estudios realizados en espartales de Almería, donde se ha observado que la acumulación de raíces era 4 ó 5 veces superior debajo de las macollas que en zonas de suelo desnudo (Puigdefábregas & Sánchez 1996). La distribución de las raíces está fuertemente influenciada por la heterogeneidad de los recursos edáficos. La proliferación de raíces en zonas con elevado contenido en nutrientes ha sido ampliamente observada tanto en el laboratorio como en el campo (e. g. Drew 1975, Caldwell et al. 1991, Robinson 1994). No obstante, hay poca información sobre el patrón espacial de las raíces en zonas con una marcada heterogeneidad en la distribución del suelo y la vegetación (Vogt et al. 1995, Pecháčková et al. 1999). Si bien no es estadísticamente significativa, es interesante remarcar la asociación positiva entre los patrones espaciales de las raíces y la costra biológica, que podría deberse a una respuesta de las raíces al enriquecimiento local en nutrientes que puede originar esta última (West 1990,

Eldridge & Greene 1994, DeFalco et al. 2001). La concentración espacial de raíces puede favorecer el reciclado del nitrógeno resultante de la mineralización de las raíces muertas y limitar la pérdida de nutrientes (Abbadie et al. 1992), a la vez que puede afectar al establecimiento de plantones en zonas semiáridas (Aguilera et al. 1993, 1995, Hook & Lauenroth 1994, Hook et al. 1994). Además, las raíces finas tienen una elevada tasa de renovación en zonas enriquecidas en nutrientes (Gross et al. 1993, Pregitzer et al. 1993), lo que podría suponer un mayor aporte de carbono orgánico.

De acuerdo con el modelo de desertificación propuesto por Schlesinger et al. (1990), un aumento en la heterogeneidad espacial de la vegetación acelera este proceso al promover un incremento de la pérdida de suelo y nutrientes (Abrahams et al. 1994, Schlesinger et al. 1999, 2000). En el capítulo anterior se ha puesto de manifiesto cómo la vegetación en la zona de estudio presenta una distribución tipo mosaico donde el suelo desnudo forma una matriz más o menos continua sobre la que se insertan las manchas vegetadas. De acuerdo a este patrón, y siguiendo la hipótesis de Schlesinger et al. (1990), en el espartal estudiado cabría esperar una elevada degradación edáfica dada la distribución de la vegetación. No obstante, el contenido en materia orgánica del suelo (apartado 3.3.1, página 146) es relativamente alto si se compara con el de otros suelos degradados sobre similares condiciones edáficas y climáticas (García & Hernández 1996). La presencia en las zonas desnudas de propiedades como los fragmentos rocosos, las turrícolas y las costras biológicas puede aumentar el contenido de nutrientes y materia orgánica del suelo (e. g. West 1990, Poesen & Lavee 1994, Wolters & Schaefer 1991, Kang & Ojo 1996, DeFalco et al. 2001), por lo que cabe la posibilidad de que minimicen la degradación edáfica que cabría esperar como consecuencia de la distribución de la vegetación existente. En Australia, características edáficas superficiales como la costra biológica han sido utilizadas para definir el estado de degradación de zonas semiáridas (Tongway 1995, Tongway & Hindley 1994, 1995, Eldridge & Koen 1997). No obstante, rara vez han sido empleadas en la elaboración de modelos conceptuales y para definir los procesos de desertificación (Schlesinger et al. 1990, De Soyza et al. 1998, Reynolds 2001, Okin et al. 2001). El papel que la distribución espacial de propiedades edáficas superficiales tiene en los procesos de degradación y desertificación en los espartales semiáridos es prácticamente desconocido, siendo una cuestión a explorar en futuros estudios.

2.4.3. Idoneidad de la metodología utilizada

El uso de estimaciones obtenidas mediante "kriging" con fines comparativos no se ha realizado con frecuencia. Stein et al. (1997) y Van Groeningen (1999) las han empleado para relacionar los patrones espaciales del rendimiento de plantaciones agrícolas con los de propiedades edáficas. La utilización conjunta de SADIE y geoestadística en este estudio ha permitido examinar las relaciones entre las distribuciones espaciales de variables con propiedades numéricas diferentes (cualitativas, semi-cuantitativas y cuantitativas) que fueron muestreadas a distinta resolución. No obstante, esta aproximación no está exenta de problemas y limitaciones. La estimación de una variable en unidades de tamaño superior al utilizado durante la toma de datos, proceso denominado escalamiento hacia arriba ("upscaling", Stein et al. 2001), presenta como principal problema la pérdida de variabilidad en los datos asociada al "kriging" (Burgess & Webster 1980). Este cambio de escala puede provocar errores considerables cuando se han muestreado pocos puntos o cuando la diferencia entre éstos y el número a estimar es grande, debido a dificultades para calcular adecuadamente el semivariograma (Webster & Oliver 1992) y a una falta de precisión en las estimaciones proporcionadas por el "kriging" (Stein et al. 2001). El empleo de simulaciones que permiten reproducir características originales de los datos como la media, la varianza y el semivariograma (Deutsch & Journel 1998) puede ser una buena alternativa para evitar este último problema, y su uso debe validarse en futuros estudios.

La relación entre los patrones espaciales de las propiedades edáficas y la vegetación ha sido establecida utilizando aproximaciones como la geoestadística (Saetre 1999, Saetre & Baath 2000, Roberts & Jones 2000, Hirobe et al. 2001, Gallardo et al. 2001), el test de Mantel (Pan et al. 1998), el análisis canónico de correspondencias (Rubio & Escudero 2000) y el análisis de redundancia (Pelletier et al. 1998). La utilización de la geoestadística con datos en forma de conteos, con numerosos ceros o medidos utilizando escalas semicuantitativas no es apropiada en numerosas ocasiones (Perry et al. 1999). El test de Mantel no siempre es capaz de modelar el patrón espacial de una variable cuando éste es complejo y no puede ser fácilmente caracterizado con matrices de distancia (Fortin & Gurevitch 2001). El uso del CCA y del RDA asume la presencia de relaciones unimodales y lineales respectivamente entre las distribuciones de la vegetación y las propiedades edáficas (Legendre & Legendre 1998), siendo también sensible a la presencia de errores de medida (Fortin & Gurevitch 2001). Algunas ventajas de SADIE frente a estos métodos son que los datos no necesitan seguir ninguna distribución, ya que los resultados están condicionados únicamente a la

heterogeneidad presente en los mismos (Bell 1998), y que puede utilizarse con conteos, datos binarios, semicuantitativos o continuos previamente categorizados (Perry et al. 1999). SADIE todavía no se ha aplicado para el análisis del patrón espacial de las características edáficas superficiales, y en el presente estudio se ha mostrado como una herramienta válida para este propósito cuando los datos son tomados en una escala binaria o semi-cuantitativa, tal como ocurre frecuentemente en este tipo de estudios (Eldridge 1996, Eldridge & Tozer 1996, 1997). No obstante, y dado que en el presente capítulo no se han comparado los resultados obtenidos con los proporcionados por otras metodologías de análisis espacial existentes, nuevos estudios son necesarios para validar el uso de SADIE con este tipo de datos.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

2.5 Conclusiones

1. El microambiente creado por *S. tenacissima* determina importantes diferencias en la composición y distribución espacial de las cianobacterias, los musgos, las costras biológicas y físicas a pequeña escala.
2. Los cambios en la composición de la costra biológica, asociados a la proximidad a *S. tenacissima*, provocan modificaciones importantes en las características hidrológicas de los primeros centímetros de suelo, favoreciendo la generación de escorrentía en las zonas desnudas y un aumento de la infiltración en los microambientes vegetados. Los elementos más importantes a la hora de definir los flujos de escorrentía e infiltración son las cubiertas de cianobacterias y la costra física.
3. La distribución espacial a pequeña escala de *C. convoluta* está afectada por la presencia de *S. tenacissima*, mostrando una mayor cobertura y agregación espacial en los alrededores de las macollas.
4. El patrón espacial de las raíces, la costra biológica y la costra física a escala de parcela se relaciona con la distribución de *S. tenacissima*.
5. Las propiedades edáficas superficiales presentan claros patrones espaciales dentro de la zona de estudio a escala de individuo y de parcela. Estos patrones tienen importantes implicaciones para el desarrollo de la vegetación vascular y los flujos de agua y nutrientes en los espartales semiáridos.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Bloque II

Evaluación del potencial de la facilitación para la introducción de especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Capítulo 3

Análisis de las interacciones entre *Stipa tenacissima* y diversas especies arbustivas en zonas semiáridas. Evaluación de su potencial para la restauración de los espartales degradados

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

3.1. Introducción

3.1.1. Interacciones positivas entre las especies vegetales

Las interacciones positivas entre las plantas o facilitación, fenómeno mediante el cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento o estado general de otra (Callaway & Pugnaire 1999), son uno de los principales procesos que pueden influir en la estructura y composición de una comunidad (e. g. Aguiar et al. 1992, Chapin et al. 1994, Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Hacker & Gaines 1997). A pesar de que las primeras referencias sobre este fenómeno datan de principios de siglo (Phillips 1909), su estudio no ha recibido tradicionalmente la misma atención que el de la competencia, interacción considerada durante mucho tiempo como el factor clave en la configuración de las comunidades vegetales (e. g. Clements et al. 1929, Schoener 1983, Keddy 1989, Cornell & Lawton 1992). Sólo después de que se hiciera evidente que la competencia por sí sola era incapaz de explicar los distintos patrones de distribución de la vegetación observados en el medio natural (Schoener 1982, Goldberg 1990), se volvió a considerar la importancia de la facilitación, que durante la última década ha despertado un interés creciente entre los ecólogos (véanse los trabajos de Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Holmgren et al. 1997 y Callaway & Pugnaire 1999 para una revisión sobre el tema).

La facilitación es un proceso que se produce en una amplia variedad de ambientes (De Angelis et al. 1986, Hunter & Aarssen 1988, Callaway 1995), aunque se ha propuesto que su importancia aumenta en aquellos donde las condiciones climáticas o edáficas imponen un fuerte estrés para las plantas, mientras que en lugares más favorables para su desarrollo predominarían las interacciones competitivas, incluso dentro de una misma asociación (Bertness & Callaway 1994, Greenle & Callaway 1996, Brooker & Callaghan 1998, Pugnaire & Luque 2001). Así pues, no es de extrañar que la presencia de interacciones positivas haya sido especialmente documentada en ecosistemas como los desiertos (e. g. Turner et al. 1966, MacAuliffe 1984, Franco & Nobel 1989, Silvertown & Wilson 1994, Eccles et al. 1999, Carrillo-García et al. 2000), las zonas árticas (Carlsson & Callaghan 1991, Chapin et al. 1994, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998), los bosques alpinos (Callaway 1998, Callaway et al. 2000), los saladares (e. g. Bertness 1991, Bertness & Hacker 1994, Callaway 1994, Hacker & Bertness 1999, Callaway & Pennings 2000), los ambientes costeros sometidos a inundaciones temporales (Bruno 2000, Bruno & Kennedy 2000), las sabanas subtropicales (Belsky 1994,

Scholes & Archer 1997, Barnes & Archer 1999, Weltzin & McPherson 1999), las zonas montañosas (García et al. 2000, Gómez et al. 2001, Callaway et al. 2000) y los matorrales semiáridos (e. g. Pugnaire et al. 1996a, 1996b, Moro et al. 1997a, 1997b, Raffaele & Veblen 1998).

Los mecanismos implicados en la facilitación entre dos especies vegetales son diversos, e incluyen la creación de un microclima favorable, mayores contenidos en nutrientes y materia orgánica del suelo, un aumento en la humedad y oxigenación edáficas, protección frente a herbívoros y una mejora en las características microbiológicas y micorrízicas del suelo por parte de la especie facilitadora (Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1999). En el caso de las zonas áridas y semiáridas, van a tener una especial importancia aquellos mecanismos que permiten una disminución del estrés ambiental al que se ven sometidas las plantas. Así, la sombra proporcionada por las plantas de mayor tamaño puede proteger a las plántulas y juveniles de las temperaturas extremas, aminorar las pérdidas de agua y reducir la fotoinhibición, siendo uno de los principales factores responsables de la facilitación en estos ambientes (e. g. Nobel 1984, Bush & Van Auken 1991, Valiente & Ezcurra 1991, Gómez et al. 2001). Otros mecanismos que pueden jugar un papel importante son la mayor disponibilidad de agua y acumulación de nutrientes y materia orgánica debajo de la cubierta de árboles y arbustos (Schmida & Whittaker 1981, Weltzin & Coughenhour 1990, Richards & Caldwell 1987, Joffre & Rambal 1993, Franco Pizaña et al. 1996, Moro et al. 1997a, Raffaele & Veblen 1998).

3.1.2. La facilitación y su utilización en las actividades de restauración

La restauración de los ambientes semiáridos degradados puede ser iniciada utilizando técnicas que concentren aquellos recursos que más van a limitar el desarrollo de las plantas, como el agua y los nutrientes, y mejoren las adversas condiciones ambientales asociadas a estas zonas (Whisenant et al. 1995, Ludwig & Tongway 1996, Tongway & Ludwig 1996, Shachack et al. 1998, Whisenant 1999). En este sentido, la concentración de recursos edáficos y la mejora del microclima asociada a las manchas de vegetación puede proporcionar microambientes favorables para la introducción de especies de interés (Cortina & Vallejo 1999, en prensa, Vallejo et al. 2000b).

La facilitación es una interacción considerada desde hace tiempo en las actividades de silvicultura y gestión forestal (Oliver & Larson 1996), habiéndose establecido en algunos casos como una condición *sine qua non* para el establecimiento de las especies que ocupan

lugares cercanos al clímax en la sucesión vegetal (Montero & Alcanda 1993). Un caso paradigmático, que será comentado con más detalle en el capítulo siguiente, es el de la utilización masiva de coníferas en las repoblaciones forestales efectuadas en España durante los últimos 50 años, que han constituido cerca del 90 % del total de las especies utilizadas (Castroviejo et al. 1985, Ortuño 1990, Gil & Aránzazu 1993). Así, se pensaba que la introducción de estas especies en zonas degradadas facilitaría la posterior instalación de otras pertenecientes a estadios más avanzados de la sucesión vegetal conforme su desarrollo mejorara las condiciones microclimáticas y edáficas (Montero & Alcanda 1993).

A pesar del reconocimiento de la importancia de la facilitación en el funcionamiento del ecosistema y del papel que puede jugar en la restauración de ecosistemas degradados (Bradshaw 1983, Mitchley et al. 1996, Whisenant 1999, Pickett et al. 2001), pocos estudios hasta la fecha han llevado a cabo experimentos que evalúen en condiciones reales el papel de las interacciones positivas en la reintroducción de especies de interés, especialmente en el ámbito mediterráneo. Así, en matorrales de California, Callaway (1992) y Callaway & D´Antonio (1991) realizaron plantaciones experimentales de *Quercus douglasii* H. & A. y *Quercus agrifolia* Nee, observando que la supervivencia de los plantones debajo de los arbustos era del 30 %, mientras que en las áreas sin vegetación todos los plantones murieron. En la provincia de Valencia, en zonas de ombroclima seco-subhúmedo, plantaciones de encina (*Quercus ilex*) presentaron mayores supervivencias debajo de la cubierta de arbustos y pino carrasco (*Pinus halepensis*) que otras plantaciones realizadas en lugares carentes de vegetación (Vilagrosa et al. 1997), aunque la ausencia de controles en los lugares donde se plantó debajo de la cubierta vegetal impide evaluar correctamente el efecto de la cubierta vegetal en la supervivencia de los plantones introducidos. Recientes estudios realizados en zonas montañosas de Sierra Nevada (Granada), con ombroclima subhúmedo, han puesto de manifiesto como la supervivencia de plantones de *Q. ilex*, *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* fue significativamente mayor al amparo de distintas especies de matorral (*Salvia oxyodon* Vahl., *Crataegus granatensis* Boiss., *Ulex parviflorus* y *Berberis hispanica* entre otras) que en zonas desnudas sin vegetación, aumentando el efecto facilitador del matorral conforme lo hacían las condiciones climáticas adversas (Zamora et al. 2001a, 2001b, Gómez et al. 2001, Castro et al. en prensa). Estos últimos autores han propuesto la incorporación de la facilitación en el diseño de los programas de restauración en zonas montañosas mediterráneas. Pese al creciente número de estudios realizados en los últimos años sobre la facilitación, ninguno ha evaluado hasta el momento la potencialidad de esta interacción para la reintroducción de especies de interés en zonas semiáridas degradadas.

3.1.3. Los espartales semiáridos y su restauración

Diversos autores han estudiado el papel de *S. tenacissima* dentro de la sucesión vegetal, habiendo sugerido que los espartales actúan como etapas de degradación de la vegetación potencial. En el norte de África, estas formaciones aparecen tras la degradación de bosques abiertos dominados por *P. halepensis*, *T. articulata* y *Juniperus phoenicea* (Le Houèrou 1986, 2001), aunque Braun-Blanquet (1979) sugiere que son la formación climácica en las zonas próximas al desierto. Dentro de la Península Ibérica, se ha sugerido que actúan como etapas de degradación de encinares de *Q. ilex*, coscojares de *Quercus coccifera*, pinares de *P. halepensis* o matorrales esclerófilos mediterráneos (Costa 1973, Rivas Martínez 1987, Valdés & Herranz 1989, Martínez-Sánchez et al. 2000).

En las zonas semiáridas litorales de la provincia de Alicante, *S. tenacissima* se distribuye actualmente en aquellos lugares donde la vegetación potencial correspondería a un matorral de coscoja (*Q. coccifera*), lentisco (*Pistacia lentiscus*[11]), espino negro (*Rhamnus lycioides*) y otros arbustos esclerófilos de la alianza *Rhamno-Quercion cocciferae* (Rivas-Martínez 1987). No obstante, la posición de *S. tenacissima* en la escala degradativa de la vegetación potencial en estas zonas requeriría cierta discusión –que no es objeto de la presente tesis–, ya que se encuentra en el área de estudio desde hace milenios, como lo atestigua su extensiva utilización por parte de las tropas romanas durante las guerras púnicas, acaecidas en el siglo III a. C. y por las denominaciones recogidas ya por autores griegos y romanos de vastas extensiones del sudeste peninsular, que las catalogaron como "Spartarion Pedion" y "Campus spartarius" respectivamente (Ruiz de la Torre 1993).

En ausencia de perturbaciones es esperable la evolución de los espartales hacia etapas más maduras de la vegetación (Valdés & Herranz 1989, Conesa 1997). No obstante, y dado el estado actual de degradación que suelen presentar estas formaciones, su colonización por parte de especies arbustivas supuestamente pertenecientes a la vegetación potencial es improbable o muy lenta. Entre los motivos que provocan esta escasa recuperación espontánea se pueden citar la escasez de individuos adultos, unas condiciones edáficas y climáticas fuertemente limitantes para el establecimiento de las plántulas (Le Houérou 1986, Espelta et al. 1995), interacciones competitivas con la vegetación existente (Sánchez 1995) y la falta de dispersadores apropiados y microambientes favorables para la germinación (Ne´eman & Izhaki 1996, Alcántara et al. 1997). A los factores naturales que limitan la colonización de los

[11] Para evitar confusiones con el nombre abreviado de *Pinus halepensis*, a lo largo de todo este capítulo se nombra a esta especie con su nombre científico completo.

espartales por parte de las especies arbustivas hay que añadir la acción directa del hombre que, tal como se ha comentado en el primer capítulo (apartado 1.1.2, páginas 29-30), ha condicionado enormemente la vegetación existente en estas formaciones.

Dentro del sudeste peninsular, los espartales situados en la provincia de Alicante ocupan áreas con un elevado riesgo de erosión y desertificación, habiéndose considerado su restauración como prioritaria (Ruiz de la Torre 1993). Es por ello que en muchos de estas formaciones se han llevado a cabo plantaciones de *P. halepensis* realizadas siguiendo marcos de plantación regulares (Figura 3.1), dando como resultado en numerosas ocasiones masas de escaso crecimiento que no han promovido una recuperación significativa de la cubierta vegetal y han originado numerosos problemas de erosión asociados al empleo de terrazas y otras técnicas de plantación.

Figura 3.1. Repoblación de pino carrasco (*Pinus halepensis*) realizada en una zona de espartal en las proximidades de El Campello (Alicante). En la fotografía de la derecha puede apreciarse una vista general de la repoblación, realizada mediante subsolado y la construcción de terrazas (partes izquierda y derecha de la imagen respectivamente). En la fotografía de la izquierda puede verse un detalle de la plantación.

Tal como se ha comentado previamente (apartado 1.1.2, páginas 30-31), el desarrollo de *S. tenacissima* modifica las condiciones microclimáticas y edáficas en sus inmediaciones respecto a las zonas desnudas, creando "islas de recursos" en los alrededores de las macollas que pueden facilitar el desarrollo de diversos grupos de plantas inferiores y vasculares. Estas características, unidas a su posible pertenencia a una etapa degradativa de la vegetación potencial, a las condiciones climáticas existentes en las áreas que ocupan y al elevado riesgo de desertificación que presentan dichas zonas, hacen de los espartales comunidades idóneas para evaluar el potencial de la facilitación para el establecimiento de especies arbustivas en zonas semiáridas degradadas.

3.1.4. Hipótesis experimental y objetivos

La principal hipótesis que se maneja en este capítulo es que la modificación de las condiciones microambientales y edáficas en los alrededores de *S. tenacissima* puede facilitar la introducción de especies arbustivas de interés en espartales semiáridos degradados. Es esperable que el consumo de agua y la interceptación de la precipitación por *S. tenacissima* se compense por su capacidad para recoger los flujos de escorrentía, la reducción de la evaporación causada por el sombreo de su copa y el aumento de la infiltración existente en sus alrededores. Los resultados obtenidos en el capítulo anterior afianzan la idea de que el suelo situado en el área de influencia de las macollas de *S. tenacissima* puede estar actuando de sumidero de recursos. Adicionalmente, se espera que el suelo debajo de las macollas tenga un mayor contenido en nutrientes y materia orgánica, así como una mejor textura y estructura. Estos mecanismos deberían favorecer la presencia de una interacción positiva entre el esparto y las especies arbustivas introducidas.

Numerosos estudios han puesto de manifiesto que las interacciones facilitativas y competitivas entre las especies vegetales actúan simultáneamente en las comunidades naturales, siendo el resultado neto de una interacción determinada la suma de efectos positivos y negativos de distinta magnitud (e. g. Walker & Chapin 1986, Morris & Wood 1989, Aguiar & Sala 1994, Chapin et al. 1994, Callaway & Walker 1997). La importancia relativa de estos efectos está condicionada en buena media por los factores abióticos (Greenle & Callaway 1996, Pugnaire & Luque 2001), habiéndose establecido que la importancia de la facilitación aumenta conforme lo hacen las condiciones de estrés (Bertness & Callaway 1994, Callaway & Walker 1997, Holmgren et al. 1997, Brooker & Callaghan 1998). Conforme a estas hipótesis, se considera que en la interacción entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos actúan efectos positivos (fertilidad, captación de escorrentía y modificación del microclima) y negativos (competencia por el agua), asumiendo que la importancia de los primeros y, por consiguiente, de la facilitación, se incrementará conforme lo hagan las condiciones de estrés ambiental.

En los últimos años, la innovación tecnológica en la restauración de áreas degradadas se ha dirigido, fundamentalmente, hacia el desarrollo de técnicas que mejoren la capacidad del plantón para resistir condiciones de estrés (Vallejo et al. 2000b). Una de estas técnicas es la inoculación de los plantones con especies micorrícicas. Estos hongos pueden mejorar la captación de agua y nutrientes en situaciones limitantes (Cumming 1993, Wu et al. 1999), favoreciendo así la instalación de los plantones. En este capítulo, el posible efecto facilitador

de *S. tenacissima* sobre los plantones introducidos se compara con el efecto de la inoculación de micorrizas, analizándose también la interacción entre ambos tratamientos. Dado que la efectividad de las simbiosis micorrícicas se ve afectada de manera notable por la disponibilidad de agua y otros recursos edáficos (Eltrop & Marschner 1996, Morte et al. 2001), se espera que la respuesta de los plantones a la micorrización varíe en función del microambiente de plantación (junto a *S. tenacissima* o en zonas desnudas).

Los objetivos de este capítulo son:

1) Evaluar el efecto de la interacción con *S. tenacissima* en la supervivencia, crecimiento y estado fisiológico de plantones de tres especies arbustivas de interés en la restauración de ecosistemas semiáridos degradados (*Medicago arborea*, *Pistacia lentiscus* y *Q. coccifera*).
2) Determinar cuáles son los mecanismos responsables de la posible interacción entre los plantones introducidos y las macollas de *S. tenacissima*, analizando específicamente el papel de las modificaciones promovidas por esta especie en la fertilidad del suelo, los flujos de escorrentía y el microclima.
3) Analizar la importancia relativa de los principales efectos positivos y negativos que puedan intervenir en la interacción entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos, así como su evolución espacio-temporal en un gradiente de estrés.
4) Examinar el efecto combinado de la micorrización en vivero y el microambiente de plantación en el establecimiento de *Q. coccifera*.
5) Valorar la importancia y potencialidad de la facilitación como herramienta para la restauración de zonas semiáridas degradadas.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Diseño experimental

Para evaluar la interacción entre *S. tenacissima* y las especies arbustivas, así como los factores implicados en la misma y su dinámica espacio-temporal, se han realizado un total de tres plantaciones experimentales y una experiencia de invernadero (Tabla 3.1). Todas las experiencias de campo han sido realizadas en las parcelas experimentales de Aguas, Campello y Ballestera.

3.2.1.1. Plantación de 1998

El objetivo de esta plantación fue evaluar el efecto que ejercen las modificaciones ambientales creadas por el esparto en el establecimiento, estado fisiológico y crecimiento de especies arbustivas. Para ello se diseñó un experimento factorial equilibrado con dos microambientes de plantación y tres especies, replicado en tres parcelas experimentales (Tabla 3.1). Estos microambientes (esparto y claro) han sido descritos en el apartado 2.2.1.1 (página 87). La plantación se realizó entre el 10 y el 12 de diciembre de 1998 utilizando un ahoyado manual de 25 x 25 x 25 cm, evitando en lo posible alterar la vegetación natural y los flujos de escorrentía. La experiencia transcurrió en condiciones estrictamente naturales, sin riegos ni manipulaciones tras la plantación.

3.2.1.2. Plantación de 1999

En 1999 se replicó la plantación del año anterior, utilizando las mismas parcelas y diseño experimental, con la salvedad de que sólo se introdujeron dos especies (Tabla 3.1). De forma paralela, se evaluó el efecto combinado del microambiente de plantación y la micorrización en vivero sobre la supervivencia de plantones de *Q. coccifera*. Para ello se diseñó un experimento factorial equilibrado con dos factores fijos: microambiente y micorrización en vivero, replicado en una zona adyacente a las parcelas utilizadas en 1998. La plantación se realizó entre el 4 y el 6 de diciembre de 1999 mediante ahoyado manual de 25 x 25 x 25 cm. Al igual que en la plantación de 1998, el experimento transcurrió en condiciones naturales.

Tabla 3.1. Resumen del diseño experimental utilizado en las experiencias realizadas en zonas de espartal. A = Aguas, B = Ballestera, C = Campello, ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, EMV = esparto con micorrización en vivero, BCO = claro control, BMV = claro con micorrización en vivero y BCH = claro con eliminación de escorrentía.

Año	Especie (E)	Parcela (P)	Microambiente (M)	E x M x P †
1998	*Medicago arborea*	A, B, C	ECO, BCO	60
	Quercus coccifera	A, B, C	ECO, BCO	60
	Pistacia lentiscus	A, B, C	ECO, BCO	60
1999	*Quercus coccifera*	A, B, C	ECO, BCO	25
	Pistacia lentiscus	A, B, C	ECO, BCO	70
	Quercus coccifera	A, B, C	ECO, EMV, BCO, BMV	35
2001	*Pistacia lentiscus*	A, B	ECO, ECH, ESO, ECM, BCO, BCH	25

† Indica el número de plantones introducidos para cada combinación de especie, parcela y microambiente.

3.2.1.3. Plantación de 2001

En esta experiencia se evaluó la importancia relativa de los distintos factores implicados en la interacción entre *S. tenacissima* y las especies arbustivas introducidas. Para ello se incluyeron tres manipulaciones experimentales en el microambiente esparto y una en el claro, dando como resultado seis tratamientos (Figura 3.2): esparto control (ECO), esparto con exclusión de escorrentía (ECH), esparto con exclusión de sombreo (ESO), esparto con exclusión de competencia (ECM), claro control (BCO) y claro con exclusión de escorrentía (BCH). ECO y BCO se corresponden con los microambientes esparto y claro descritos en las experiencias de años anteriores. El experimento fue diseñado como factorial equilibrado, con seis tratamientos (microambientes), una especie y dos parcelas experimentales (Tabla 3.1). Dos meses antes de la plantación, que se realizó durante los días 23 y el 24 de enero de 2001, se seleccionaron aleatoriamente 100 microambientes esparto y 50 claro en cada parcela, asignándose al azar 25 réplicas para cada microambiente.

Para eliminar el sombreo en el microambiente ESO se tumbó la mata de *S. tenacissima* hacia detrás, sosteniéndola en esta posición con cables metálicos fijados en el suelo. El objetivo de este tratamiento fue provocar que el plantón recibiera la misma cantidad de radiación que en el BCO, manteniendo a la vez el resto de características del ECO (competencia por el agua por parte de *S. tenacissima* y condiciones edáficas). La exclusión de la escorrentía superficial en ECH y BCH se realizó mediante la inserción de chapas metálicas (1 m de longitud, 20 cm de altura) en la dirección del flujo de agua clavadas a 6 cm de profundidad y formando un ángulo de 60º. En el tratamiento ECM se roció la macolla de *S. tenacissima* con herbicida comercial (Glifobex®, Glifosato al 36% [peso:volumen], Herbicidas Mafa, Nules, Castellón). Se espera que en los tratamientos ESO y ECM ocurrirán

a medio-largo plazo cambios importantes en la fertilidad de estos microambientes respecto al ECO. No obstante, se asume que durante el transcurso de la experiencia éstos no serán muy acusados. Los tratamientos ECM y ESO se crearon durante las dos semanas previas a la plantación, mientras que las chapas en los tratamientos ECH y BCH se colocaron dos días después de la plantación.

En el momento de la plantación se añadió manualmente a cada hoyo de plantación 2 L de agua (equivalente a una lluvia de 32 $L \cdot m^{-2}$), con el fin de reducir la mortalidad asociada al estrés post-plantación. Debido a la escasez de precipitaciones registrada durante el transcurso del experimento, se realizaron nuevos riegos de las mismas características los días 9 de febrero, 12 de abril y 15 de julio de 2001.

3.2.1.4. Experiencia de invernadero

Con el fin de evaluar el papel de los posibles cambios en la fertilidad del suelo en el crecimiento de plantones de *Pistacia lentiscus*, se realizó un experimento en condiciones controladas en las instalaciones de la Universidad de Alicante. Durante enero de 2002 se recolectó suelo (0-20 cm profundidad) de microambientes esparto en Aguas y Ballestera. Los puntos de muestreo (12 para cada combinación de microambiente y parcela) fueron seleccionados al azar en una zona no perturbada previamente. El suelo se trasladó al laboratorio, donde se tamizó a 8 mm y se dejo secar a 60ºC hasta que alcanzó un peso constante. Una vez seco, se rellenaron aleatoriamente cuarenta y ocho alveolos de una bandeja forestal (150 cm^3 de volumen por alveolo) con suelo de los dos tipos de microambientes y las dos parcelas (12 réplicas para cada combinación), añadiéndose posteriormente a cada uno de ellos una plántula de *Pistacia lentiscus* de una semana de edad previamente germinada en el laboratorio. La experiencia se desarrolló en una cámara de crecimiento (modelo MLR-350, SANYO, Japón), con un fotoperiodo de 14 horas (con 300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ de PAR durante la fase con luz) y condiciones de temperatura de 26/20 ºC (luz/oscuridad). Cada alveolo se regó tres veces por semana con 30 mL de agua destilada durante los 65 días posteriores al inicio del experimento (28 de enero de 2002). Transcurrido este tiempo se midió en cada planta su diámetro, altura, número de hojas y biomasa fraccionada en raíces, tallos y hojas. Todo el material fue secado en estufa a 60 ºC durante una semana, pesándose a continuación. El contenido en materia orgánica de los suelos empleados en la experiencia se estimó utilizando el método de pérdida de masa por combustión, manteniendo las muestras en la mufla a 550 ºC durante dos horas (Pelletier et al. 1999).

Esparto control (ECO)

Esparto con exclusión de competencia (ECM)

Esparto con exclusión de escorrentía (ECH)

Claro control (BCO)

Esparto con exclusión de sombra (ESO)

Claro con exclusión de escorrentía (BCH)

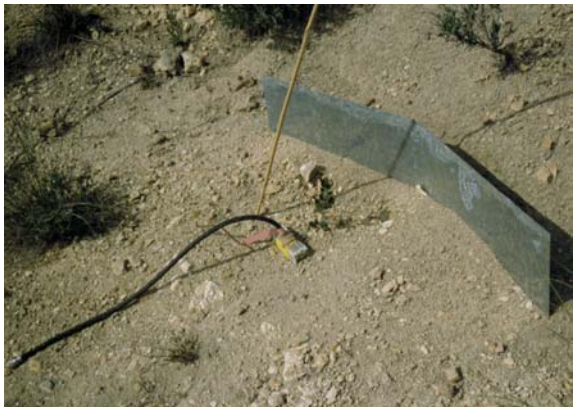


Figura 3.2. Aspecto de los distintos microambientes empleados en la plantación de 2001.

3.2.2. Especies utilizadas

3.2.2.1. Descripción y justificación de su empleo

Medicago arborea (Familia *Leguminosae*) es un arbusto que puede alcanzar 3 m de altura. Habita de manera natural ambientes rocosos, muros y matorrales pedregosos en zonas litorales mediterráneas, acompañando a especies como el palmito (*Chamaerops humilis*), el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) y el lentisco (*Pistacia lentiscus*) (Masclans 1990). Es una especie de distribución circunmediterránea, aunque en España se encuentra de forma natural únicamente en las islas de Cabrera, Ibiza y Menorca (Galán et al. 1998). Dentro del territorio valenciano se encuentra representada a través de la variedad *citrina* en las islas Columbretes, concretamente en los islotes de la Ferrera y la Foradada (Laguna 1994). Es cultivada en jardinería de forma esporádica en todo el mediterráneo peninsular, naturalizándose con cierta frecuencia (López González 1993). En las islas Baleares y Columbretes se ha utilizado como planta forrajera (Masclans 1990, Laguna 1994) por su calidad y capacidad de proporcionar hojas frescas durante la primavera y el otoño (Noitsakis et al. 1991, Martiniello et al. 1994). Como otros miembros de su familia, es una especie capaz de fijar nitrógeno atmosférico.

Pistacia lentiscus (Familia *Anacardiaceae*) es una especie arbustiva que suele alcanzar entre 1 y 2 m de altura. De distribución circunmediterránea y canaria, es muy frecuente en la mitad oriental y meridional de la Península Ibérica (López González 1993). Resiste mal las heladas, por lo que está ausente en buena parte de las zonas con clima continental. Forma parte de los matorrales climácicos presentes en zonas semiáridas (Tomaselli 1981, Debazac 1983), así como de los que se derivan de la degradación de encinares en lugares de clima seco (Galán et al. 1998).

Quercus coccifera (Familia *Fagaceae*) es un arbusto esclerófilo que no suele sobrepasar los 2 m de altura. Es una de las especies más características de la región Mediterránea, estando presente en casi toda la zona mediterránea peninsular (López González 1993). Es indiferente a la naturaleza química del suelo y domina los matorrales altos que sustituyen a los encinares quemados, talados o degradados (Gómez Manzaneque 1997, Tomaselli 1981), siendo especialmente abundante en los matorrales semiáridos del sudeste de la Península Ibérica (Rivas Martínez 1987). Tiene una buena capacidad de rebrote después del fuego (Trabaud 1991, Lloret & Vilà 1997) y un sistema radical profundo que le permite alcanzar reservas de agua situadas a cierta profundidad (Rambal 1984).

La introducción de especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados presenta un gran interés debido a la protección del suelo que ejercen, a su pertenencia a la vegetación potencial, a su capacidad para incrementar la resiliencia general del ecosistema frente a una perturbación y al efecto positivo que tienen sobre las comunidades animales (Vallejo et al. 2000b, Cortina & Vallejo 1999, Whisenant 1999). *Pistacia lentiscus* y *Q. coccifera* juegan un importante papel en la sucesión de los espartales hacia etapas más maduras de la vegetación (Rivas Martínez 1987). Por ser especies autóctonas adaptadas a las condiciones climáticas de las zonas semiáridas mediterráneas, así como por su situación en la escala degradativa de la vegetación potencial, capacidad de rebrote (Lloret & Vilà 1997) y producción de frutos aprovechables por la fauna (Herrera 1982, 1984), han sido propuestas para la restauración de ecosistemas semiáridos degradados (Vilagrosa et al. 1997, Vallejo et al. 2000a), habiéndose incrementado notablemente en los últimos años las investigaciones sobre su utilización al respecto (Vilagrosa et al. 1997, 2001, Fonseca 1999, Rubio et al. 2001, Vilagrosa 2002, Caravaca et al. en prensa).

Las leguminosas arbustivas capaces de fijar nitrógeno atmosférico, como *M. arborea*, tienen gran importancia en ecosistemas semiáridos (Knoop & Walker 1985, Jenkins et al. 1987), debido a su capacidad para formar asociaciones simbióticas con bacterias de la rizosfera y hongos micorrícicos (Herrera et al. 1993) y mejorar el contenido de nutrientes del suelo (Jarrell & Virginia 1990). También pueden facilitar el desarrollo de otras especies (McAuliffe 1984, Archer et al. 1988, Vitousek & Walker 1989), habiéndose postulado que deberían ser de las primeras especies a introducir dentro de las actividades de restauración (Aronson et al. 1993). *Medicago arborea* es una especie que desarrolla un denso sistema de raíces secundarias superficiales que ayuda a estabilizar el suelo y a reducir la erosión (Andreu et al. 1994, 1998), habiéndose propuesto para la revegetación de zonas semiáridas mediterráneas (Valdenegro et al. 2001).

3.2.2.2. Características de los plantones utilizados

En todos los experimentos se utilizaron plantones de una savia de edad (Tabla 3.2). En las plantaciones de 1998 y 1999 –excepto en el experimento de micorrización– y en la experiencia de invernadero de 2002, se utilizaron plantones procedentes de semillas recolectadas en zonas litorales de la Comunidad Valenciana por personal del Banc de Llavors de la Conselleria de Medio Ambiente (Generalitat Valenciana). Los plantones utilizados en las plantaciones fueron cultivados durante 9 meses en el vivero que el citado organismo tiene

en Quart de Poblet (Valencia) en contenedores Rootrainer® de 330 cm^3 (Rootrainer Ash, Roxburghside, Escocia). El sustrato utilizado fue una mezcla de turba, fibra de coco y arena (50: 45: 5 %), añadiéndose también fertilizante de liberación lenta (Osmocote plus, The Scotts Company, Columbus, Ohio, Estados Unidos). Los plantones de *Pistacia lentiscus* utilizados en 2001 provenían de Viveros Todolí (La Alcudia, Valencia) y fueron cultivados en bandejas de contenedores forestales de 150 cm^3 con un sustrato formado por turba fertilizada.

Tabla 3.2. Características biométricas de los plantones utilizados en las experiencias realizadas en zonas de espartal. Las medidas se realizaron en el vivero durante la semana previa a la plantación. Los datos representan la media ± la desviación estándar (n = 15, 14 y 10 para las plantaciones de 1998, 1999 y 2001 respectivamente). E = especie, P = plantación, Dcr = diámetro basal (mm), Alt = altura (cm), Pfo = peso seco foliar (g), Pta = peso seco del tallo (g), Pra = peso seco radicular (g), R:S = relación biomasa subterránea: biomasa aérea, M. a. = *Medicago arborea*; Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

E	P	Dcr	Alt	Pfo	Pta	Pra	R:S
M.a.	1998	3.9 ± 0.8	58.4 ± 11.1	0.4 ± 0.3	1.98 ± 1.23	1.00 ± 0.64	0.43 ± 0.12
Q. c.	1998	3.9 ± 1.1	23.4 ± 10.3	1.8 ± 1.1	1.14 ± 0.95	3.51 ± 2.51	1.29 ± 0.44
	1999	4.1 ± 0.8	20.8 ± 5.4	1.3 ± 0.5	0.74 ± 0.34	2.11 ± 1.24	1.04 ± 0.41
	1999†	2.1 ± 0.3	9.1 ± 3.6	-	-	-	-
	1999‡	2.1 ± 0.3	9.0 ± 1.9	-	-	-	-
P. l.	1998	5.2 ± 1.4	35.4 ± 10.5	3.9 ± 1.7	2.19 ± 1.16	1.15 ± 0.61	0.19 ± 0.04
	1999	4.7 ± 1.3	30.1 ± 7.3	2.9 ± 1.5	1.41 ± 0.92	1.45 ± 0.90	0.33 ± 0.09
	2001	2.9 ± 0.6	7.5 ± 1.9	0.4 ± 0.2	0.16 ± 0.06	0.55 ± 0.14	1.17 ± 0.46

† Plantones controles utilizados en la experiencia conjunta de micorrización y microambiente de plantación.
‡ Plantones micorrizados utilizados en la experiencia conjunta de micorrización y microambiente de plantación.

Los plantones de *Q. coccifera* utilizados en la experiencia conjunta de micorrización en vivero y microambiente de plantación se cultivaron en contenedores Poliforest® de 350 cm^3 (Poliex S.A., Castalla, Alicante), utilizando como medio de cultivo turba de *Sphagnum*, turba negra y una mezcla de perlita y vermiculita (50:25:25 %). La micorrización en vivero se realizó siguiendo las recomendaciones de Honrubia et al. (1995) por personal de Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de Murcia. Se utilizó inóculo de *Pisolithus tinctorius* (Pt 42AM) en forma de micelio y esporas obtenido de una formación de *Q. ilex* y *P. halepensis* localizada en una zona seca de dicha provincia. El micelio se aplicó a los plantones cuando éstos comenzaron a desarrollar las raíces, en una dosis de 1/10 (volumen:volumen). El inóculo en forma de esporas se añadió a intervalos mensuales durante la fase de cultivo en vivero, a dosis de 0.1 g por planta. Todos los plantones fueron examinados visualmente con el fin de asegurar su micorrización, descartándose aquellos que no presentaron raíces micorrícicas bien desarrolladas.

3.2.3. Caracterización de los microambientes de plantación

3.2.3.1. Propiedades edáficas

Las características edáficas superficiales de los microambientes esparto y claro se evaluaron antes de la plantación de 1998. En todos los lugares donde se introdujeron plantones se registró la presencia/ausencia de musgo, costra biológica (líquenes y cianobacterias), turrícolas, costra física, hojarasca y fragmentos rocosos superficiales en una superficie de 625 cm^2.

En el momento de la plantación, se seleccionaron al azar cinco hoyos por microambiente y parcela. En cada uno de ellos se tomó una muestra de suelo de 0-20 cm de profundidad, que se trasladó al laboratorio para su posterior análisis. Una vez tamizadas a 2 mm y secas, se determinó el contenido en nitrógeno total con el método Kjeldahl (Bremner & Mulvaney 1982), carbono orgánico con el método Walkley-Black (Nelson & Sommers 1982) y en carbonatos totales con el calcímetro de Bernard (Nelson 1982), así como la granulometría con el método de la pipeta de Robinson (Guillet & Rouiller 1982) y el pH con un electrodo de vidrio en solución suelo: agua 1: 2.5 (volumen:volumen).

3.2.3.2. Humedad

La humedad del suelo en los hoyos de plantación se evaluó en todas las plantaciones mediante la técnica de reflectometría de dominio temporal ("time domain reflectometry", en lo sucesivo TDR). Este método determina el contenido volumétrico de agua en el suelo a partir de variaciones en la constante dieléctrica, permitiendo la realización de medidas de manera rápida, continua y no destructiva (Anisko et al. 1994). Una descripción completa de los fundamentos teóricos y aplicaciones de esta técnica puede encontrarse en Topp et al. (1980) y en Topp & Davis (1985). En todos los casos se realizaron medidas con un medidor TDR Tektronix 1502C (Tektronix Inc., Beaverton, Oregon, Estados Unidos) y sondas de 20 cm de longitud colocadas verticalmente en los hoyos de plantación. Si bien existen ecuaciones estándar que relacionan la constante dieléctrica con la humedad volumétrica y que han resultado ser válidas para un buen rango de suelos y condiciones climáticas (Topp et al. 1980), es recomendable la utilización de ecuaciones específicas para cada zona de estudio (Hernández 1998). En este estudio se aplicó una ecuación obtenida para los suelos de la

cuenca del Ventós, de similares características litológicas a los de las parcelas experimentales (Bellot et al. 2001). La ecuación utilizada fue la siguiente:

Humedad (% en volumen) = $(0.0019 \cdot k^3) - (0.1025 \cdot k^2) + (3.0619 \cdot k) - 5.4118$

donde k es la constante dieléctrica, medida como:

$$k = \left(\frac{(L_c - L_i)}{L_r} \right)^2 \qquad (3.1)$$

siendo L_c la lectura del medidor TDR tomada en el campo, L_i la longitud inicial de las varillas metálicas de las sondas y L_r la longitud real de dichas varillas. Los valores de L_i y L_r se obtienen durante la calibración individual de las sondas, realizada en el laboratorio previamente a su instalación en el campo (véase Hernández 1998 para detalles sobre el calibrado).

En todos los casos, las sondas de TDR se colocaron verticalmente hasta una profundidad de 20 cm. Así los valores de humedad obtenidos corresponden con una medida integrada para todo el perfil 0-20 cm, que coincide aproximadamente con la profundidad del hoyo de plantación. En la plantación de 1998 se colocaron aleatoriamente diez sondas por microambiente y parcela durante abril de 1999. Se realizaron medidas mensuales desde su instalación hasta enero de 2000. Durante la segunda quincena de marzo y en octubre-noviembre de 2000 se realizaron curvas de secado en Ballestera, con el fin de observar la evolución a corto plazo de la humedad en los dos microambientes de plantación después de una lluvia. En el primer caso, se irrigaron todos los puntos con sondas de TDR hasta que la humedad fue similar en todos ellos. Una vez alcanzados valores medios cercanos al 16 % en los dos microambientes de plantación, se realizaron medidas diarias durante la primera semana y cada 2-3 días durante la segunda hasta que la caída de la humedad se estabilizó. En el otoño las medidas se hicieron después de una lluvia torrencial caída el 24 de octubre (62.5 $L \cdot m^{-2}$), con una frecuencia de 1-7 días hasta que la caída de la humedad se estabilizó en ambos microambientes. Como complemento a las medidas realizadas mediante TDR en la plantación de 1998, durante los muestreos de fisiología en Ballestera (ver más adelante) se recolectaron muestras volumétricas de suelo de 20 cm de profundidad para determinar la humedad a tres profundidades (0-5 cm, 5-10 cm y 10-20 cm) con el método gravimétrico.

Para analizar la evolución de la humedad en la plantación de 1999 se colocaron cinco sondas de TDR por microambiente y parcela en hoyos seleccionados al azar. Las medidas se realizaron de marzo a diciembre de 2000 a intervalos de 3-4 semanas. En la plantación de 2001 se midió la evolución de la humedad en los seis microambientes. Se colocaron aleatoriamente 12 sondas de TDR por microambiente en Aguas una semana después de la plantación, realizándose medidas a intervalos de 1-4 semanas entre enero de 2001 y marzo de 2002.

3.2.3.3. Temperatura

La temperatura del suelo en los microambientes esparto y claro se midió en las plantaciones de 1998 y 1999. En ambos casos, se colocaron junto a las sondas de TDR diodos recubiertos con adhesivo termofusible e insertados a 5 cm de profundidad (n = 10 y 5 para las plantaciones de 1998 y 1999 respectivamente), realizándose las medidas con una periodicidad de 3-4 semanas entre junio de 1999 y diciembre de 2000.

3.2.3.4. Radiación

Para evaluar los cambios en la radiación fotosintéticamente activa (PAR) propiciados por las macollas de esparto, se realizaron medidas estacionales en todas las parcelas durante 1999 (20 abril, 30 agosto, 5 noviembre y 30 diciembre) utilizando un ceptómetro Sunfleck (Decagon, Pullman, Washington, Estados Unidos). En cada parcela se seleccionaron aleatoriamente cinco microambientes de cada tipo, claro y esparto, en los que se realizaron todas las medidas. Para cada microambiente se midió la PAR a cinco alturas desde la superficie del suelo (0, 20, 40, 60, 80 y 100 cm) como la media de diez medidas instantáneas. Las medidas se tomaron en días despejados entre las 13:00 y 15:00 horas (hora local). Estas medidas fueron complementadas con las realizadas durante los muestreos de fisiología de 1999, 2000 y 2001 (ver siguiente apartado), donde se midió la PAR existente a la altura del plantón entre las 11:00 y 13:00 (hora local) utilizando los sensores presentes en el fluorímetro.

3.2.4. Caracterización de la respuesta de los plantones

3.2.4.1. Supervivencia

La supervivencia de la plantación de 1998 fue evaluada durante los tres años posteriores a la plantación, midiéndose cuatro veces durante 1999 (enero, mayo, octubre y diciembre) y dos veces durante 2000 (mayo y noviembre) y 2001 (mayo y diciembre). En la plantación de 1999 se evaluó la supervivencia cuatro veces durante el año 2000 (enero, mayo, octubre y diciembre) y dos veces en el año 2001 (mayo y diciembre). En la plantación de 2001 se realizó un seguimiento de la supervivencia con una frecuencia circa mensual entre enero y septiembre de 2001, midiéndose posteriormente en enero y febrero de 2002 (Tabla 3.3).

BIBLIOTECA VIRTUAL

Tabla 3.3. Resumen de las variables evaluadas en los plantones durante las distintas experiencias realizadas en espartales. E = especie, P = plantación, S = supervivencia, CB = crecimiento en biomasa, CD = crecimiento en diámetro, Ψ = potenciales hídricos, F = fluorescencia, M. a. = *Medicago arborea*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

Variable	E	P	1999												2000											
			E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
S	M. a.	1998	■				■					■		■					■						■	
	Q. c.	1998	■				■					■		■					■						■	
		1999													■				■					■		■
	P. l.	1998	■				■					■		■					■						■	
		1999													■				■					■		■
CB	M. a.	1998						■					■						■							
	Q. c.	1998						■					■													
	P. l.	1998						■					■													
CD	M. a.	1998	■				■							■					■							
Ψ	M. a.	1998						■					■													
	Q. c.	1998						■					■													
	P. l.	1998						■					■													
F	M. a.	1998						■					■													
	Q. c.	1998						■					■													
		1999																	■							
	P. l.	1998						■					■													

Variable	E	P	2001												2002	
			E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F
S	M. a.	1998					■							■		
	Q. c.	1998					■							■		
		1999					■							■		
	P. l.	1998					■							■		
		1999					■							■		
		2001	■	■	■	■	■	■	■	■	■				■	■
CD	M. a.	1998												■		
Ψ	P. l.	2001						■								
F	P. l.	2001				■	■		■	■	■					

3.2.4.2. Crecimiento

El crecimiento en biomasa de los plantones introducidos en 1998 se evaluó en Ballestera en mayo y octubre de 1999 (Tabla 3.3). En cada muestreo se seleccionaron al azar cinco plantones por especie y microambiente. Los plantones fueron desenterrados manualmente con la ayuda de puzones de acero y de agua a presión, y trasladados al laboratorio para su posterior fraccionamiento. Las diferentes partes separadas (raíces, tallos y hojas) fueron secadas en estufa a 60 ºC durante una semana, pesándose a continuación. El crecimiento en diámetro se evaluó en los plantones de *M. arborea* introducidos en Aguas. Se midió su diámetro y altura en el momento de la plantación y de aquellos supervivientes a los 6, 10, 18 y 36 meses.

3.2.4.3. Estado fisiológico

BIBLIOTECA VIRTUAL

El estado fisiológico de los plantones introducidos en 1998 (potencial hídrico y fluorescencia de las clorofilas) se evaluó en Ballestera a finales de primavera (4-7 de junio) y en otoño (11-14 de noviembre) de 1999 en los mismos plantones que posteriormente fueron desenterrados. Se seleccionaron estas dos fechas debido a la importancia que tiene el primer verano en el campo para el establecimiento de los plantones en zonas Mediterráneas (Vilagrosa et al. 1997, Rey Benayas 1998, Fonseca 1999, Vilagrosa 2002). En junio no se pudieron realizar medidas de potencial hídrico y fluorescencia a mediodía de *M. arborea* por un problema técnico, mientras que en noviembre no se pudo evaluar el potencial hídrico a mediodía de *Q. coccifera* debido a la falta de plantones en adecuadas condiciones para su medición (con dos ramas como mínimo). En la plantación de 1999 se evaluó la fluorescencia de las clorofilas en Ballestera durante la primavera de 2000. En la plantación de 2001 se realizaron medidas de fluorescencia de las clorofilas en Aguas durante la primavera y el verano de dicho año (Tabla 3.3) con el fin de analizar la evolución del estado de los plantones durante la época de mayor estrés. Los potenciales hídricos al alba de estos plantones se evaluaron al final de la primavera (Tabla 3.3). Las mediciones efectuadas durante 2000 y 2001 se realizaron en seis plantones seleccionados al azar por microambiente. Todos los muestreos de fisiología se realizaron en días soleados.

Los potenciales hídricos se midieron utilizando una bomba de presión (modelo Soilmoisture 2005, Soilmoisture corp., Santa Barbara, California, Estados Unidos). Las medidas fueron tomadas en pequeños tallos terminales de *Q. coccifera* y *M. arborea* y en una

hoja compuesta en el caso de *Pistacia lentiscus*, dentro del intervalo de 1-2 minutos tras la recolección del material con el fin de evitar su deshidratación. Las medidas al alba se realizaron durante las dos horas anteriores a la aparición del sol por encima del horizonte, mientras que las medidas al mediodía tuvieron lugar entre las 14:00 y las 15:00 horas (hora local).

Las medidas de fluorescencia de la clorofila fueron realizadas in situ utilizando un fluorímetro portátil (modelo PAM-2000, Walz, Effeltrich, Alemania) equipado con una pinza foliar (modelo 2030-B, Walz) y un sensor para medir la radiación PAR incidente en la hoja, descrito en detalle por Bilger et al. (1995). La eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) fue calculada al alba y al mediodía, entre las 13:00–15:00 horas (hora local), a partir de la relación (Maxwell & Johnson 2000):

$$F_v / F_m = \frac{F_m - F_0}{F_m} \qquad (3.2)$$

donde F_m, F_v y F_0 son, respectivamente, la fluorescencia máxima, variable e inicial. Las determinaciones al alba fueron realizadas de manera directa antes del amanecer, mientras que para las medidas a mediodía las hojas fueron adaptadas a la oscuridad media hora antes de la medición utilizando pinzas específicas para ello (modelo DLC-8, Walz). Las medidas de F_v:F_m al alba y al mediodía se realizaron en la misma hoja de cada plantón.

La composición isotópica ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$) y el contenido foliar de carbono y nitrógeno se evaluaron en el momento de la plantación y seis meses después. Para ello se utilizaron muestras de hojas trituradas de los plantones desenterrados en el vivero (Tabla 3.2) y en Ballestera (ejemplares utilizados para las medidas ecofisiológicas) durante la semana previa a la plantación y junio de 1999 respectivamente. La composición isotópica y las concentraciones foliares de carbono y nitrógeno se obtuvieron utilizando un espectrómetro de masas conectado a un cromatógrafo de gases (Ehleringer & Osmond 1991). Estos análisis fueron realizados por el personal del "Stable Isotope Ratio Facility for Environmental Research" (Universidad de Utah, Estados Unidos).

En el caso del ^{13}C, la composición isotópica de una muestra se expresa en ‰ como $\delta^{13}C$ o concentración relativa de las muestras respecto al patrón de belemnita (PDB), obteniéndose a partir de la siguiente relación (Ehleringer & Osmond 1991):

$$\delta\ (‰) = \frac{R_{muestra}}{R_{patrón} - 1} * 1000 \qquad (3.3)$$

donde R corresponde a la proporción $^{13}C/^{12}C$. El valor de $\delta^{13}C$ proporciona una medida integrada de la eficiencia en el uso del agua, aumentando ésta conforme los valores de $\delta^{13}C$ son menos negativos (Farquhar & Richards 1984).

Para obtener el ^{15}N se procedió de manera análoga, expresándose en este caso los datos como $\delta^{15}N$ o concentración relativa de las muestras respecto al nitrógeno atmosférico (0.3663 % atómico respecto al ^{14}N), siendo R la proporción $^{15}N/^{14}N$ en este caso (Lajtha & Milchener 1994). La medida de $\delta^{15}N$ puede utilizarse para obtener una estima integrada de las fuentes de nitrógeno utilizadas por las plantas (Ehleringer & Osmond 1991). Debido a las diferencias en la abundancia natural de ^{15}N entre el nitrógeno atmosférico (NA) y el edáfico, y a que la fijación bacteriana de NA no discrimina el ^{15}N, las leguminosas fijadoras de NA, como *M. arborea*, suelen mostrar valores menos negativos de $\delta^{15}N$ que las especies no fijadoras (Ehleringer & Osmond 1991).

3.2.5. Cuantificación y evolución espacio-temporal de los efectos positivos y negativos en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos

La importancia relativa de los efectos positivos y negativos que intervienen en la interacción entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos (*Pistacia lentiscus* en este caso), así como su evolución espacio-temporal dentro de un gradiente de estrés, se evaluó en la plantación de 2001. El efecto negativo esperado en la interacción estudiada estaría relacionado con la competencia por el agua. Durante las campañas de desentierro en Ballestera se observó la presencia de una cantidad importante de raíces de esparto en los hoyos de plantación en el microambiente ECO a los seis y once meses después de la plantación. Dado que el agua es el principal factor limitante para *S. tenacissima* (Haase et al. 1999) y *Pistacia lentiscus* (Kyparissis et al. 2000, Flexas et al. 2001), se espera la presencia de competencia por este recurso durante el transcurso del presente estudio, así como su aumento conforme disminuye la humedad edáfica durante el verano. Por el contrario, los efectos positivos esperados en esta interacción vendrían mediados por los cambios que *S. tenacissima* introduce en las propiedades físico-químicas y superficiales del suelo, en el microclima y en la captación de agua procedente de escorrentía.

En el estudio en condiciones de campo de los mecanismos de interacción entre *S. tenacissima* y *Pistacia lentiscus* se manejaron tres factores principales: competencia por el agua (negativo), modificación de las condiciones microclimáticas (positivo) y captación de agua procedente de escorrentía (positivo). Esta aproximación, que simplifica las condiciones reales, no tiene en cuenta de manera explícita el papel de las diferencias entre microambientes en las propiedades del suelo. No obstante, dicho papel puede deducirse del análisis comparativo de los efectos del resto de factores controlados y de los indicios aportados por la caracterización de los microambientes y por el experimento de invernadero (apartado 3.2.1.4, página 128).

Para cuantificar los efectos netos, positivos y negativos se analizaron la supervivencia y la F_v:F_m al alba como variables de respuesta de los plantones. Ambas han mostrado ser indicadores válidos para evaluar el estado de los plantones en condiciones de campo, especialmente en ambientes estresantes como el presente en la zona de estudio (e. g. Figueroa et al. 1997, Mohammed & Parker 1999, Egerton et al. 2000, Vilagrosa et al. en prensa). Los efectos fueron analizados durante el periodo comprendido entre marzo y septiembre de 2001, cuando tuvo lugar la mayor parte de la mortalidad. Para evaluar el efecto neto de la interacción entre *S. tenacissima* y *Pistacia lentiscus*, se comparó el estado de los plantones en los microambientes ECO y BCO. El efecto negativo por la competencia por el agua y los efectos positivos promovidos por los cambios en el microclima y la adquisición de agua procedente de la escorrentía fueron obtenidos como la diferencia entre los microambientes ECO y ECM, ECO y ESO y ECO y ECH respectivamente.

En primer lugar se analizó la evolución del efecto neto de la interacción en Aguas y Ballestera. Si bien ambas se encuentran dentro de la misma zona de estudio, están separadas sólo por 10 km de distancia y tienen la misma orientación, vegetación y características edáficas, su localización geográfica hace que la precipitación media anual sea considerablemente menor en Ballestera respecto a Aguas (239 vs. 153 mm en el periodo 1998-2001). Así pues, se considera que ambas se localizan en extremos opuestos dentro de un gradiente de estrés ambiental, mayor en Ballestera que en Aguas, dentro de un contexto general marcado por el clima semiárido que ambas comparten. Para cada periodo muestreado, se calcularon en cada parcela las diferencias relativas en el porcentaje de supervivencia entre los microambientes esparto y claro control (R_N) como:

$$R_N = \frac{S_{ECO} - S_{BCO}}{S_{BCO}} \qquad (3.4)$$

donde S_{ECO} y S_{BCO} son los porcentajes de supervivencia en los microambientes ECO y BCO respectivamente. Un valor positivo de R_N se interpreta como indicio de facilitación. De acuerdo con las hipótesis planteadas se espera encontrar mayores valores de R_N en Ballestera que en Aguas, así como su incremento en ambas parcelas conforme aumentan las condiciones ambientales adversas durante el verano.

Del mismo modo, se analizó la importancia relativa de los efectos positivos y negativos en la supervivencia durante el mismo periodo. La dirección y magnitud de los efectos positivos del sombreo (R_S) y el aporte de agua procedente de la escorrentía (R_R), así como de los efectos negativos de la competencia (R_C) en la supervivencia se estimaron como:

$$R_S = \frac{S_{ESO} - S_{ECO}}{S_{ECO}} \quad (3.5)$$

$$R_R = \frac{S_{ECH} - S_{ECO}}{S_{ECO}} \quad (3.6)$$

$$R_C = \frac{S_{ECM} - S_{ECO}}{S_{ECO}} \quad (3.7)$$

donde S_{ECO}, S_{ECH}, S_{ESO} y S_{ECM} son los porcentajes de supervivencia en los microambientes ECO, ECH, ESO y ECM respectivamente. Un aumento en la importancia relativa de los efectos positivos frente a los negativos en Ballestera en comparación con Aguas, así como un incremento de la magnitud de ambos durante el transcurso del verano, apoyarían las hipótesis planteadas.

En el caso de la $F_v:F_m$ al alba, las medidas replicadas permitieron utilizar herramientas estadísticas basadas en el meta-análisis (Gurevitch & Hedges 2001) para evaluar el efecto de los efectos neto, positivos y negativos. Esta aproximación está siendo empleada en los últimos años en Ecología para sintetizar y obtener generalizaciones a partir de estudios realizados de manera independiente (Gurevitch et al. 1992, 2000, Rustad et al. 2001), aunque también se ha utilizado para evaluar el efecto de distintos tratamientos experimentales dentro de una misma experiencia (Holzapfel & Mahall 1999, Pugnaire & Luque 2001). Para evaluar la importancia relativa de los efectos positivos y negativos en la $F_v:F_m$ se ha utilizado el índice *d* de Hedges (Hedges & Odkin 1985), calculado como[12]:

[12] Todas las fórmulas expuestas a continuación conforme a Gurevitch & Hedges (2001).

$$d = \frac{X_1 - X_2}{s_{1,2}} J \tag{3.8}$$

donde X_1 y X_2 son los valores medios de F_v:F_m para el microambiente 1 y 2 respectivamente y $s_{1,2}$ es la desviación estándar conjunta:

$$s_{1,2} = \sqrt{\frac{(N_1 - 1)(s_1)^2 + (N_2 - 1)(s_2)^2}{N_1 + N_2 - 2}} \tag{3.9}$$

donde N_1 y N_2 son el número de plantones medidos en los microambientes 1 y 2 respectivamente y S_1 y S_2 corresponden a la desviación estándar asociada a X_1 y X_2. J es un factor para corregir por los tamaños de muestra pequeños:

$$J = 1 - \frac{3}{4(N_1 + N_2 - 2) - 1} \tag{3.10}$$

por último la varianza de d se calculó utilizando la siguiente expresión:

$$v_{1,2} = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} + \frac{d^2}{2(N_1 + N_2)} \tag{3.11}$$

a partir de estos datos, los límites superior (d^S) e inferior (d^I) del intervalo de confianza al 95 % se obtuvieron como:

$$d^S = d + [Z_{\alpha/2} * s_{1,2}(d)] \tag{3.12}$$

$$d^I = d - [Z_{\alpha/2} * s_{1,2}(d)] \tag{3.13}$$

donde Z es el valor crítico de dos colas de la distribución normal. Un valor de d cuyo intervalo de confianza se solapa con cero indica la ausencia de un efecto significativo del microambiente evaluado respecto al control.

3.2.6. Análisis estadísticos

Los datos de las características edáficas superficiales fueron analizados utilizando modelos log-lineales (Agresti 1990). Este análisis establece un modelo lineal para los logaritmos de las frecuencias de una tabla de contingencia de múltiples entradas, permitiendo así interpretar las relaciones entre variables categóricas (Ferrán 1997). Para analizar el efecto del microambiente y la parcela se utilizó una tabla de tres vías (características superficiales, microambiente de plantación y parcela). Cuando la interacción de tercer orden fue significativa se utilizó un modelo saturado, mientras que en caso contrario se empleó un modelo no saturado de segundo orden resultado de la eliminación hacia atrás del término no significativo (Agresti 1990). Los datos sobre las características físico-químicas de los suelos fueron analizados mediante análisis de la varianza (en lo sucesivo ANOVA) de dos factores (microambiente, fijo, y parcela, aleatorio).

Las medidas de TDR y de temperatura del suelo se analizaron por separado para cada parcela utilizando ANOVA de dos factores (microambiente y tiempo), con medidas repetidas de este último. Los análisis se realizaron por separado para cada una de las plantaciones, ya que tanto la localización espacial como el número de réplicas en cada microambiente varió entre ellas. En la de 2001, las diferencias entre microambientes fueron evaluadas mediante el método de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls (en lo sucesivo SNK) con un nivel de significación de 0.05 (Underwood 1997). Durante el otoño de 2001, tres sondas de TDR situadas en el microambiente esparto con exclusión de sombra quedaron inutilizadas, lo que redujo el número de réplicas empleadas en el ANOVA a nueve en este microambiente. En los casos donde no se pudo conseguir la circularidad de la matriz varianza-covarianza (esfericidad), se utilizó el estadístico ε de Greehouse-Geiser para disminuir los grados de libertad, utilizando la significación estadística proporcionada por este análisis (Ximénez & San Martín 2000).

Los datos de humedad gravimétrica tomados durante los muestreos fisiológicos de 1999 fueron analizados mediante un ANOVA encajado de tres factores, con microambiente y profundidad como factores fijos y hoyo de plantación (encajado dentro de microambiente) como factor aleatorio. Las curvas de secado obtenidas en Ballestera durante el año 2000 fueron ajustadas individualmente a ecuaciones exponenciales, comparándose la tasa de caída de la humedad (coeficient de la ecuación exponencial) entre microambientes mediante el test no parámetrico de la U de Mann-Whitney (n = 10 y 5 para la curvas de primavera y otoño respectivamente). En la plantación de 2001, la magnitud de los efectos netos, positivos y

negativos sobre la humedad edáfica se evaluó utilizando un meta-análisis, tal como se ha descrito en el apartado anterior.

La supervivencia fue analizada por separado para cada fecha de muestreo en las plantaciones de 1998 y 1999 utilizando modelos log-lineales. En el primer caso, los datos fueron analizados inicialmente en una tabla de cuatro vías (supervivencia, especie, microambiente y parcela). Debido a que la interacción de cuarto grado fue significativa en la mayor parte de los periodos muestreados y a que análisis exploratorios mostraron claras diferencias entre las especies, se realizaron análisis de tres vías (supervivencia, microambiente y parcela) separados para cada una de ellas, tal como se ha descrito al comienzo de este apartado. En el experimento de microrrización en vivero realizado en dicho año, la supervivencia se analizó mediante una tabla de cuatro vías (supervivencia, micorrización, microambiente y parcela). En la plantación de 2001 las curvas de supervivencia se analizaron utilizando el método de Kaplan-Meier, evaluando las diferencias entre microambientes con el estadístico log-rango (Ferrán 1997).

Los datos de biomasa de los plantones desenterrados en 1999 fueron analizados para cada periodo muestreado por separado (junio y noviembre) mediante un ANOVA de dos factores fijos (microambiente y especie). La evolución de la biomasa en el tiempo fue analizada por separado para cada microambiente y especie mediante un ANOVA de un factor (tiempo) considerando los intervalos vivero-junio y junio-noviembre. En el experimento de invernadero, realizado durante el primer trimestre de 2002, para estimar el papel de la fertilidad asociada a los microambientes esparto y claro se analizaron los datos biométricos y de biomasa de los plantones, así como el contenido en materia orgánica de los suelos, de manera separada para cada parcela mediante un ANOVA de un factor (microambiente).

Para analizar el crecimiento en diámetro de *M. arborea* en Aguas, se calculó primero la tasa de crecimiento relativo (TCR), de acuerdo a la siguiente expresión (Poorter & Garner 1999):

$$TCR = \frac{\ln(var_2) - \ln(var_1)}{t_2 - t_1} \qquad (3.14)$$

donde var_2 y var_1 son los diámetros de los plantones evaluados a los 36 meses (t_2) y en el momento de la plantación (t_1) respectivamente. Las diferencias entre microambientes en la TCR se analizaron mediante un ANOVA de un factor. Debido a las diferencias en la supervivencia entre microambientes, y con el fin de guardar un diseño equilibrado, se

seleccionaron aleatoriamente en el microambiente que presentó mayor supervivencia el mismo número de plantones existente en el de menor supervivencia a los 36 meses tras la plantación.

El potencial hídrico y la $F_v:F_m$ evaluados en los plantones de las tres especies introducidas en 1998 fueron analizados para cada periodo de tiempo por separado mediante un ANOVA de dos factores fijos (microambiente y especie). Las medidas de $F_v:F_m$ realizadas en *Q. coccifera* correspondientes a la plantación de 1999 fueron analizadas utilizando un ANOVA de un factor (microambiente). Los datos de $F_v:F_m$ de *Pistacia lentiscus* obtenidos durante la primavera y el verano de 2001 se analizaron mediante un ANOVA de dos factores, microambiente, fijo, y muestreo, aleatorio. En todos estos casos, los análisis se realizaron por separado para las medidas efectuadas al alba y mediodía, así como para la diferencia entre ambas. En la plantación de 2001, las diferencias entre microambientes fueron evaluadas utilizando el test SNK con un nivel de significación de 0.05. Los potenciales hídricos evaluados en Aguas durante junio de 2001 se analizaron utilizando un ANOVA de un factor, evaluándose las diferencias entre microambientes de la misma forma. Los datos sobre composición isotópica y nutricional obtenidos en 1999 fueron analizados mediante un ANOVA de dos factores fijos (microambiente y especie). La evolución de estos valores entre el vivero y junio fue analizada por separado para cada microambiente y especie mediante ANOVA de un factor.

Los datos fueron transformados conforme a las recomendaciones de Legendre & Legendre (1998, páginas 39-43) para la realización de análisis paramétricos con el fin de corregir desviaciones de la distribución normal y la heterogeneidad de varianzas, quedando reflejado en el texto los casos en los que no se pudo cumplir este último requisito. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 9.0 para Windows.

3.3. Resultados

3.3.1. Características de los microambientes de plantación

Todas las características edáficas superficiales mostraron diferencias significativas entre microambientes (Tabla 3.4). La presencia de costra biológica, musgo, turrícolas y hojarasca fue más frecuente en el microambiente esparto, mientras que la de costra física lo fue en el claro. La mayoría de las variables mostró una interacción de tercer orden significativa, indicando la presencia de diferencias entre las parcelas experimentales. El microambiente esparto presentó mayores contenidos en carbono orgánico que el claro en las tres parcelas (Tabla 3.5). El resto de variables físico-químicas no mostraron diferencias significativas entre microambientes, aunque las parcelas presentaron diferencias en el contenido de materia orgánica y nitrógeno total, encontrándose los mayores valores en Aguas.

Tabla 3.4. Frecuencia de las características edáficas superficiales en los microambientes esparto y claro antes de la plantación de 1998 y resultados del análisis log-lineal. M = microambiente de plantación, S = parcela y C = propiedades edáficas superficiales. Los grados de libertad para las interacciones M x C y M x S x C son uno y dos respectivamente. Las interacciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Variable	Frecuencia (%)						Análisis log-lineal	
	Aguas		Campello		Ballestera		G^2 (P)	
	Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro	M x C	M x S x C
Costra física	3.3	80.1	0.0	93.3	0.6	33.5	681.26 (**<0.001**)	19.40 (**<0.001**)
Costra biológica	76.7	35.9	1.1	0.0	8.9	0.0	82.13 (**<0.001**)	5.59 (0.061)
Musgo	56.3	7.7	4.0	0.0	8.9	2.8	115.62 (**<0.001**)	6.58 (**0.037**)
Turrícolas	46.6	55.2	40.0	4.9	40.0	7.4	52.11 (**<0.001**)	77.03 (**<0.001**)
Hojarasca	96.6	51.1	92.0	82.4	96.1	18.9	323.50 (**<0.001**)	48.83 (**<0.001**)
n	176	181	175	182	176	180		

Las macollas de esparto disminuyeron notablemente la radiación PAR en sus alrededores (Figura 3.3). Así, los plantones de *Q. coccifera* y *Pistacia lentiscus* introducidos en el microambiente esparto recibieron una radiación entre un 30 % (otoño) y un 70 % (verano) inferior a la existente en el claro. En el caso de *M. arborea*, sólo las partes inferiores de la planta fueron efectivamente sombreadas, ya que a la altura correspondiente a la altura media de los plantones de esta especie, que era de unos 60 cm en el momento de la

plantación, la radiación en el microambiente esparto era superior al 80 % de la existente en el claro.

Tabla 3.5. Propiedades físico-químicas del suelo (0-20 cm) en los dos microambientes de plantación y resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente y la parcela, así como el de su interacción. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 5). CO = carbono orgánico, NT = nitrógeno total, CT = carbonatos totales. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Variable	Aguas		Campello		Ballestera	
	Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro
pH	8.3 ± 0.1	8.4 ± 0.1	8.4 ± 0.1	8.5 ± 0.1	8.5 ± 0.0	8.5 ± 0.1
CO ($mg \cdot g^{-1}$)	27.0 ± 2.9	21.9 ± 1.1	17.5 ± 0.9	14.9 ± 1.1	21.5 ± 2.1	17.6 ± 1.6
NT ($mg \cdot g^{-1}$)	2.2 ± 0.3	1.9 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.5 ± 0.0	1.7 ± 0.1	1.5 ± 0.1
C:N	12.6 ± 0.4	11.4 ± 0.5	11.5 ± 0.4	10.1 ± 0.5	12.2 ± 0.7	12.0 ± 0.4
CT (%)	85.2 ± 5.2	81.8 ± 3.0	69.8 ± 3.8	64.2 ± 1.2	59.2 ± 3.7	66.8± 6.1
Arena (%)	20.4 ± 1.5	19.5 ± 0.8	46.6 ± 2.1	34.1 ± 6.1	28.4 ± 2.2	28.4 ± 1.2
Limo (%)	52.0 ± 1.0	55.2 ± 1.2	36.31± 1.2	46.6 ± 4.9	45.0 ± 2.5	44.4 ± 1.1
Arcilla (%)	27.6 ± 1.0	25.2± 1.1	17.1 ± 1.0	19.4± 1.3	26.6 ± 2.0	27.1± 1.2

Resultados del ANOVA

Variable	Efecto	F	gl	*P*
pH	Microambiente (M)	1.32	1, 2	0.369
	Parcela (S)	2.89	2, 2	0.257
	M x S	0.62	2, 24	0.545
CO	M	29.77	1, 2	**0.032**
	S	46.25	2, 2	**0.021**
	M x S	0.24	2, 24	0.792
NT	M	8.99	1, 2	0.096
	S	28.03	2, 2	**0.034**
	M x S	0.26	2, 24	0.774
C:N	M	6.61	1, 2	0.124
	S	5.22	2, 2	0.161
	M x S	0.88	2, 24	0.427
CO_3	M	0.01	1, 2	0.919
	S	9.44	2, 2	0.096
	M x S	1.46	2, 24	0.253
Arena *	M	1.20	1, 2	0.317
	S	8.49	2, 2	0.105
	M x S	42.91	2, 24	0.074
Limo *	M	1.83	1, 2	0.309
	S	5.29	2, 2	0.159
	M x S	2.55	2, 24	0.099
Arcilla *	M	0.02	1, 2	0.913
	S	17.16	2, 2	0.055
	M x S	1.54	2, 24	0.236

* Varianzas no homogéneas.

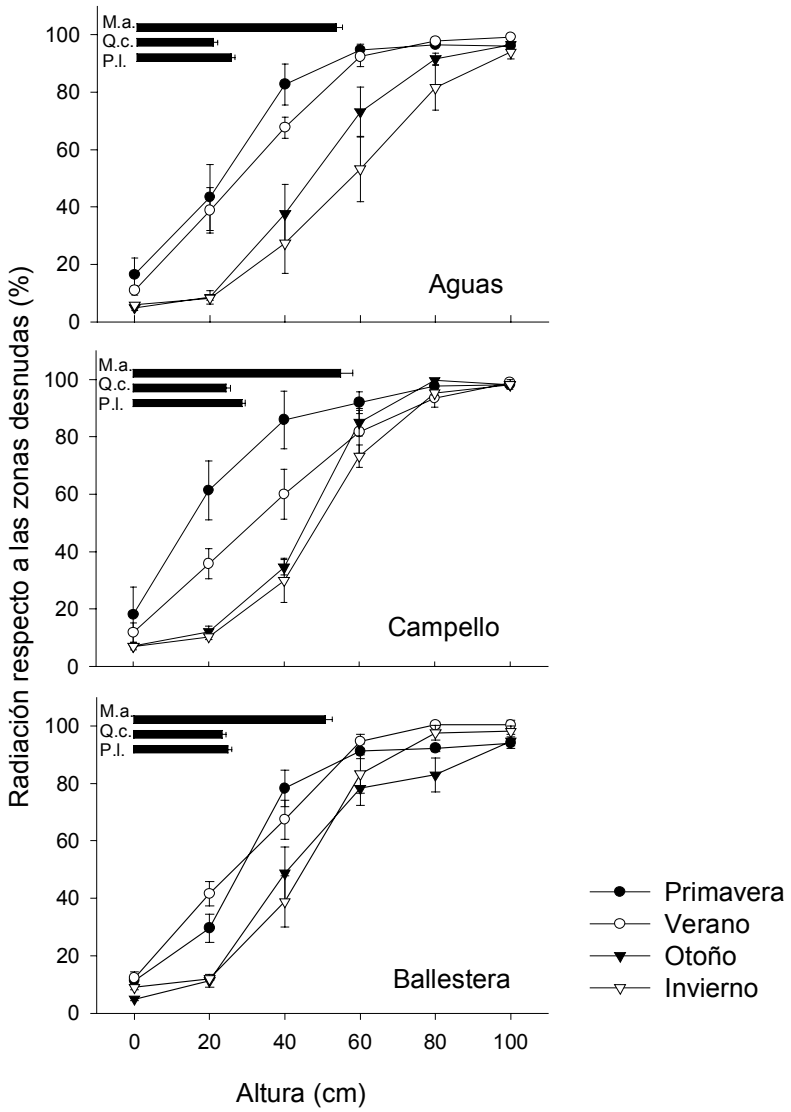


Figura 3.3. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el microambiente esparto, medida como porcentaje de PAR presente en el microambiente claro. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 5). Las barras muestran la altura media y el error estándar de los plantones en el momento de la plantación (diciembre de 1998, n = 60). M. a. = *Medicago arborea*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

La precipitación durante 1999 y 2000 fluctuó entre los 150 y los 264 mm anuales (Figura 3.4), aproximadamente un 32 % por debajo de la media para el periodo 1960-1990 (Pérez Cueva 1994). Las diferencias entre parcelas fueron destacables, observándose una tendencia hacia el incremento de la precipitación con la altura (Aguas > Campello > Ballestera). Esta precipitación estuvo distribuida de acuerdo con el comportamiento típico de las zonas semiáridas mediterráneas, con picos primaverales y otoñales y una acusada sequía estival (Pérez Cueva 1994).

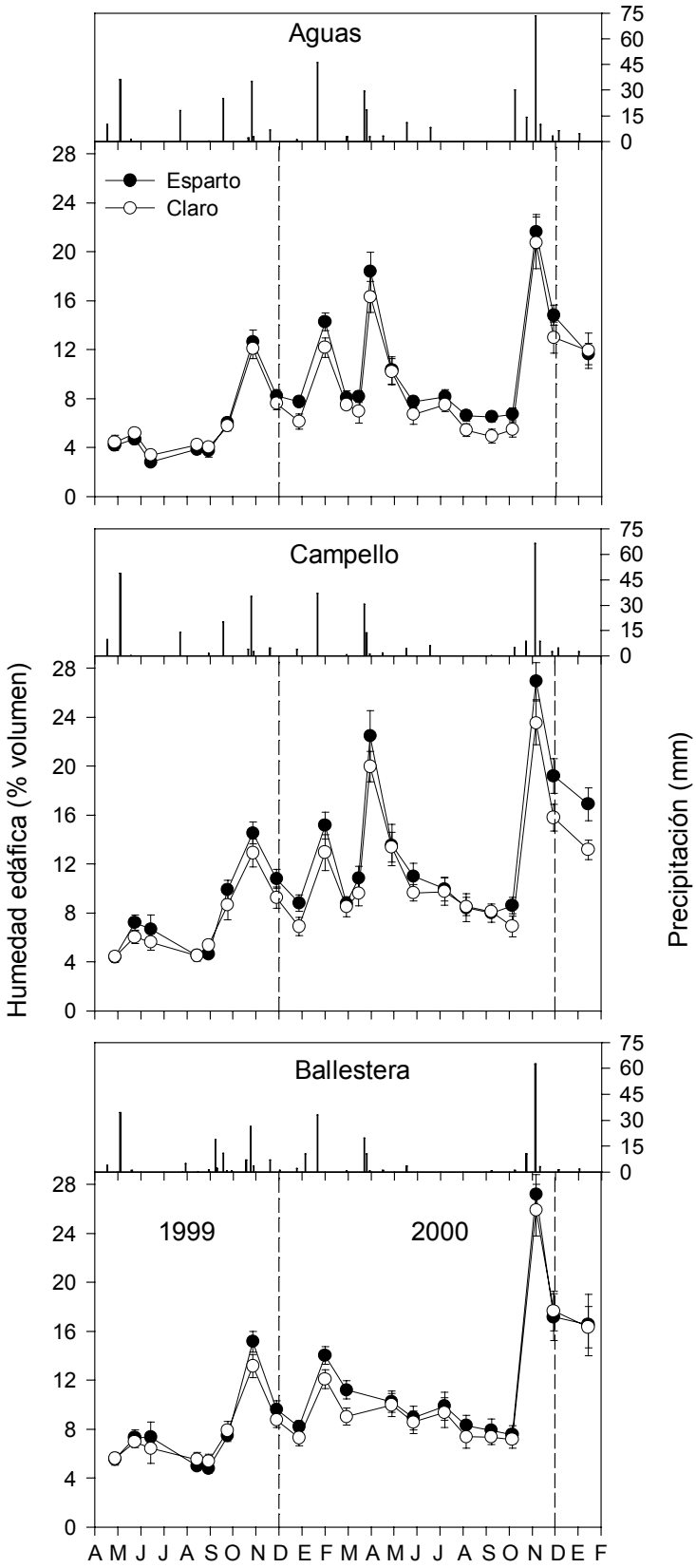


Figura 3.4. Evolución de la humedad del suelo y de la precipitación en las tres parcelas experimentales entre abril de 1999 y febrero de 2001. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 10, 5 y 5 para 1999, 2000 y 2001 respectivamente).

El patrón mensual de la humedad del suelo siguió fielmente el patrón de las precipitaciones (Figura 3.4). Durante 1999 la humedad se mantuvo por debajo del 8 % durante la mayor parte de la primavera y el verano, alcanzando valores máximos (cercanos al 15 %) durante el otoño. En este año no se encontraron diferencias significativas entre microambientes en ninguna parcela (Tabla 3.6), aunque se observó una cierta tendencia a encontrar mayores valores en el microambiente esparto después de las lluvias. La humedad gravimétrica en este microambiente fue significativamente superior a la del claro durante los muestreos de fisiología realizados en 1999 (Tabla 3.7). Durante el año 2000 la humedad siguió una evolución similar, aunque la mayor precipitación caída en primavera y, especialmente, en otoño permitió que se alcanzaran valores de capacidad de campo en esta última estación, después de una lluvia torrencial de más de 60 mm (Figura 3.4). Al igual que en 1999, no se observaron diferencias significativas globales entre microambientes en ninguna de las parcelas (Tabla 3.6), aunque se apreció mayor humedad después de las lluvias en el microambiente esparto, principalmente durante el otoño. Es interesante destacar que, salvo en Ballestera en 1999, la interacción microambiente x tiempo no fue significativa en ningún caso, indicando que la evolución de la humedad con el tiempo no presentó diferencias entre microambientes.

Tabla 3.6. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas en el tiempo realizados con la humedad del suelo (0-20 cm). Los valores presentados para los efectos intra-sujetos corresponden a la corrección por el estadístico ε de Greenhouse-Geiger, indicado entre paréntesis. T = tiempo, M = microambiente de plantación. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Año	Parcela	Efectos		F	gl	*P*
1999	Aguas	Intra-sujetos	T	101.16 (0.28)	2, 31	**<0.001**
			T x M	1.61	2, 31	0.215
		Inter-sujetos	M	0.22	1, 14	0.645
	Campello	Intra-sujetos	T	42.50 (0.27)	2, 33	**<0.001**
			T x M	0.88	2, 33	0.434
		Inter-sujetos	M	0.34	1, 15	0.567
	Ballestera	Intra-sujetos	T	76.88 (0.43)	3, 52	**<0.001**
			T x M	3.11	3, 52	**0.029**
		Inter-sujetos	M	1.57	1, 15	0.230
2000	Aguas	Intra-sujetos	T	84.20 (0.21)	2, 17	**<0.001**
			T x M	0.39	2, 17	0.696
		Inter-sujetos	M	1.22	1, 8	0.300
	Campello	Intra-sujetos	T	104.37 (0.37)	4, 29	**<0.001**
			T x M	1.70	4, 29	0.182
		Inter-sujetos	M	1.59	1, 8	0.244
	Ballestera	Intra-sujetos	T	97.09 (0.28)	2, 16	**<0.001**
			T x M	0.31	2, 16	0.765
		Inter-sujetos	M	0.03	1, 7	0.865

Tabla 3.7. Humedad gravimétrica en Ballestera durante los muestreos fisiológicos de 1999. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 15). Para cada fecha se incluyen los resultados de un ANOVA encajado de tres factores, mostrando el efecto del microambiente de plantación y la interacción entre éste y la profundidad. Jun = junio y Nov = noviembre. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Humedad gravimétrica (%)					
	0 – 5 cm		5 – 10 cm		10 – 20 cm	
Periodo	Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro
Jun	3.57 ± 0.30	2.67 ± 0.30	5.75 ± 0.45	5.46 ± 0.66	8.84 ± 0.39	6.87 ± 0.43
Nov	9.38 ± 0.48	7.58 ± 0.29	10.67 ± 0.27	8.76 ± 0.31	11.52 ± 0.37	9.43 ± 0.19

	Resultados del ANOVA					
	Microambiente			Microambiente x Profundidad		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Jun	4.74	1,28	**0.038**	1.65	2,56	0.202
Nov	23.27	1,28	**<0.001**	0.16	2,56	0.850

La temperatura del suelo superficial mostró un claro comportamiento en forma de campana, con valores mínimos invernales por debajo de 5 ºC que fueron progresivamente aumentando hasta alcanzar máximos que superaron los 30 ºC durante el verano (Figura 3.5). En todos los muestreos la temperatura fue inferior en el microambiente esparto que en el claro, siendo estas diferencias significativas para todas las parcelas tanto en 1999 como en 2000 (Tabla 3.8).

Las curvas de secado obtenidas en abril de 2000 en Ballestera (Figura 3.6) mostraron cómo el suelo del microambiente esparto era capaz de retener agua durante más tiempo que el claro, ya que las tasas de caída de la humedad fueron significativamente superiores en este último (Test U de Mann-Whitney, U = 9.00, P = 0.002). No obstante, la humedad en ambos microambientes alcanzó valores similares a las dos semanas del riego, una vez estabilizado el descenso. Estas diferencias no se apreciaron al analizar las curvas obtenidas después de una lluvia otoñal (Figura 3.6; Test U de Mann-Whitney, U = 12.00, P = 0.917).

3.3.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación

3.3.2.1. Supervivencia

La supervivencia de los plantones introducidos en 1998 estuvo caracterizada por un claro efecto del microambiente y por acusadas diferencias entre las distintas especies (Figura 3.7). Tres años después de la plantación, *M. arborea* presentó la mayor supervivencia (21-85 y 2-63 % en los microambientes esparto y claro respectivamente), claramente superior a la de *Pistacia lentiscus* (2-19 y 0-0 % en los microambientes esparto y claro respectivamente) y *Q. coccifera* (0-7 y 0-2 % en los microambientes esparto y claro respectivamente).

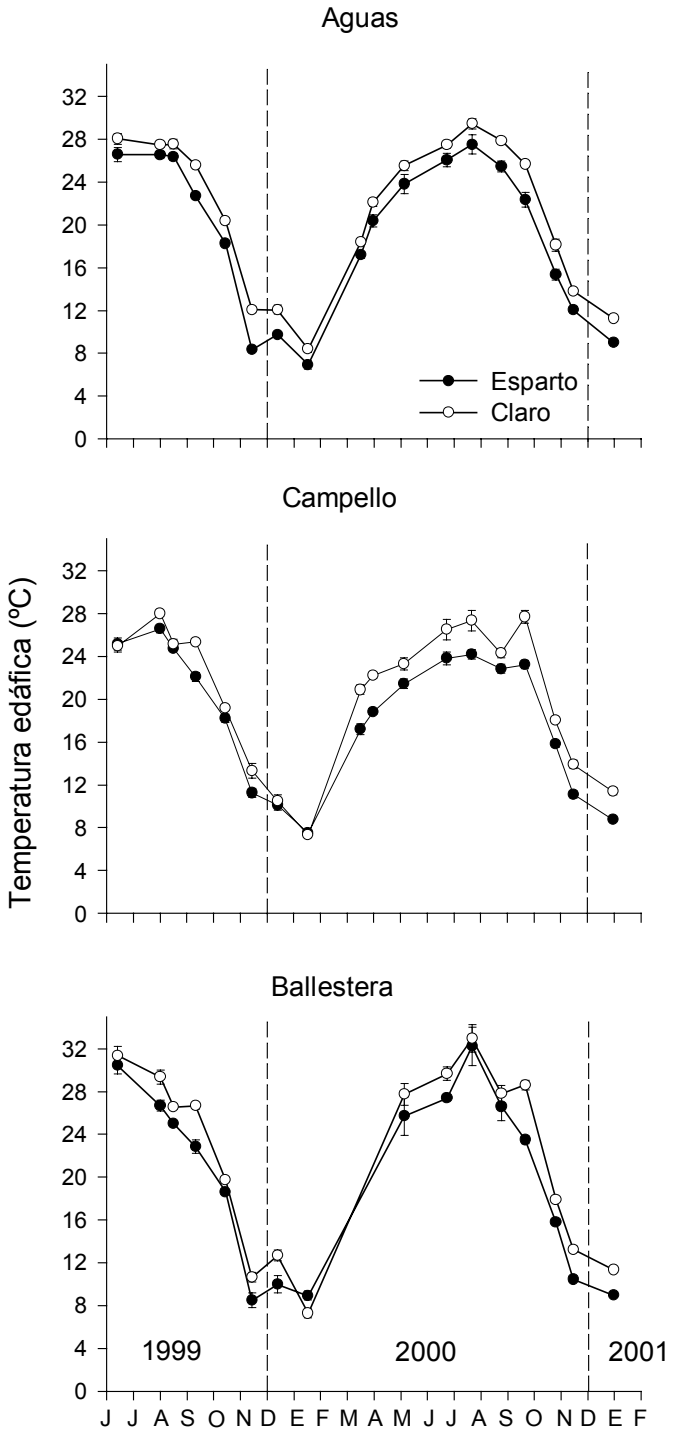


Figura 3.5. Evolución de la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad en los dos microambientes de plantación entre junio de 1999 y febrero de 2001. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 10, 5 y 5 para 1999, 2000 y 2001 respectivamente).

Tabla 3.8. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas en el tiempo realizados con los datos de temperatura del suelo a 5 cm de profundidad. Los valores presentados para los efectos intra-sujetos corresponden a la corrección por el estadístico ε de Greenhouse-Geiger, indicado entre paréntesis. T = tiempo, M = microambiente de plantación. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Año	Parcela	Efectos		F	gl	*P*
1999	Aguas	Intra-sujetos	T	1273.40 (0.55)	4, 69	**< 0.001**
			T x M	4.05	4, 69	**0.006**
		Inter-sujetos	M	65.99	1, 18	**< 0.001**
	Campello	Intra-sujetos	T	803.21 (0.58)	4, 74	**< 0.001**
			T x M	4.85	4, 74	**0.001**
		Inter-sujetos	M	10.20	1, 18	**0.005**
	Ballestera	Intra-sujetos	T	637.40 (0.51)	4, 54	**< 0.001**
			T x M	6.30	4, 54	**< 0.001**
		Inter-sujetos	M	16.02	1, 15	**0.001**
2000	Aguas	Intra-sujetos	T	342.45 (0.13)	2, 12	**< 0.001**
			T x M	2.81	2, 12	0.108
		Inter-sujetos	M	34.58	1, 8	**< 0.001**
	Campello	Intra-sujetos	T	394.90 (0.27)	3, 26	**< 0.001**
			T x M	2.64	3, 26	0.067
		Inter-sujetos	M	62.92	1, 8	**< 0.001**
	Ballestera	Intra-sujetos	T	247.31 (0.21)	2, 14	**< 0.001**
			T x M	1.36	2, 14	0.286
		Inter-sujetos	M	8.76	1, 8	**0.018**

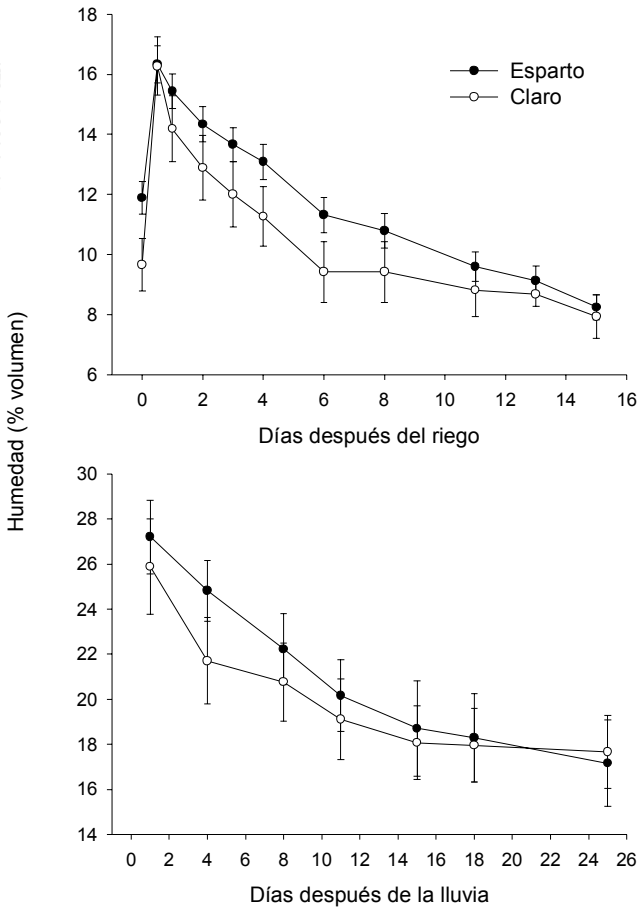


Figura 3.6. Curvas de secado obtenidas en Ballestera durante abril (gráfico superior) y octubre-noviembre (gráfico inferior) de 2000 en los microambientes esparto y claro. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 10 y 5 para los gráficos superior e inferior respectivamente).

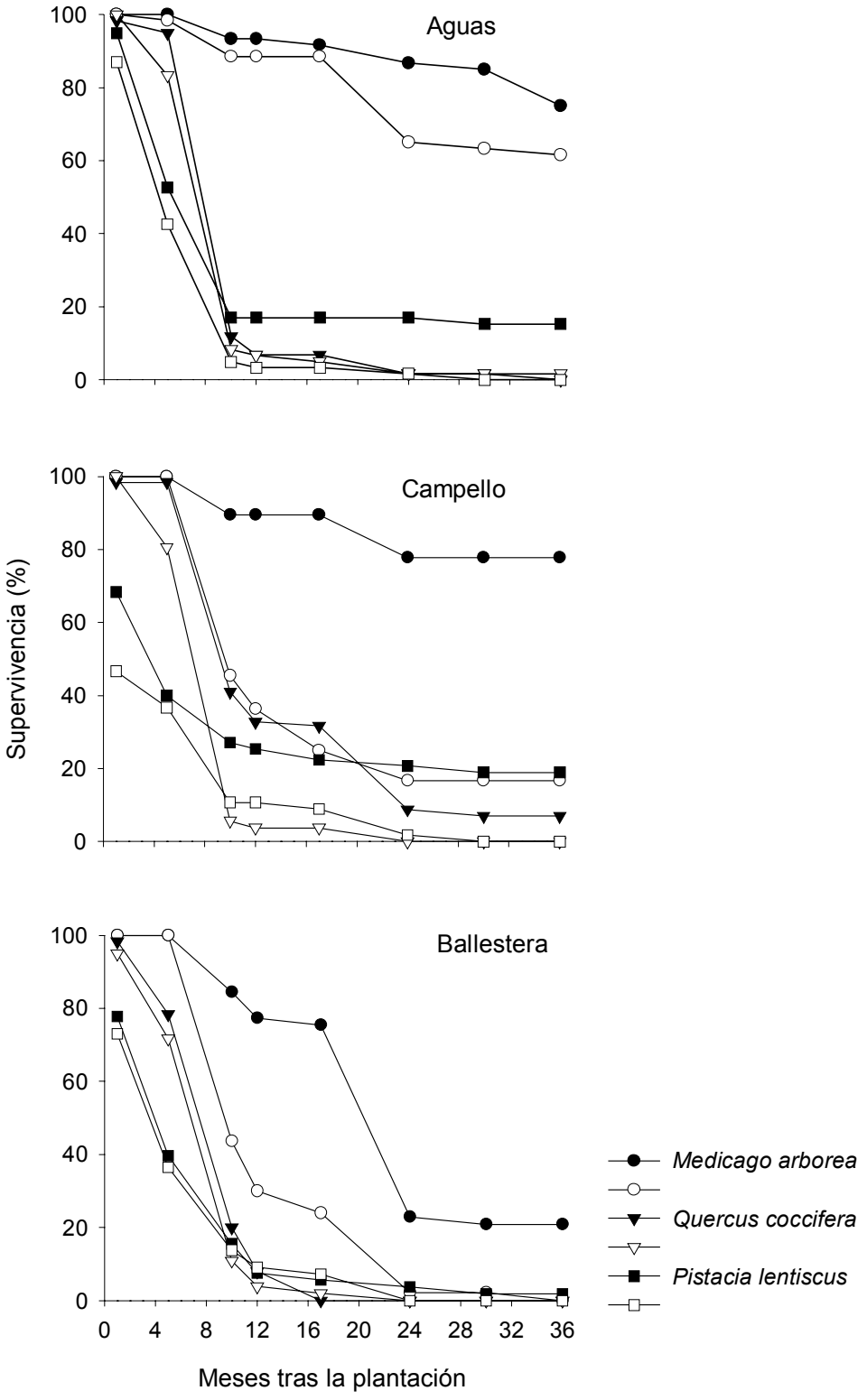


Figura 3.7. Evolución de la supervivencia de los plantones introducidos en 1998 durante los tres años posteriores a la plantación. Se introdujeron 60 plantones para cada combinación de especie, parcela y microambiente de plantación. En Campello, el 68 y 85 % de los plantones de *Medicago arborea* introducidos en los microambientes esparto y claro respectivamente fueron desenterrados durante el verano de 1999 por conejos. En Ballestera cinco plantones por microambiente y especie fueron desenterrados en junio y noviembre de 1999 para evaluar su crecimiento en biomasa (ver detalles en el texto). Los símbolos negros y blancos corresponden a los microambientes esparto y claro respectivamente.

La evolución de la supervivencia también mostró notables diferencias entre las especies y parcelas (Figura 3.7). Así, *Pistacia lentiscus* sufrió una acusada mortalidad durante los primeros meses tras la plantación que se prolongó durante el primer verano en el campo, estabilizándose después de este periodo. En *Q. coccifera* y *M. arborea*, la principal mortalidad se produjo durante el primer verano tras la plantación. La supervivencia de *M. arborea* en Aguas fue superior a la del resto de parcelas, especialmente en el microambiente claro, mientras que la de *Pistacia lentiscus* fue superior en Campello. Los valores más bajos de supervivencia para todas las especies se registraron en Ballestera.

El análisis log-lineal reveló que las diferencias entre microambientes fueron significativas para la mayor parte de muestreos (Tabla 3.9). Las numerosas interacciones parcela x supervivencia encontradas corroboran las diferencias observadas entre parcelas. En Campello, el 68 y 85 % de los plantones de *M. arborea* en los microambientes esparto y claro respectivamente, fueron desenterrados durante el verano de 1999 por los conejos (*Oryctolagus cunniculus* L.). Estos animales se comieron las raíces y las partes verdes de la planta, dejando únicamente algunos tallos. Los porcentajes de supervivencia en esta parcela posteriores a esa fecha han sido calculados con los ejemplares que no fueron desenterrados, por lo que deben ser considerados con precaución

La plantación de 1999 siguió la misma tendencia que la realizada en el año anterior (Figura 3.8). La supervivencia en el microambiente esparto fue significativamente mayor que en el claro durante los primeros meses tras la plantación (Tabla 3.10). Durante el verano todos los plantones de *Q. coccifera* y la mayor parte de los de *Pistacia lentiscus* murieron, desapareciendo así las diferencias significativas entre microambientes.

3.3.2.2. Crecimiento

Los plantones desenterrados presentaron una mayor biomasa foliar en el microambiente esparto que en el claro, tanto en junio como en noviembre (Tabla 3.11). Esta fue la única variable afectada por el microambiente en ambas fechas (Tabla 3.12). Si se analiza la evolución del crecimiento, la biomasa total, de raíces y tallo incrementó en *M. arborea* en ambos microambientes en junio respecto a los valores de vivero, mientras que el cociente R:S fue significativamente mayor sólo en el claro (Tabla 3.13). Los plantones de *Q. coccifera* no presentaron diferencias en biomasa respecto al vivero. Por su parte, *Pistacia lentiscus* perdió parte de sus hojas tras la plantación en los dos microambientes evaluados –aunque esta disminución sólo fue estadísticamente significativa en el claro– debido

seguramente a problemas de estrés hídrico, lo que originó un incremento del cociente R:S en ambos microambientes. Entre junio y noviembre de 1999 aumentó la biomasa de *M. arborea*, aunque de manera no significativa en ningún microambiente (Tabla 3.13). Contrariamente, la biomasa foliar de *Q. coccifera* disminuyó significativamente en ambos, al igual que lo hizo la biomasa de tallo en el claro, donde también aumentó el cociente R:S. Esta variable tuvo el mismo comportamiento en *Pistacia lentiscus* en ambos microambientes. La biomasa foliar y total disminuyó en esta especie, aunque este descenso sólo fue significativo en el claro.

Tabla 3.9. Resultados del análisis log-lineal para la supervivencia de la plantación de 1998. Los grados de libertad se muestran entre paréntesis. El número de plantones introducido fue de 60 para cada combinación de especie, parcela y microambiente de plantación. M = microambiente de plantación, U = supervivencia y S = parcela. Las interacciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Muestreo	Especie	M x U (1)		S x U (2)		M x S x U (2)	
		G^2	P	G^2	P	G^2	P
Enero 1999	*Quercus coccifera*	0.20	0.651	6.08	**0.047**	2.29	0.318
	Pistacia lentiscus	6.97	**0.008**	37.99	**<0.001**	1.64	0.441
	Medicago arborea	0†	-	0†	-	0†	-
Mayo 1999	*Quercus coccifera*	10.64	**0.001**	12.28	**0.001**	6.26	**0.043**
	Pistacia lentiscus	1.92	0.166	4.65	0.098	1.07	0.587
	Medicago arborea	0†	-	0†	-	0†	-
Octubre 1999‡	*Quercus coccifera*	16.62	**<0.001**	8.53	**0.014**	7.92	**0.030**
	Pistacia lentiscus	7.22	**0.007**	3.12	0.211	2.71	0.258
	Medicago arborea	21.83	**<0.001**	45.52	**<0.001**	3.24	0.072
Diciembre 1999	*Quercus coccifera*	11.85	**0.001**	11.89	**0.003**	6.54	**0.038**
	Pistacia lentiscus	7.07	**0.008**	5.59	**0.061**	4.02	0.134
	Medicago arborea	21.83	**<0.001**	45.52	**<0.001**	3.24	0.072
Mayo 2000	*Quercus coccifera*	10.74	**0.001**	23.70	**<0.001**	7.36	**0.025**
	Pistacia lentiscus	7.11	**0.007**	5.02	0.081	3.74	0.154
	Medicago arborea	23.03	**<0.001**	51.01	**<0.001**	5.92	**0.015**
Diciembre 2000	*Quercus coccifera*	3.84	**0.050**	6.68	**0.035**	2.96	0.228
	Pistacia lentiscus	22.51	**<0.001**	9.39	**0.009**	0.35	0.839
	Medicago arborea	16.01	**<0.001**	93.25	**<0.001**	1.78	0.182
Mayo 2001	*Quercus coccifera*	2.80	0.094	5.21	0.073	2.34	0.310
	Pistacia lentiscus	30.97	**<0.001**	10.46	**0.005**	<0.001	0.999
	Medicago arborea	14.98	**<0.001**	96.70	**<0.001**	4.27	0.234
Diciembre 2001	*Quercus coccifera*	1.81	0.179	5.80	0.055	4.98	0.083
	Pistacia lentiscus	30.97	**<0.001**	10.46	**0.005**	<0.001	0.999
	Medicago arborea	9.16	**0.002**	81.79	**<0.001**	7.68	**0.006**

† La supervivencia fue del 100 % en los dos microambientes.

‡ El análisis de *Medicago arborea* a partir de esta fecha se realizó sólo con los datos de Aguas y Ballestera debido a la depredación sufrida en Campello (ver detalles en el texto). En este caso las interacciones M x U, S x U y M x S x U tienen un grado de libertad.

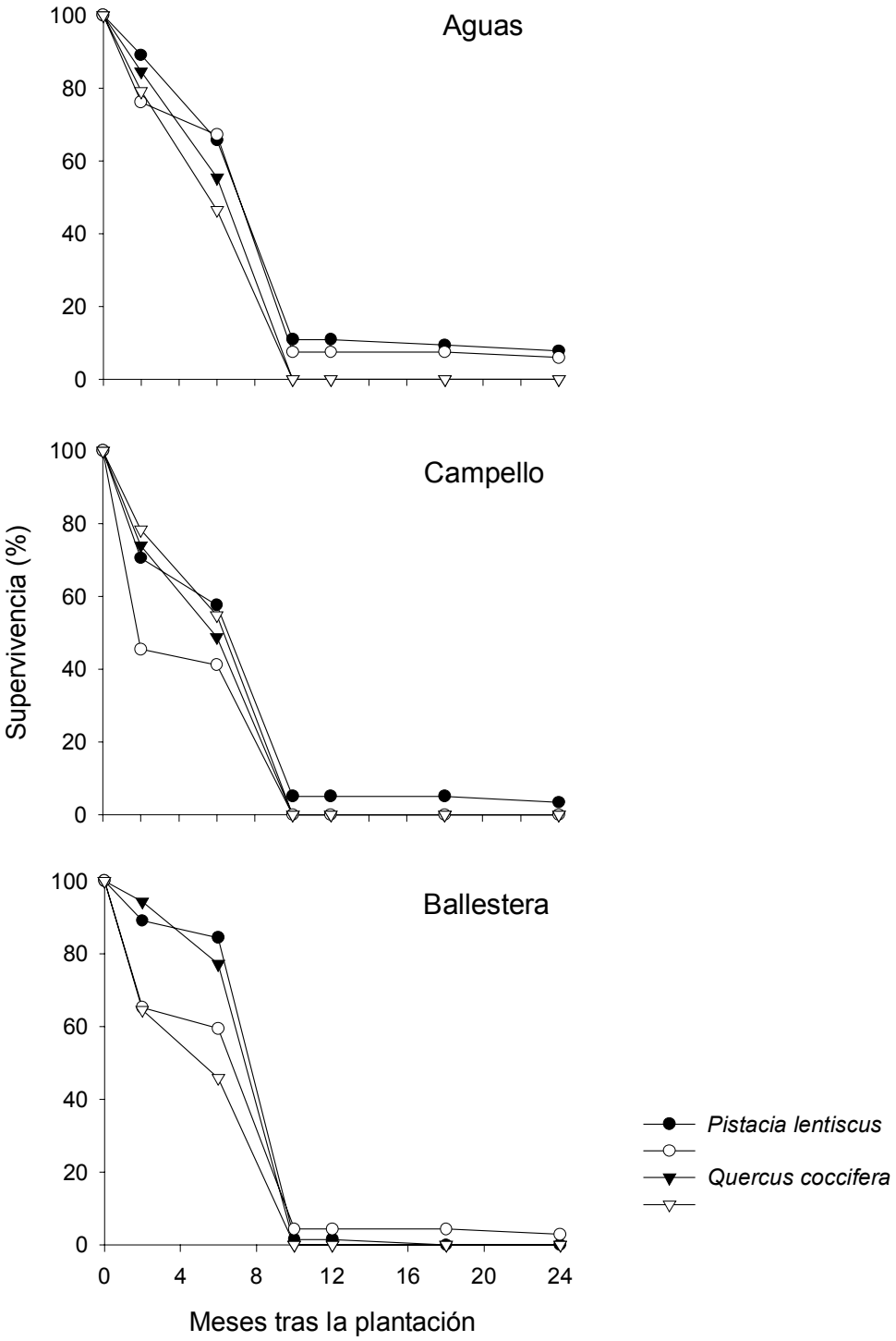


Figura 3.8. Evolución de la supervivencia de la plantación de 1999 durante los dos años posteriores a la plantación. Se introdujeron 70 y 25 plantones para cada combinación de especie, parcela y microambiente de plantación en *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera* respectivamente. Los símbolos negros y blancos corresponden a los microambientes esparto y claro respectivamente.

Tabla 3.10. Resultados del análisis log-lineal para la supervivencia de la plantación de 1999. Los grados de libertad se muestran entre paréntesis. El número de individuos fue de 70 y 25 para cada combinación de especie, parcela y microambiente de plantación en *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera* respectivamente. M = microambiente de plantación, U = supervivencia y S = parcela. Las interacciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Periodo	Especie	M x U (1)		S x U (2)		M x S x U (2)	
		G^2	P	G^2	P	G^2	P
Enero 2000	*Quercus coccifera*	3.38	0.062	0.99	0.609	8.82	**0.012**
	Pistacia lentiscus	22.50	**<0.001**	22.58	**<0.001**	0.72	0.698
Mayo 2000	*Quercus coccifera*	10.71	**0.001**	5.14	0.076	2.74	0.254
	Pistacia lentiscus	7.26	**0.007**	13.69	**0.001**	6.23	**0.045**
Octubre 2000	*Quercus coccifera*	0‡	-	-	-	0‡	-
	Pistacia lentiscus	0.58	0.444	6.66	**0.035**	4.63	0.099
Diciembre 2000	*Quercus coccifera*	0‡	-	-	-	0‡	-
	Pistacia lentiscus	0.58	0.444	6.66	**0.035**	4.63	0.099
Mayo 2001	*Quercus coccifera*	0‡	-	-	-	0‡	-
	Pistacia lentiscus	0.08	0.773	6.57	**0.038**	5.62	0.060
Diciembre 2001	*Quercus coccifera*	0‡	-	-	-	0‡	-
	Pistacia lentiscus	0.11	0.75	6.59	**0.037**	5.25	0.073

‡ La mortalidad fue del 100 % en los dos microambientes.

Tabla 3.11. Biomasa aérea y subterránea de los plantones en el vivero y de los desenterrados en Ballestera durante 1999. Pfo = biomasa foliar (g), Pta = biomasa de tallo (g), Pra = biomasa de raíces (g), Pto = biomasa total (g) y R:S = relación biomasa subterránea: biomasa aérea. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 15 y 5 para los valores de vivero y junio-noviembre respectivamente).

		Medicago arborea		*Quercus coccifera*		*Pistacia lentiscus*	
Vivero	Pfo	0.40 ± 0.07		1.77 ± 0.29		3.86 ± 0.45	
	Pta	1.98 ± 0.32		1.14 ± 0.25		2.19 ± 0.30	
	Pra	1.00 ± 0.16		3.51 ± 0.65		1.15 ± 0.16	
	Pto	3.38 ± 0.53		6.42 ± 1.13		7.30 ± 0.94	
	R:S	0.43 ± 0.03		1.29 ± 0.11		0.19 ± 0.01	
		Esparto	Claro	Esparto	Claro	Esparto	Claro
Junio	Pfo	0.48 ± 0.04	0.41 ± 0.05	2.39 ± 0.43	1.36 ± 0.13	2.23 ± 0.33	1.85 ± 0.31
	Pta	3.51 ± 0.31	3.97 ± 1.32	1.74 ± 0.35	1.43 ± 0.17	1.56 ± 0.17	1.23 ± 0.10
	Pra	1.98 ± 0.20	2.34 ± 0.60	5.57 ± 0.66	3.96 ± 0.55	1.21 ± 0.28	1.05 ± 0.16
	Pto	5.97 ± 0.49	6.72 ± 1.92	9.69 ± 1.42	6.76 ± 0.82	5.01 ± 0.67	4.13 ± 0.47
	R:S	0.49 ± 0.02	0.56 ± 0.03	1.41 ± 0.10	1.41 ± 0.13	0.32 ± 0.07	0.34 ± 0.04
Noviembre	Pfo	0.63 ± 0.09	0.64 ± 0.23	0.45 ± 0.18	0.19 ± 0.04	1.55 ± 0.48	0.70 ± 0.28
	Pta	4.05 ± 0.40	4.91 ± 0.89	1.41 ± 0.15	1.00 ± 0.05	1.36 ± 0.28	0.88 ± 0.14
	Pra	2.07 ± 0.12	3.19 ± 0.46	4.61 ± 0.67	3.10 ± 0.05	1.73 ± 0.33	0.87 ± 0.09
	Pto	6.74 ± 0.54	8.74 ± 1.56	6.47 ± 0.72	4.30 ± 0.13	4.64 ± 0.92	2.44 ± 0.21
	R:S	0.45 ± 0.03	0.61 ± 0.05	2.55 ± 0.39	2.63 ± 0.16	0.61 ± 0.06	0.60 ± 0.11

Tabla 3.12. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto de la especie (E) y del microambiente de plantación (M), así como la interacción entre ambos, en la biomasa de los plantones desenterrados en Ballestera. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita. Pfo = biomasa foliar, Pta = biomasa de tallo, Pra = biomasa de raíces, Pto = biomasa total y R:S = cociente biomasa subterránea: biomasa aérea.

		Resultados del ANOVA								
		Especie			Microambiente			M x E		
Periodo		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Junio	Pfo	74.28	2,24	**<0.001**	7.02	1,24	**0.014**	1.05	2,24	0.366
	Pta	19.11	2,24	**<0.001**	1.16	1,24	0.292	0.16	2,24	0.854
	Pra	32.94	2,24	**<0.001**	0.65	1,24	0.426	0.73	2,24	0.493
	Pto	7.12	2,24	**0.004**	2.10	1,24	0.160	0.67	2,24	0.523
	R:S	113.25	2,24	**<0.001**	0.17	1,24	0.681	0.09	2,24	0.917
Noviembre	Pfo	7.36	2,24	**0.003**	5.02	1,24	**0.035**	0.68	2,24	0.515
	Pta	31.80	2,24	**<0.001**	0.93	1,24	0.346	0.80	2,24	0.461
	Pra	29.01	2,24	**<0.001**	2.03	1,24	0.168	5.50	2,24	**0.011**
	Pto	14.72	2,24	**<0.001**	3.27	1,24	0.084	3.00	2,24	0.070
	R:S	76.38	2,24	**<0.001**	0.23	1,24	0.636	0.11	2,24	0.897

Tabla 3.13. Resultados de los ANOVA de un factor para evaluar el efecto del microambiente en la acumulación de biomasa entre el vivero y junio de 1999, y entre éste y noviembre de 1999. Las diferencias significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita. Ma = *Medicago arborea*, Qc = *Quercus coccifera*, Pl = *Pistacia lentiscus*, Pfo = biomasa foliar, Pta = biomasa de tallo, Pra = biomasa de raíces, Pto = biomasa total y R:S = cociente biomasa subterránea: biomasa aérea.

		Vivero-junio						Junio-noviembre					
		Esparto			Claro			Esparto			Claro		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Ma	Pfo	1.64*	1,18	0.217	0.36	1,18	0.559	2.14	1,8	0.182	0.29*	1,8	0.605
	Pta	7.26*	1,18	**0.015**	4.89	1,18	**0.040**	1.13	1,8	0.319	0.81	1,8	0.394
	Pra	8.25	1,18	**0.010**	8.36	1,18	**0.010**	0.25	1,8	0.633	1.81	1,8	0.216
	Pto	7.49*	1,18	**0.014**	5.89	1,18	**0.026**	1.13	1,8	0.319	1.08	1,8	0.330
	R:S	1.56	1,18	0.228	5.02	1,18	**0.038**	1.29	1,8	0.289	0.79	1,8	0.401
Qc	Pfo	1.76	1,18	0.201	0.03	1,18	0.866	22.01	1,8	**0.002**	82.52	1,8	**<0.001**
	Pta	2.63	1,18	0.122	1.65*	1,18	0.215	0.64	1,8	0.448	4.69*	1,8	0.067
	Pra	3.90*	1,18	0.064	0.85	1,18	0.369	1.31	1,8	0.286	1.19	1,8	0.311
	Pto	3.03	1,18	0.099	0.56	1,18	0.466	5.01	1,8	0.056	7.78	1,8	**0.027**
	R:S	0.72	1,18	0.408	0.61	1,18	0.445	11.60	1,8	**0.009**	29.02	1,8	**0.001**
Pl	Pfo	2.39	1,18	0.140	4.87	1,18	**0.041**	2.26	1,8	0.172	8.26*	1,8	**0.021**
	Pta	0.25	1,18	0.623	1.36	1,18	0.259	0.59	1,8	0.464	4.83	1,8	0.059
	Pra	0.09	1,18	0.762	0.01	1,18	0.919	0.84	1,8	0.385	0.68	1,8	0.435
	Pto	0.64	1,18	0.434	1.91	1,18	0.184	0.26	1,8	0.624	13.69	1,8	**0.006**
	R:S	7.48*	1,18	**0.014**	19.47	1,18	**<0.001**	8.67	1,8	**0.019**	5.57	1,8	**0.046**

* Varianzas no homogéneas.

El crecimiento en diámetro de los plantones de *M. arborea* en Aguas siguió una evolución similar en ambos microambientes (Figura 3.9). La tasa de crecimiento relativo de esta variable durante los tres años posteriores a la plantación fue superior en el microambiente claro ($1.38 \cdot 10^{-2} \pm 7.36 \cdot 10^{-4}$ mes^{-1}, media ± error estándar, $n = 37$) respecto al esparto ($1.48 \cdot 10^{-2} \pm 8.76 \cdot 10^{-4}$ mes^{-1}, media ± error estándar, $n = 37$), aunque las diferencias entre microambientes no fueron significativas (ANOVA de un factor, F = 0.81, gl = 1,72, $P = 0.371$).

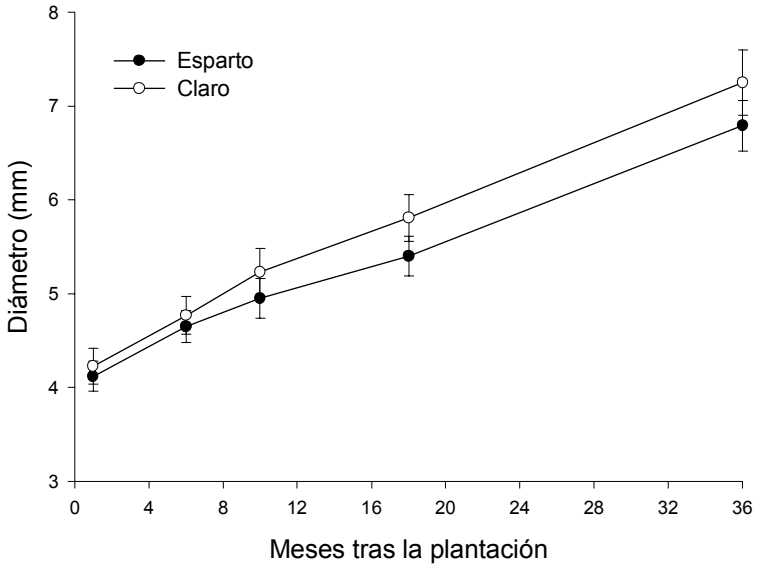


Figura 3.9. Evolución del crecimiento en diámetro en los microambientes esparto y claro de los plantones de *Medicago arborea* introducidos en Aguas en diciembre de 1998. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 37).

3.3.2.3. Estado fisiológico

Los potenciales hídricos al alba evaluados en 1999 fueron particularmente bajos durante junio, especialmente para *Q. coccifera* (Figura 3.10). Todas las especies mostraron un potencial hídrico significativamente menor en el microambiente claro, tanto en junio como en noviembre (Tabla 3.14). La interacción significativa encontrada en junio reflejó la diferente respuesta de las especies al microambiente en un periodo de gran sequedad. Los potenciales hídricos al mediodía mostraron la misma tendencia (Figura 3.10), manteniéndose las diferencias significativas entre microambientes en junio y noviembre (Tabla 3.14).

La F_v:F_m al alba obtenida en 1999 fue considerablemente baja en todas las especies (Figura 3.11), oscilando entre 0.45-0.67 (junio) y 0.56-0.68 (noviembre). Estos valores disminuyeron notablemente al mediodía en junio (0.13-0.30) y, de forma mucho menos acusada, en noviembre (0.46-0.63, Figura 3.11). A pesar de las diferencias en radiación, no se observó un efecto significativo del microambiente en junio (Tabla 3.14). Después del verano, los plantones introducidos en el microambiente esparto mostraron valores significativamente mayores de F_v:F_m tanto al alba como al mediodía (Figura 3.11, Tabla 3.14).

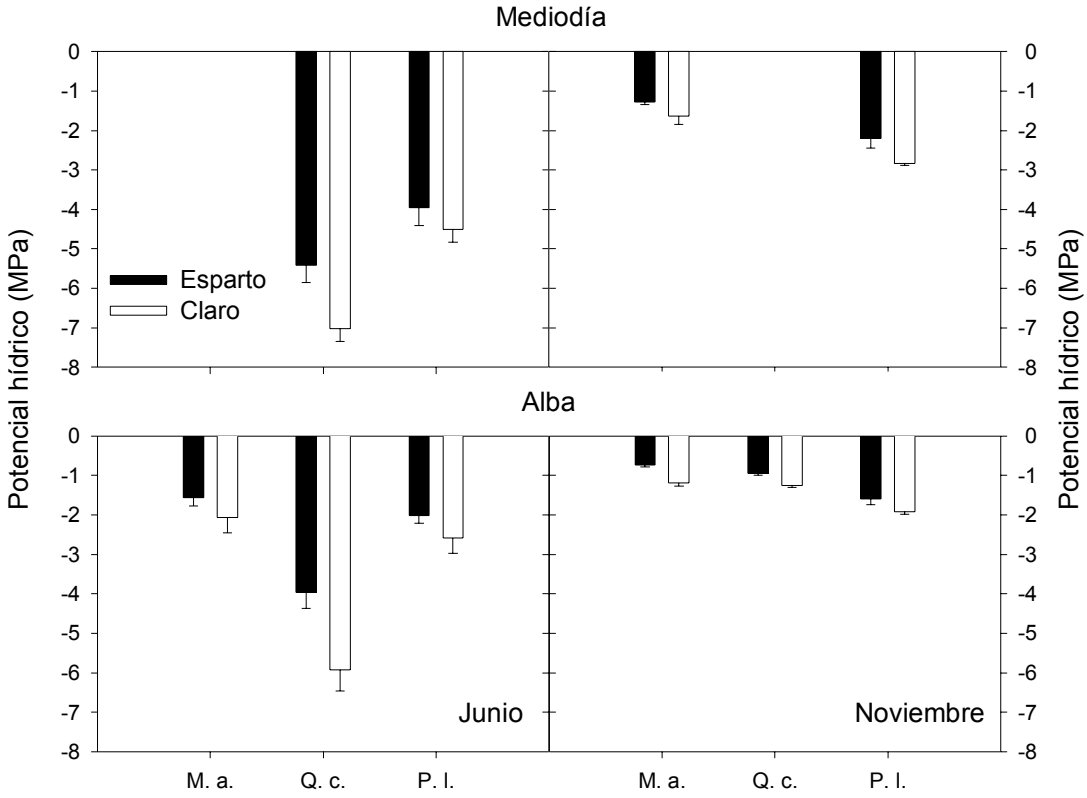


Figura 3.10. Potenciales hídricos en los microambientes esparto y claro evaluado en Ballestera durante 1999. Los datos representan la media y el error estándar (n = 5). M. a. = *Medicago arborea*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

Tabla 3.14. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto de la especie (E) y el microambiente de plantación (M), así como el de su interacción, en el potencial hídrico (Ψ) y la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) medidos en Ballestera durante 1999. Jun = junio y Nov = Noviembre. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Fecha	Hora	Resultados del ANOVA								
			Especie			Microambiente			M x E		
			F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Ψ	Jun	Alba	68.10	2,24	**<0.001**	15.44	1,24	**0.001**	3.90	2,24	**0.034**
		Mediodía	25.95	1,16	**<0.001**	7.50	1,16	**0.015**	1.84	1,16	0.194
	Nov	Alba	53.14	2,23	**<0.001**	27.11	1,23	**<0.001**	0.47	2,23	0.634
		Mediodía	39.21	1,16	**<0.001**	8.97	1,16	**0.010**	0.63	1,16	0.439
F_v:F_m	Jun	Alba	2.19	2,24	0.134	0.13	1,24	0.721	1.26	2,24	0.303
		Mediodía	2.99	1,14	0.106	0.27	1,14	0.609	0.54	1,14	0.476
	Nov	Alba	3.25	2,23	0.057	5.14	1,23	**0.033**	1,14	2,23	0.337
		Mediodía	1.52	2,23	0.240	12.16	1,23	**0.002**	0.57	2,23	0.575

Las medidas realizadas en plantones de *Q. coccifera* durante la primavera de 2000 mostraron la misma tendencia que en el año anterior (Figura 3.12). No se observaron diferencias significativas entre microambientes en los valores de F_v:F_m al alba y mediodía (ANOVA de un factor, $P > 0.7$ en ambos casos), a pesar de las diferencias existentes en PAR durante el muestreo, 290.7 ± 145.8 y 1199.1 ± 130.3 μmol·m^{-2}·s^{-1} en los microambientes

esparto y claro respectivamente (media ± error estándar, n = 6, medidas realizadas entre las 11:00 y las 12:00 horas [hora local]), que fueron altamente significativas (ANOVA de un factor, F = 21.58, gl = 1,10, P = 0.001).

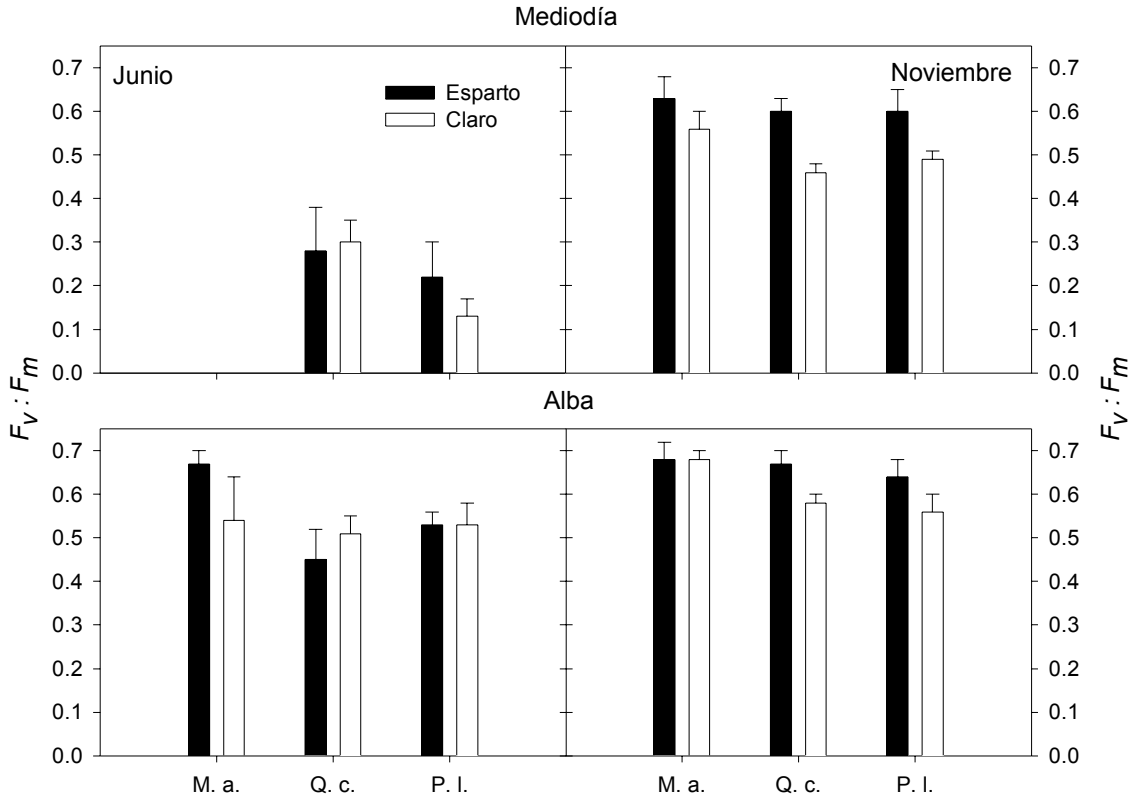


Figura 3.11. Eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) en los microambientes esparto y claro evaluada en Ballestera durante 1999. Los datos representan la media y el error estándar (n = 5). M. a. = *Medicago arborea*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

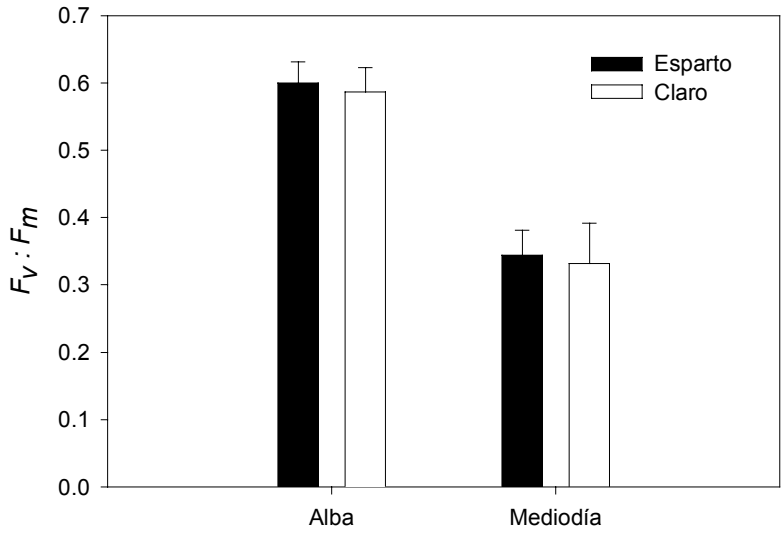


Figura 3.12. Eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) de *Quercus coccifera* evaluada en Ballestera en los microambientes esparto y claro durante mayo de 2000. Los datos representan la media y el error estándar (n = 6).

Los valores de $\delta^{13}C$ analizados en el vivero y a los seis meses de la plantación oscilaron entre –26.9 y –29.6 ‰; los de $\delta^{15}N$ lo hicieron entre 2.7 y –1.9 ‰ (Figura 3.13). Por su parte, las concentraciones foliares de carbono (C) oscilaron entre el 44.3 y el 51.4 %, mientras que las de nitrógeno (N) fluctuaron entre el 1.0 y el 4.4 % (Figura 3.13). No se encontró un efecto significativo del microambiente en ninguna de estas variables, aunque las especies presentaron importantes diferencias entre sí (Figura 3.13, Tabla 3.15). Se observó una disminución general de la concentración de N foliar en todas las especies al pasar del vivero al campo, aunque sólo fue significativa en *M. arborea* y *Pistacia lentiscus* (Tabla 3.16). La concentración de C se redujo en *Pistacia lentiscus* en el microambiente claro durante este periodo de tiempo, pero no en el resto de especies (Tabla 3.16). Los valores de $\delta^{13}C$ aumentaron en líneas generales en todas las especies respecto a los valores de vivero. Este incremento fue significativo para los microambientes esparto y claro en *Q. coccifera* y para el primero en *M. arborea*. En cuanto al $\delta^{15}N$, se observó una reducción significativa en ambos microambientes para *M. arborea*, mientras que *Q. coccifera* no mostró diferencias respecto a los valores en vivero y *Pistacia lentiscus* presentó una reducción significativa únicamente en el microambiente esparto.

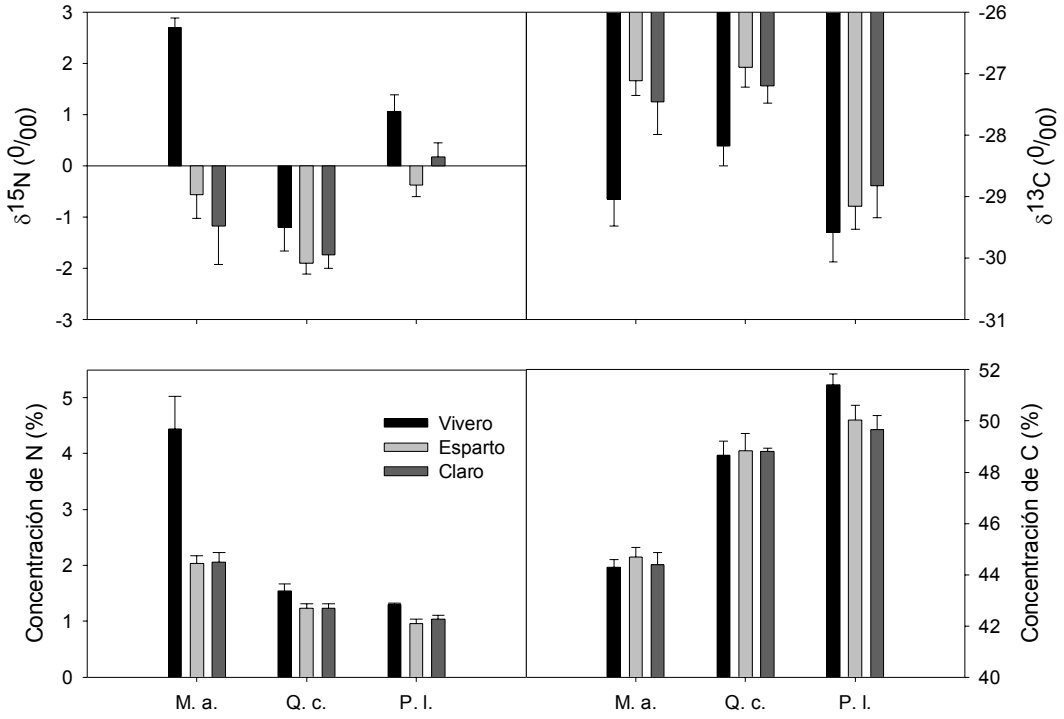


Figura 3.13. Concentraciones foliares de carbono (C) y nitrógeno (N) y valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el vivero y a los seis meses de la plantación en Ballestera. Los datos representan la media y el error estándar (n = 5). M. a. = *Medicago arborea*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

Tabla 3.15. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente de plantación y la especie, así como el de su interacción, en las concentraciones foliares de carbono (C), nitrógeno (N), $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los plantones desenterrados en Ballestera durante junio de 1999. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Variable	Resultados del ANOVA								
	Especie (E)			Microambiente (M)			M x E		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
C	65.30	2,24	**<0.001**	0.41	1,24	0.567	0.06	2,24	0.939
N	51.45	2,24	**<0.001**	0.14	1,24	0.710	0.07	2,24	0.929
$\delta^{13}C$	14.43	2,24	**<0.001**	0.10	1,24	0.758	0.47	2,24	0.631
$\delta^{15}N$	8.90	2,24	**0.001**	0.01	1,24	0.921	1.08	2,24	0.356

Tabla 3.16. Resultados de los ANOVA de un factor para evaluar la evolución temporal de las concentraciones foliares de carbono (C), nitrógeno (N), $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ entre el vivero y junio de 1999. Las diferencias significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Especie	Variable	Esparto			Claro		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*
Medicago arborea	$\delta^{13}C$	14.51	1,8	**0.006**	5.21	1,8	0.052
	$\delta^{15}N$	43.27	1,8	**<0.001**	25.94	1,8	**0.001**
	C	0.67	1,8	0.437	0.05	1,8	0.833
	N	25.23	1,8	**0.001**	12.04	1,8	**0.002**
Quercus coccifera	$\delta^{13}C$	8.06	1,8	**0.022**	5.41	1,8	**0.048**
	$\delta^{15}N$	1.91	1,8	0.204	1.04	1,8	0.337
	C	0.04	1,8	0.841	0.06	1,8	0.813
	N	4.24	1,8	0.073	3.88	1,8	0.084
Pistacia lentiscus	$\delta^{13}C$	0.48	1,8	0.508	1.17	1,8	0.312
	$\delta^{15}N$	13.38	1,8	**0.006**	4.33	1,8	0.071
	C	3.73	1,8	0.090	6.51	1,8	**0.034**
	N	15.21	1,8	**0.005**	12.07*	1,8	**0.008**

* Varianzas no homogéneas.

Tras seis meses en el campo, los valores de $\delta^{13}C$ de los plantones mostraron cierta relación lineal con los potenciales hídricos evaluados antes de su desentierro, aunque ésta fue significativa únicamente para *M. arborea* (Figura 3.14). Es interesante destacar las diferencias observadas en esta relación entre especies, ya que fue positiva para *Q. coccifera* y *Pistacia lentiscus* y negativa para *M. arborea*, sugiriendo un aumento de la eficiencia en el uso del agua conforme hace lo propio el estrés hídrico en esta última especie.

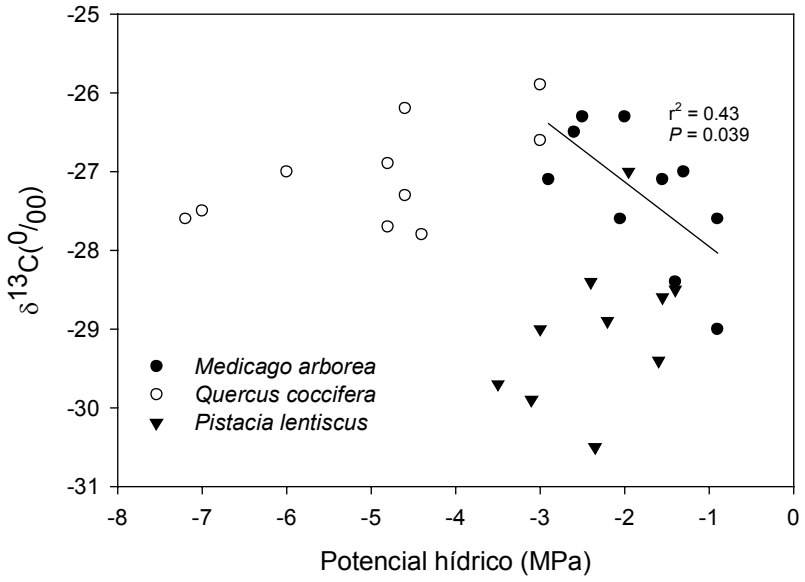


Figura 3.14. Relaciones entre el potencial hídrico y el $\delta^{13}C$ en Ballestera en junio de 1999, seis meses después de la plantación. Se muestran únicamente las relaciones significativas. En todos los casos, $n = 10$.

3.3.3. Efecto del microambiente de plantación y la micorrización en vivero

La supervivencia de los plantones en la experiencia de micorrización en vivero siguió la tendencia de plantaciones anteriores, con mayores valores en el microambiente esparto durante los primeros meses tras la plantación y una gran mortalidad estival, donde todos los plantones perecieron (Figura 3.15). La supervivencia en el microambiente esparto fue significativamente mayor que en el claro durante los seis primeros meses tras la plantación, tanto en los plantones micorrizados como en los controles (Tabla 3.17). La interacción significativa supervivencia x parcela observada en enero y mayo reflejó el hecho de que la supervivencia en Aguas fue superior a la encontrada en Campello y Ballestera. Contrariamente a lo esperado inicialmente, no se apreció un efecto significativo de la micorrización en vivero sobre la supervivencia (Tabla 3.17). Tampoco se encontraron interacciones significativas de tercer o superior orden, indicando que la respuesta a la micorrización no mostró diferencias entre microambientes.

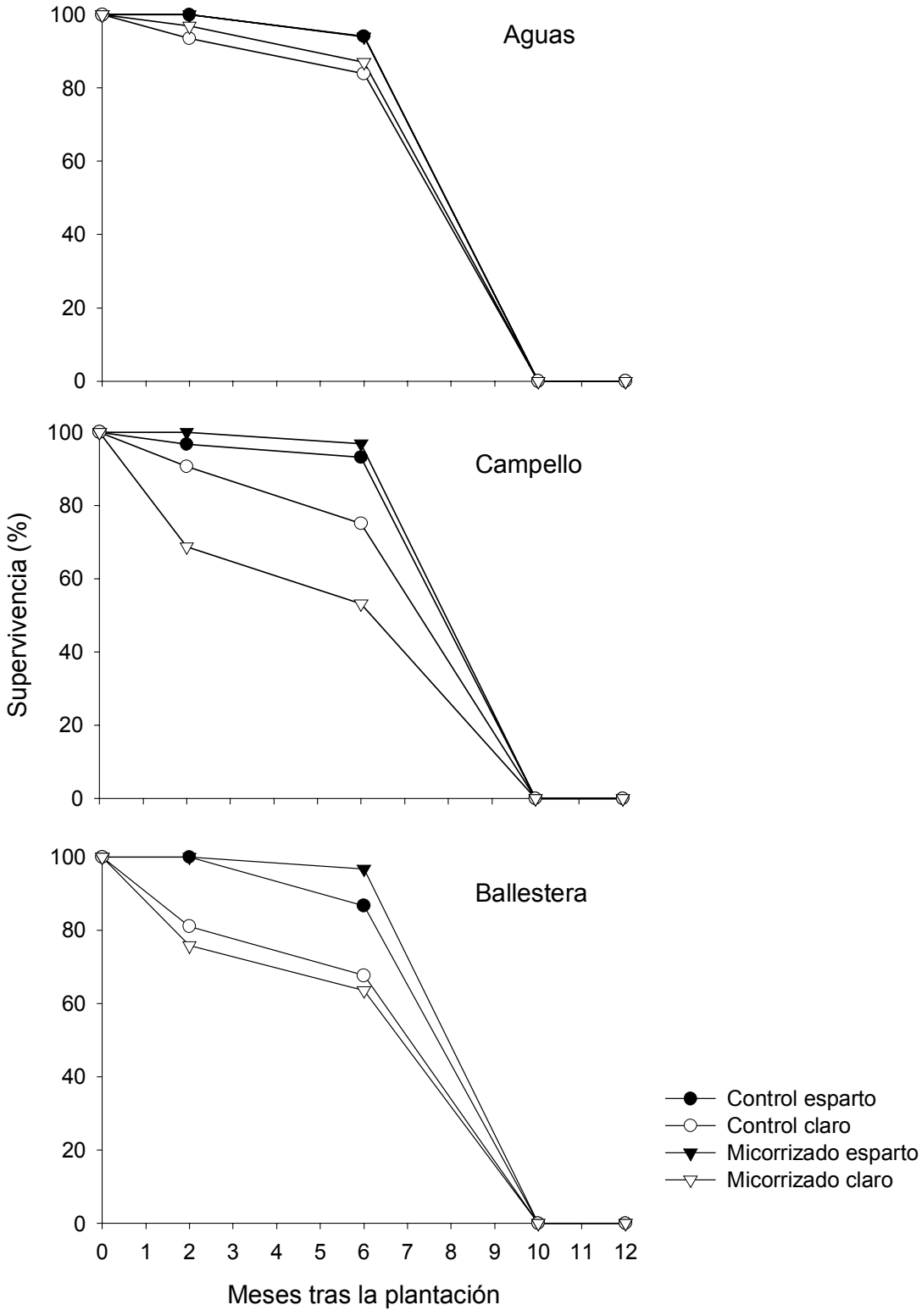


Figura 3.15. Evolución de la supervivencia de los plantones de *Quercus coccifera* en el experimento combinado de micorrización en vivero y microambiente de plantación. La plantación se realizó en diciembre de 1999. Se introdujeron 25 plantones para cada combinación de parcela, microambiente y nivel de micorrización.

Tabla 3.17. Resultados del análisis log-lineal de la supervivencia de los plantones de *Quercus coccifera* en el experimento combinado de micorrización en vivero y microambiente de plantación. Para cada combinación de parcela (S), nivel de micorrización (N) y microambiente de plantación (M), n = 25. U = supervivencia. En negrita se indican las interacciones significativas ($P < 0.05$) y entre paréntesis los grados de libertad.

Interacción	Enero 2000		Mayo 2000	
	G^2	P	G^2	P
M x U (1)	36.47	**< 0.001**	34.50	**< 0.001**
N x U (1)	1.57	0.209	0.17	0.683
S x U (2)	10.72	**0.005**	7.69	**0.021**
M x S x U (2)	3.17	0.205	1.55	0.46
N x M x U (2)	3.23	0.072	1.95	0.376
S x M x U x N (2)	< 0.01	> 0.999	1.73	0.422

3.3.4. Mecanismos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos

3.3.4.1. Experiencia de invernadero

La experiencia realizada durante el primer trimestre de 2002 no mostró un efecto claro de la fertilidad edáfica en el crecimiento de *Pistacia lentiscus* (Tabla 3.18). Con los suelos recolectados en Ballestera, no se observaron diferencias significativas entre microambientes para ninguna de las variables biométricas evaluadas. No obstante, cuando se emplearon los suelos de Aguas, los plantones presentaron mayor altura en el microambiente esparto. Esta respuesta puede asociarse a los valores de materia orgánica encontrados. Así, las diferencias existentes en el contenido de materia orgánica en Aguas, 5.46 ± 0.38 y 4.60 ± 0.26 % en los microambientes esparto y claro respectivamente[13], fueron marginalmente significativas (ANOVA de un factor, F = 3.48, gl = 1,22, P = 0.075). En Ballestera esta variable no mostró apenas diferencias entre microambientes (6.05 ± 0.24 y 5.81 ± 0.41 % en los microambientes esparto y claro respectivamente[13]; ANOVA de un factor, F = 0.25, gl = 1,22, P = 0.624).

[13] Media ± error estándar, n = 12.

Tabla 3.18. Características biométricas de los plantones de *Pistacia lentiscus* desenterrados al final de la experiencia de invernadero y resultados de los ANOVA de un factor para evaluar el efecto del microambiente de plantación. Los datos representan la media ± el error tipico (n = 12). R:S = relación biomasa subterránea: biomasa aérea. Las diferencias significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Aguas		Ballestera	
Variable	Esparto	Claro	Esparto	Claro
Diámetro basal (mm)	0.96 ± 0.06	0.86 ± 0.04	1.02 ± 0.05	0.89 ± 0.06
Altura (cm)	4.55 ± 0.25	3.83 ± 0.21	4.52 ± 0.31	3.99 ± 0.26
Número de hojas	11.92 ± 0.54	11.48 ± 0.75	12.67 ± 0.70	12.08 ± 1.03
Biomasa de hojas (x 10^{-2}, g)	8.42 ± 1.26	6.04 ± 0.43	8.94 ± 1.02	6.68 ± 0.99
Biomasa de tallo (x 10^{-2}, g)	1.38 ± 0.25	1.01 ± 0.10	1.72 ± 0.27	1.27 ± 0.22
Biomasa de raíces (x 10^{-2}, g)	4.66 ± 0.77	4.15 ± 0.79	4.78 ± 0.70	4.51 ± 0.98
R:S	0.50 ± 0.08	0.61 ± 0.13	0.46 ± 0.05	0.55 ± 0.06
Área foliar (cm^2)	10.37 ± 1.42	7.21 ± 0.75	10.00 ± 1.15	7.27 ± 1.09
Peso específico foliar (x 10^{-3}, $g \cdot cm^{-2}$)	8.03 ± 0.19	8.89 ± 0.58	9.06 ± 0.42	9.38 ± 0.54

Resultados del ANOVA

Variable	Aguas			Ballestera		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Diámetro basal	1.69	1,22	0.207	2.49	1,22	0.129
Altura	4.94	1,22	**0.037**	1.70	1,22	0.206
Número de hojas	0.29	1,22	0.596	0.22	1,22	0.645
Biomasa de hojas	3.16	1,22	0.089	2.51	1,22	0.128
Biomasa de tallo	1.89	1,22	0.283	1.64	1,22	0.214
Biomasa de raíces	0.21	1,22	0.655	0.05	1,22	0.821
R:S	0.55	1,22	0.468	1.272	1,22	0.272
Área foliar	3.85	1,22	0.062	2.95	1,22	0.100
Peso específico foliar	1.74	1,22	0.201	0.25	1,22	0.624

3.3.4.2 Experiencia de campo

La humedad del suelo en Aguas entre enero de 2001 y marzo de 2002 siguió una evolución similar a la observada en años anteriores, con picos durante la primavera y el otoño y niveles mínimos alcanzados en la época estival (Figura 3.16). Al igual que en experiencias anteriores, el ANOVA de medidas repetidas no mostró diferencias globales significativas entre microambientes ECO y BCO (Tabla 3.19), aunque se observó una clara tendencia hacia la presencia de mayores valores de humedad en el primero. El tratamiento ECM provocó un notable incremento de la humedad, que fue significativamente superior a la existente en el resto de microambientes. La eliminación de la escorrentía no tuvo un efecto significativo sobre la humedad en ninguno de los microambientes evaluados. No obstante, se observó una cierta reducción de ésta después de los principales eventos lluviosos, especialmente en el microambiente esparto. La eliminación del sombreo, microambiente ESO, redujo aparentemente la humedad respecto al microambiente ECO, aunque estas diferencias no fueron significativas.

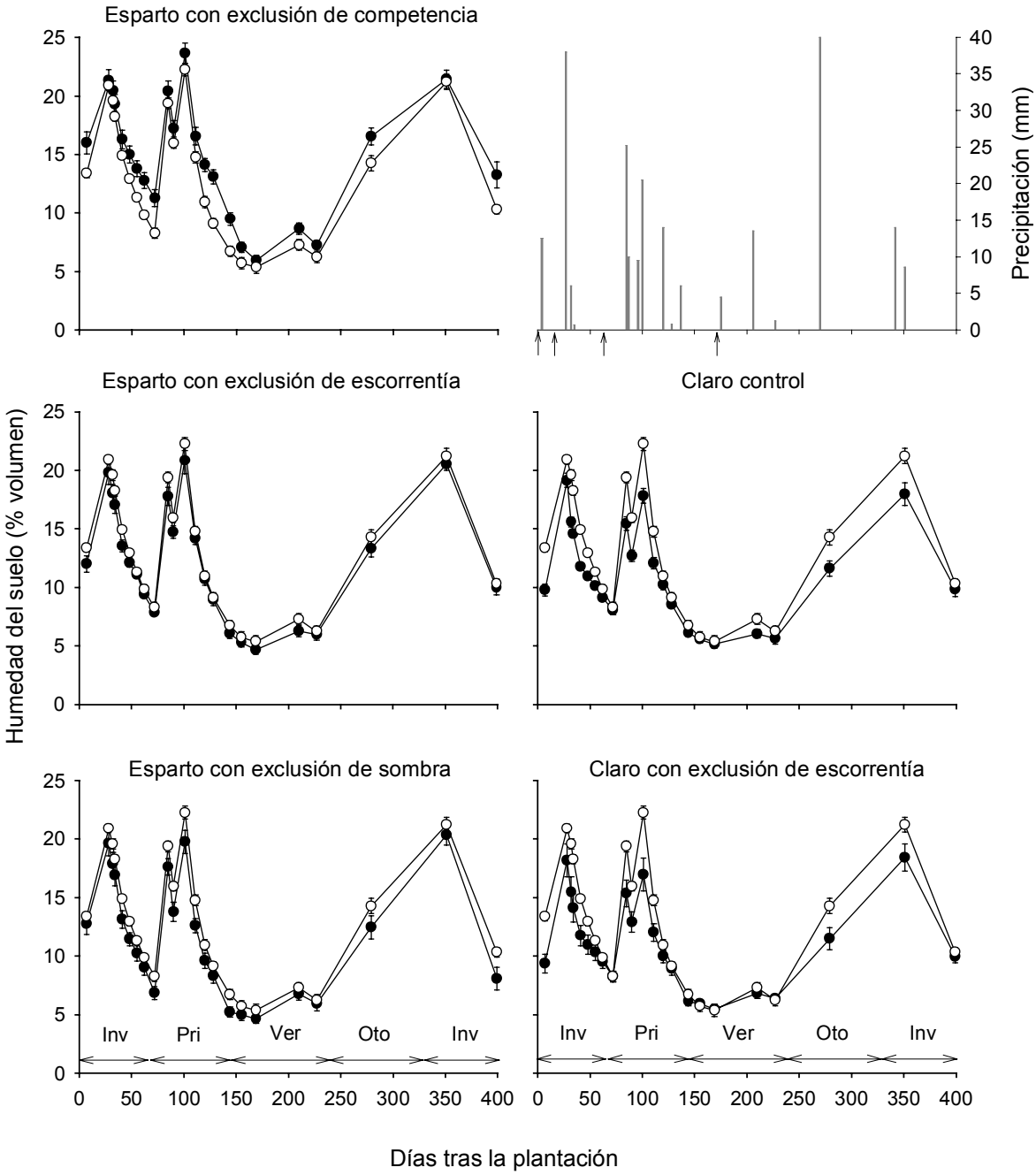


Figura 3.16. Evolución de la humedad edáfica y la precipitación en los distintos microambientes de la plantación de 2001 desde el momento de la plantación hasta marzo de 2002 en Aguas. Los símbolos blancos, introducidos en todos los gráficos para facilitar la comparación, indican la humedad en el microambiente esparto control. Las flechas presentes en el gráfico superior derecho indican los momentos en los que se realizó un riego equivalente a una lluvia de 35 mm. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 9-12). La plantación se realizó el 23 de enero de 2001. Inv = invierno, Pri = primavera, Ver = verano y Oto = otoño.

Tabla 3.19. Resultados del ANOVA de medidas repetidas en el tiempo realizado con los datos de humedad del suelo en Aguas entre enero de 2001 y marzo de 2002. Los valores presentados para los efectos intra-sujetos corresponden a la corrección por el estadístico ε de Greenhouse-Geiger, indicado entre paréntesis. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita. Se encontraron diferencias significativas entre el microambiente esparto con exclusión de competencia y el resto (test SNK).

	Efectos	F	gl	*P*
Intra-sujetos	Tiempo	685.48 (0.22)	5, 304	**< 0.001**
	Tiempo x Microambiente	3.69	25, 304	**< 0.001**
Inter-sujetos	Microambiente	7.81	5, 62	**< 0.001**

El meta-análisis de la humedad reveló interesantes características de los datos no detectadas con el ANOVA de medidas repetidas (Figura 3.17). El efecto neto del microambiente proporcionado por *S. tenacissima* fue positivo durante todo el periodo analizado, siendo significativo después de los principales eventos lluviosos primaverales y otoñales, lo que indica una mayor humedad en el microambiente ECO. La competencia tuvo un importante efecto negativo sobre la disponibilidad de agua durante la mayor parte del periodo evaluado, siendo especialmente visible en las fases de caída de la humedad posteriores a los eventos lluviosos y durante la época estival, lo que muestra la presencia un importante consumo de agua por parte de *S. tenacissima*. El sombreo tuvo también un efecto positivo en el mantenimiento de la humedad en el microambiente esparto, que fue significativo durante la mayor parte de la primavera y al comienzo del verano. Es interesante destacar que la magnitud de los efectos promovidos por el sombreo y la competencia fue similar durante la mayor parte del periodo estudiado, lo que sugiere que la toma de agua por parte de *S. tenacissima* puede ser compensada con la mejora de las condiciones microclimáticas que proporciona. La exclusión de escorrentía en el microambiente ECH repercutió de manera negativa sobre la humedad, aunque sólo se observó un valor de *d* significativo después del principal evento lluvioso acaecido durante la primavera. Esta exclusión en los claros, microambiente BCH, no tuvo efecto sobre la dinámica de la humedad en este microambiente (datos del meta-análisis no mostrados). Al comparar las diferencias relativas entre el microambiente esparto con exclusión del sombreo, ESO, y el microambiente claro, BCO, se obtuvieron diferencias significativas a favor del primero después de las principales lluvias primaverales (Figura 3.18).

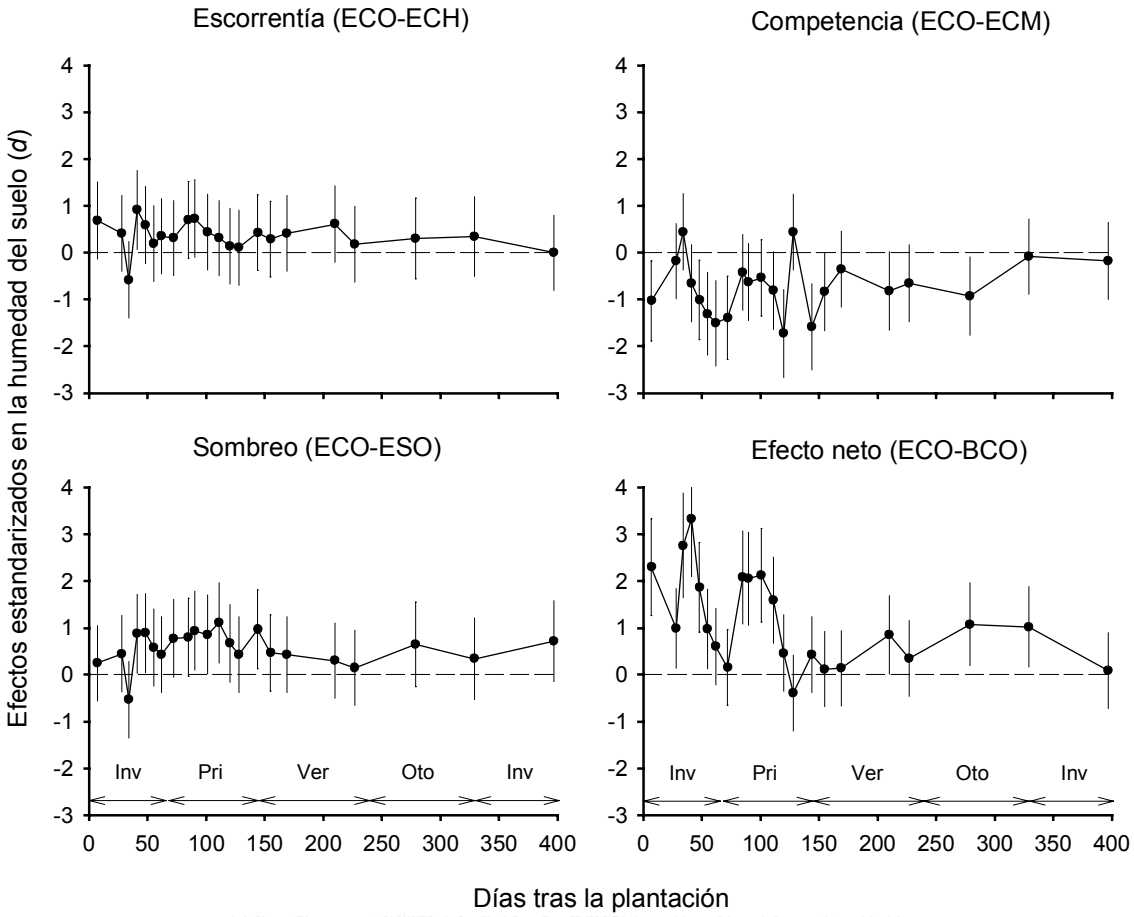


Figura 3.17. Evolución del efecto neto y de los efectos positivos (captación de agua por escorrentía y sombreo) y negativos (competencia) en la humedad del suelo desde el momento de la plantación hasta marzo de 2002 en Aguas. La plantación se realizó el 23 de enero de 2001. Los valores representan el índice *d* ± el intervalo de confianza al 95 % (*n* = 9-12). Para calcular cada efecto se han utilizado los valores de los microambientes incluidos entre paréntesis. La plantación se realizó el 23 de enero de 2001. ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, BCO = claro control, Inv = invierno, Pri = primavera, Ver = verano y Oto = otoño.

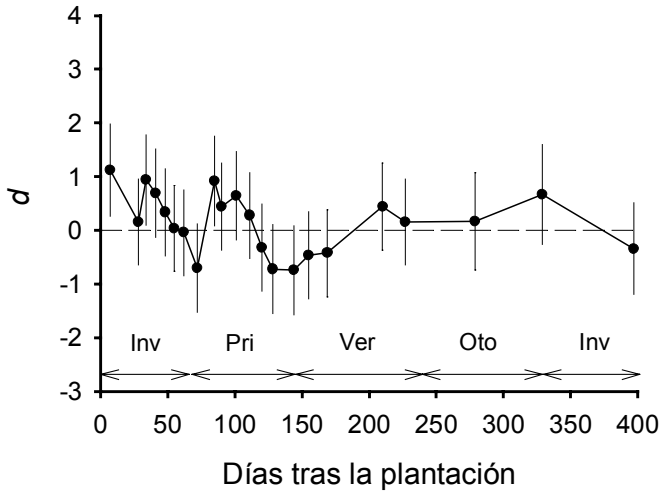


Figura 3.18. Evolución de las diferencias estandarizadas en la humedad del suelo (*d*) entre los microambientes esparto con eliminación de sombra (ESO) y claro control (BCO) desde el momento de la plantación hasta marzo de 2002 en Aguas. Resto de la leyenda como en la Figura 3.17.

La supervivencia mostró notables diferencias entre microambientes en ambas parcelas (Figura 3.19). Los plantones introducidos en el microambiente ECO presentaron una mayor supervivencia que en el BCO. A pesar de estas desigualdades, especialmente visibles en Aguas –donde la supervivencia en el microambiente ECO fue el doble de la registrada en el BCO al final del periodo muestreado–, las diferencias en las funciones de supervivencia, que analizan la dinámica en el tiempo de esta variable, entre ambos microambientes no fueron significativas. La eliminación de la competencia en el microambiente ECM incrementó significativamente la supervivencia de los plantones respecto al resto de microambientes. No se observó un efecto significativo de la exclusión de escorrentía, microambientes ECH y BCH, sobre la evolución de la supervivencia en ninguna parcela. La eliminación del sombreo redujo notablemente la supervivencia en ambas parcelas respecto al microambiente ECO, siendo las diferencias significativas en Ballestera y marginalmente significativas (P = 0.087) en Aguas. Por el contrario, no hubo diferencias entre los microambientes ESO y BCO. A diferencia de lo observado en años anteriores, no se detectó mortalidad post-plantación, lo que puede deberse a los riegos efectuados. La mayor parte de la mortalidad tuvo lugar durante la época estival, aunque en Ballestera ésta comenzó a hacerse patente al inicio de la primavera. Estas diferencias se reflejaron el tiempo medio de supervivencia, que fue mayor en Aguas para todos los microambientes (Figura 3.20).

Los potenciales hídricos al alba evaluados al final de la primavera evidenciaron cierto estrés hídrico en los plantones (Figura 3.21). Al igual que en experiencias anteriores, fueron significativamente menos negativos en el microambiente ECO que en el BCO. No se observó un efecto significativo de las manipulaciones introducidas en ninguno de estos microambientes, aunque sí una clara tendencia hacia una disminución del potencial con la eliminación de la escorrentía y el sombreo en el microambiente esparto. La eliminación de la competencia promovió un aumento no significativo de los valores de potencial. No se observaron diferencias significativas entre la exclusión de sombreo y el microambiente claro control. La exclusión de escorrentía tampoco tuvo ningún efecto significativo sobre el potencial hídrico.

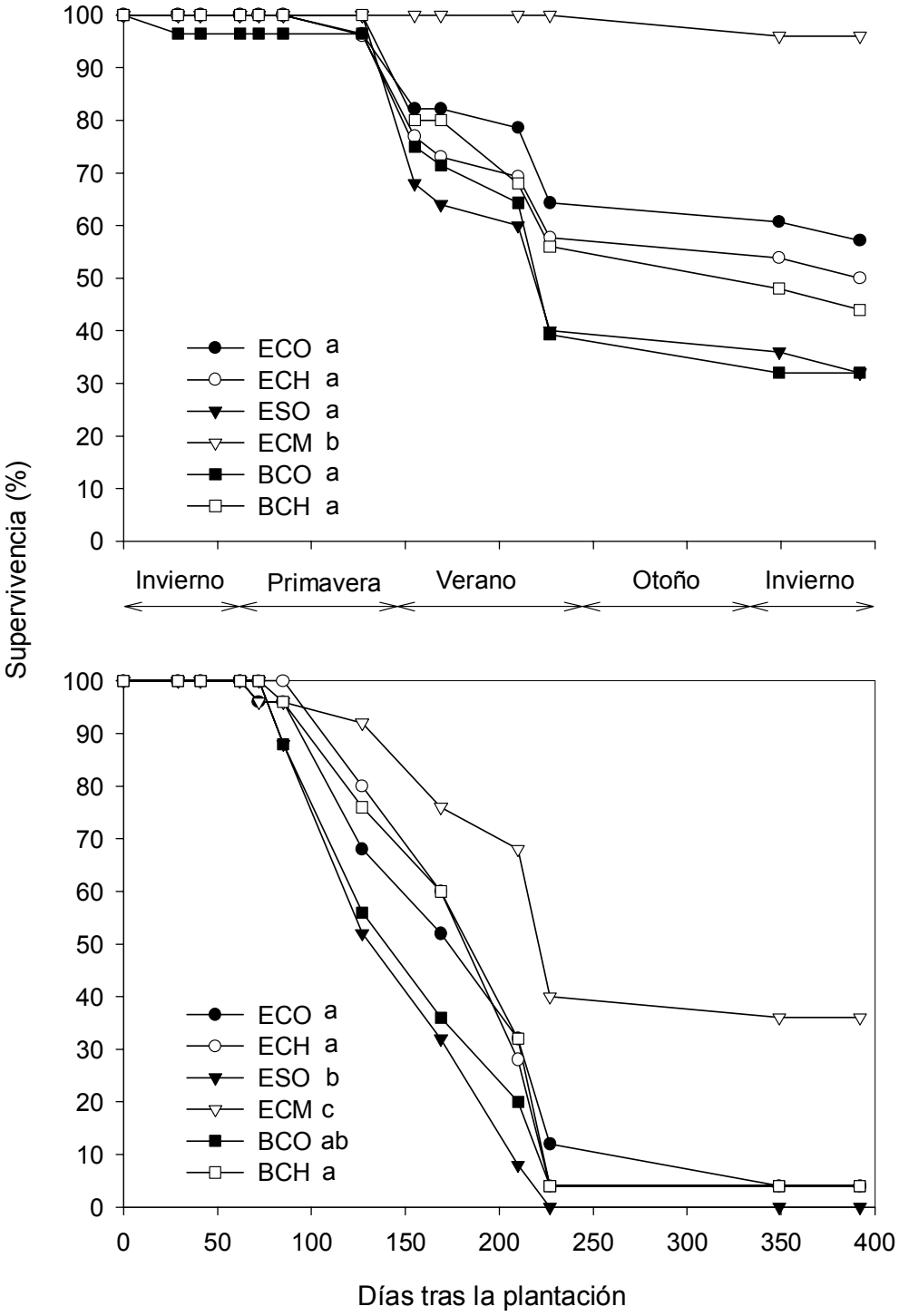


Figura 3.19. Evolución de la supervivencia de los plantones de *Pistacia lentiscus* entre enero de 2001 y marzo de 2002 en Aguas (gráfico superior) y Ballestera (gráfico inferior). El número inicial de plantones introducido por microambiente fue de 25. Letras distintas junto a la leyenda indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes (P <0.05, test de log-rango después de un análisis de supervivencia con el procedimiento de Kaplan-Meier). La plantación se realizó el 23 de enero de 2001. ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, BCO = claro control y BCH = claro con eliminación de escorrentía.

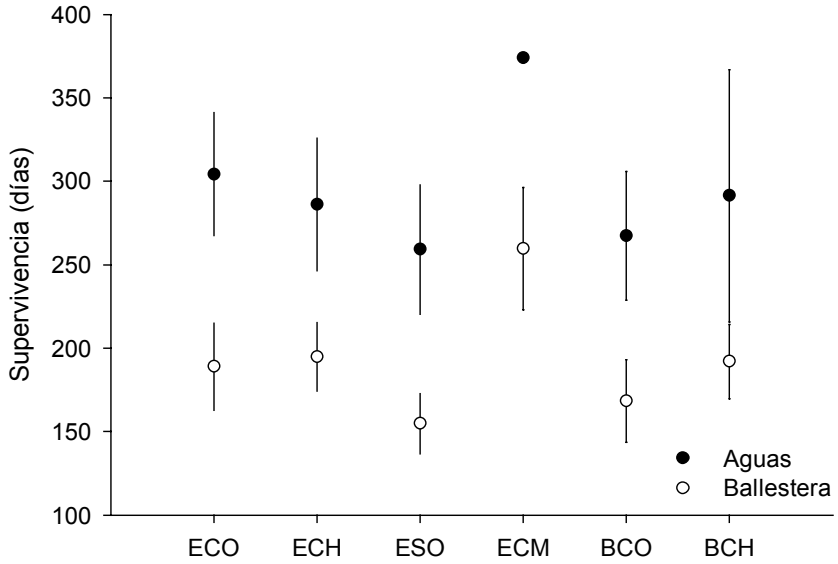


Figura 3.20. Tiempo medio de supervivencia ± intervalos de confianza al 95 % en Aguas y Ballestera durante los primeros trece meses tras la plantación obtenidos mediante el procedimiento de Kaplan-Meier. ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, BCO = claro control y BCH = claro con eliminación de escorrentía.

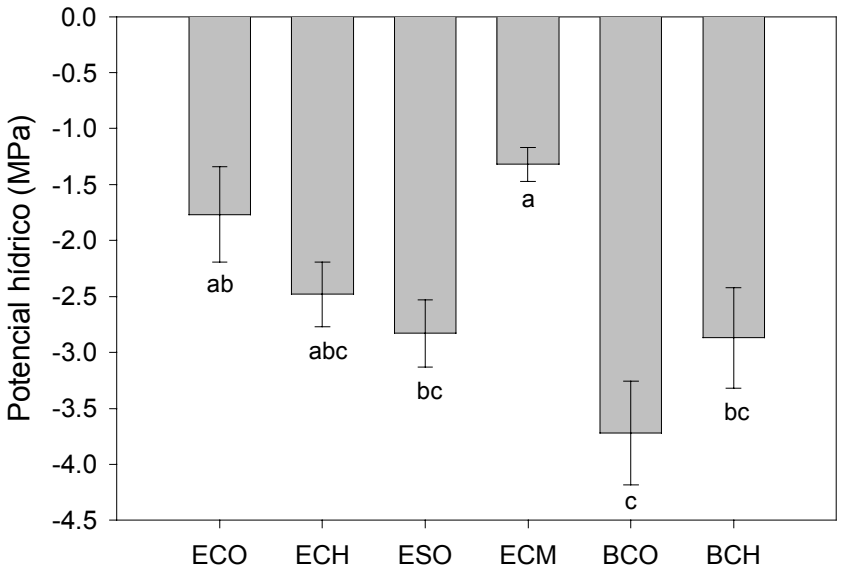


Figura 3.21. Potencial hídrico evaluado al final de la primavera en los plantones de *Pistacia lentiscus* en Aguas. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 6). Letras diferentes indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes (P <0.05, test SNK después de un ANOVA de un factor). ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, BCO = claro control y BCH = claro con eliminación de escorrentía.

La evolución de la F_v:F_m durante la primavera y el verano mostró importantes diferencias entre microambientes (Figura 3.22), que fueron significativas al alba y al mediodía (Tabla 3.20). El análisis de las medidas al alba distinguió tres grupos de microambientes: ECM, ECO-ECH y el resto. Los valores registrados a mediodía sufrieron un notable descenso respecto al alba, especialmente en los microambientes no sombreados, sugiriendo la presencia de fotoinhibición diurna (Long et al. 1994). Es destacable el hecho de que no se observaran diferencias significativas entre microambientes para las diferencias entre alba y mediodía sugiriendo que los plantones están sometidos a un importante estrés durante el día.

3.3.5. Importancia relativa y evolución espacio-temporal de los efectos positivos y negativos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y los arbustos introducidos

El resultado neto de la interacción entre *S. tenacissima* y *Pistacia lentiscus* fue siempre facilitativo en Aguas y Ballestera, aumentando los valores de R_N conforme avanzaron las condiciones ambientales adversas durante la época estival (Figura 3.23). Los valores de esta variable, así como su incremento asociado al nivel de estrés, fueron siempre superiores en Ballestera, sugiriendo un mayor peso relativo de la facilitación en esta zona. Las notables diferencias en precipitación encontradas entre ambas parcelas durante el periodo estudiado, 78 mm (Figura 3.23), confirman la existencia de un mayor grado de estrés en Ballestera.

La evolución de los efectos positivos y negativos sobre la supervivencia mostró un patrón similar en las dos parcelas, aunque su magnitud fue siempre superior en Ballestera (Figura 3.24). Tanto el efecto negativo de la competencia como el positivo del sombreo incrementaron su magnitud conforme hicieron lo propio las condiciones de estrés ambiental durante el verano, siendo destacable el aumento registrado entre agosto y septiembre. El efecto de los aportes de agua por escorrentía en el microambiente esparto fue de escasa consideración en ambas parcelas durante todo el periodo evaluado, siendo también destacable la reducción de su efecto positivo observada en Ballestera al final del verano. El efecto negativo de la competencia se vio compensado en la mayor parte de los muestreos por el del sombreo, aunque es interesante destacar el hecho de que al final del verano su magnitud fue superior a la suma de todos los efectos positivos tanto en Aguas como en Ballestera.

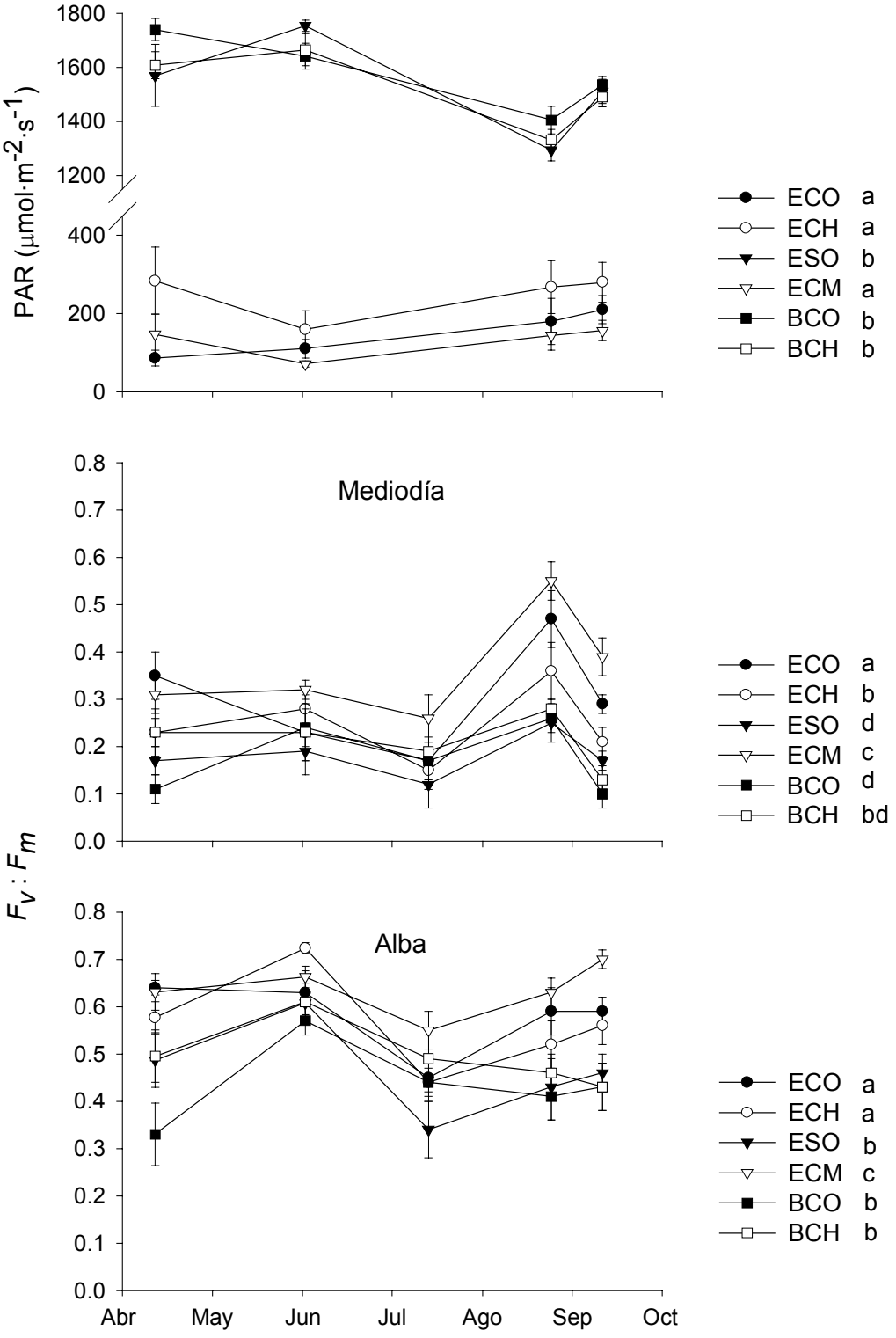


Figura 3.22. Evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y de la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) durante la primavera y el verano de 2001 en Aguas. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 6). Letras distintas junto a la leyenda indican diferencias significativas entre microambientes (P <0.05, test SNK después de un ANOVA de dos factores). ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia, BCO = claro control y BCH = claro con eliminación de escorrentía.

Tabla 3.20. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente (M) y la fecha de muestreo (T), así como el de su interacción, en la evolución de la $F_v:F_m$ de los plantones durante la primavera y el verano de 2001 en Aguas. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Hora	Resultados del ANOVA								
	Microambiente			Muestreo			M x T		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Alba*	9.72	5,20	**<0.001**	8.69	4,20	**<0.001**	1.64	20,150	0.051
Mediodía	9.74	5,20	**<0.001**	10.32	4,20	**<0.001**	1.78	20,150	**0.027**
Diferencia	1.71	5,20	0.179	37.20	4,20	**<0.001**	0.87	20,150	0.629

* Varianzas no homogéneas.

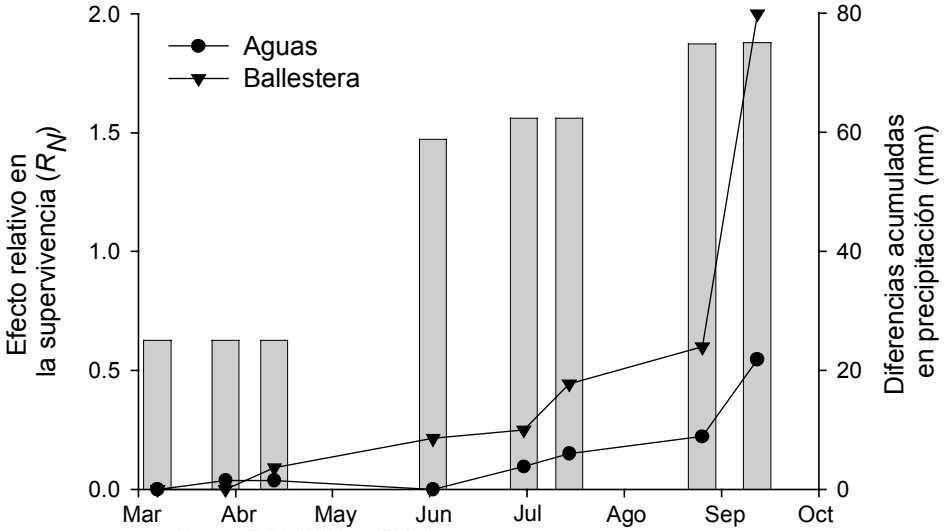


Figura 3.23. Evolución de las diferencias relativas (R_N) en el porcentaje de supervivencia entre los microambientes esparto control y claro control en Aguas y Ballestera. Las barras indican las diferencias acumuladas de precipitación entre ambas parcelas.

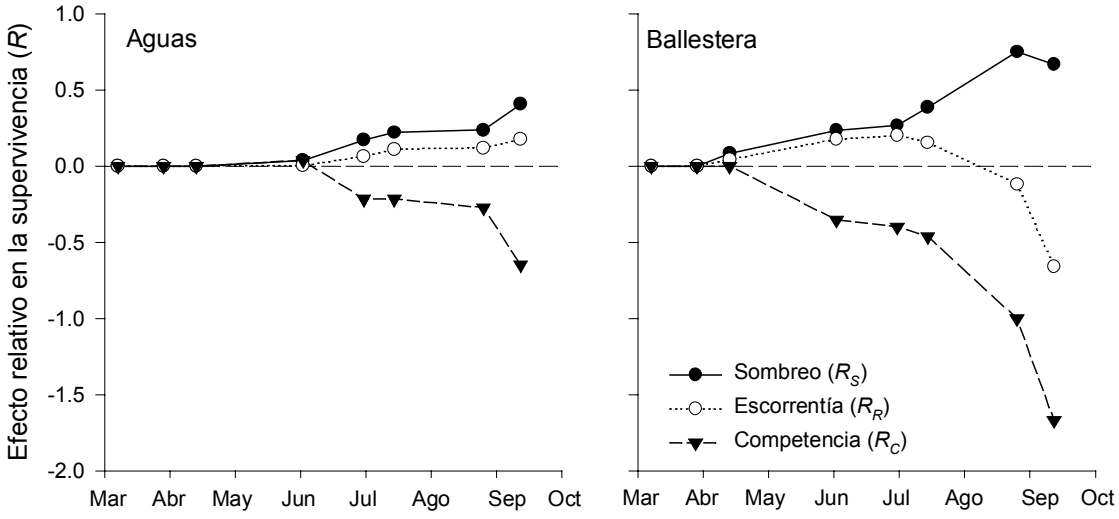


Figura 3.24. Evolución de los efectos positivos y negativos en la supervivencia durante la primavera y el verano de 2001. Para facilitar la interpretación, el signo de la interacción se ha cambiado respecto al resultado obtenido con las fórmulas 3.5, 3.6 y 3.7 (página 141).

La evolución de los efectos netos, positivos y negativos sobre la F_v:F_m al alba en Aguas siguió una tendencia similar a la observada con la supervivencia (Figura 3.25). El efecto neto fue positivo y significativo al comienzo de la primavera y al final del verano, mientras que el efecto negativo promovido por la competencia fue negativo y significativo al final del verano. La exclusión de escorrentía tuvo un efecto inapreciable durante todo el periodo estudiado. Tanto el efecto positivo del sombreo como el negativo de la competencia incrementaron su magnitud conforme avanzó el verano. Es también interesante destacar el descenso del efecto neto y de los efectos positivos y negativos observado entre los muestreos de abril y mayo, después de que una serie de lluvias descargaran 45 mm en la parcela.

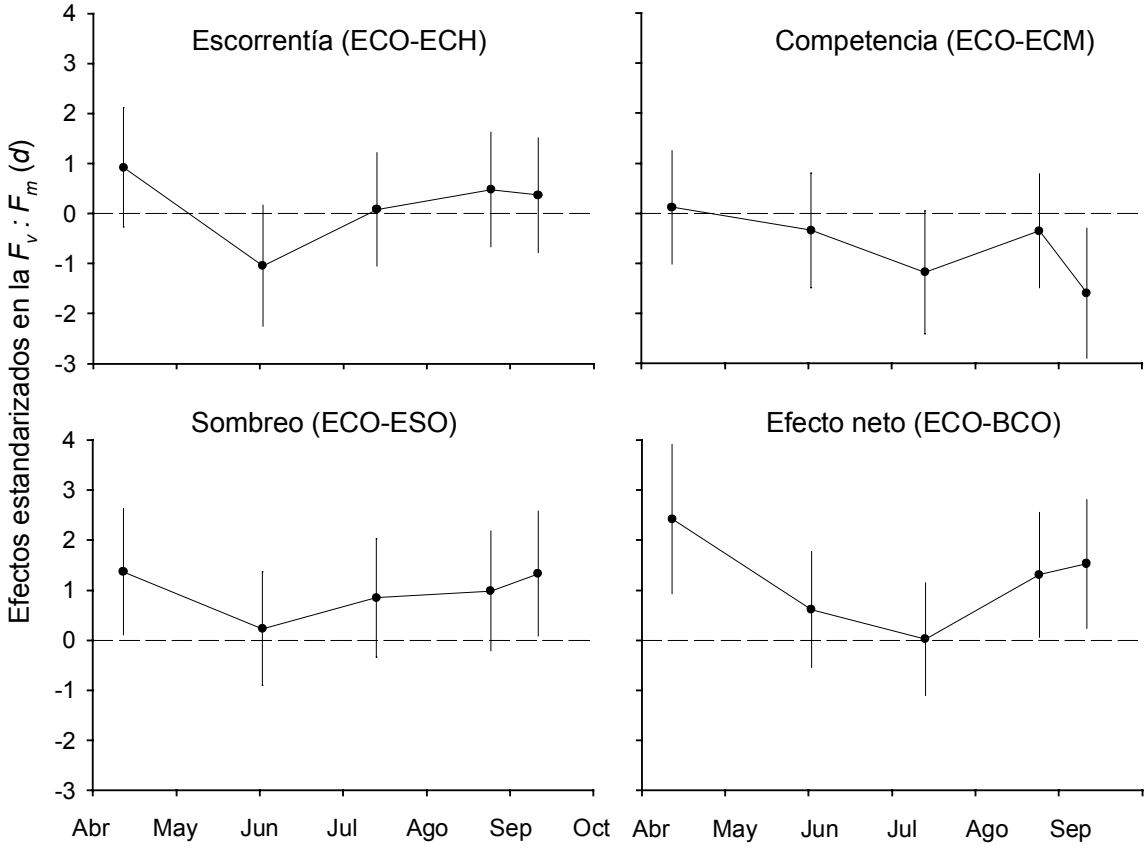


Figura 3.25. Evolución de los efectos netos, positivos y negativos en la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) al alba evaluada durante la primavera y el verano de 2001 en Aguas. Los valores representan el índice *d* ± el intervalo de confianza al 95 % (n = 6). Para calcular cada efecto se han utilizado los valores de los microambientes incluidos entre paréntesis. ECO = esparto control, ECH = esparto con eliminación de escorrentía, ESO = esparto con eliminación de sombra, ECM = esparto con eliminación de competencia y BCO = claro control.

3.4. Discusión

Los resultados presentados en este capítulo han mostrado cómo las macollas de *S. tenacissima* facilitan la implantación de especies arbustivas en espartales semiáridos. Las observaciones recogidas suponen la primera comprobación experimental de facilitación de una especie arbustiva por parte de una herbácea en zonas semiáridas. En estos ambientes, diversos estudios han puesto de manifiesto la presencia de facilitación de especies herbáceas por parte de árboles y arbustos, así como de plantones de especies arbustivas y arbóreas por parte de ejemplares adultos pertenecientes a la misma o a especies diferentes (e. g. Went 1942, Niering et al. 1963, Halvorson & Patten 1975, Nelson & Chew 1977, Schmida & Whittaker 1981, Franco & Nobel 1989). Las observaciones recogidas en este capítulo se unen a un reducido grupo de experiencias que han constatado fenómenos facilitación de especies leñosas por parte de herbáceas (Gill & Marks 1991, De Steven 1991, Berkowitz et al. 1995, Choi & Wali 1995), aunque todas ellas han sido realizadas en zonas de clima templado.

Las experiencias realizadas indican que la mejora en las condiciones microclimáticas promovida por *S. tenacissima* es el principal mecanismo causante de la facilitación observada, siendo su efecto más importante que los relativos a las propiedades del suelo y a la captación de agua procedente de la escorrentía. Si bien el resultado neto de la interacción entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos fue siempre positivo, mecanismos facilitativos y competitivos actuaron a la vez, fluctuando su intensidad con la variación espacio-temporal de las condiciones ambientales de acuerdo a las predicciones planteadas en las hipótesis iniciales. La magnitud de los efectos positivos y negativos aumentó conforme se acentuaron las condiciones de estrés ambiental durante la época estival, aunque el balance entre ambos dio como resultado una interacción neta facilitativa.

3.4.1. Modificación de las condiciones ambientales por *Stipa tenacissima*

El microambiente proporcionado por *S. tenacissima* presenta notables diferencias en las características edáficas superficiales respecto a las zonas desnudas o escasamente cubiertas de vegetación existentes en los espacios entre macollas. Las implicaciones de estas desigualdades en la generación de escorrentía y la infiltración han sido discutidas ampliamente en el capítulo anterior (apartado 2.4.1, páginas 105-106). Las modificaciones en estas propiedades inducidas por el desarrollo de *S. tenacissima* originan una mayor

infiltración y actividad biológica en este microambiente. Si bien durante la plantación se alteró la superficie del suelo, es de esperar que a medio plazo recupere su estado original, lo que presuntamente redundará de manera positiva en el desarrollo de los plantones introducidos en el microambiente esparto.

El mayor contenido en carbono orgánico (CO) encontrado en el microambiente esparto es causado probablemente por una mayor acumulación de hojarasca, así como por la dinámica radicular de *S. tenacissima* (Puigdefábregas & Sánchez 1996). Estos resultados están de acuerdo con observaciones recogidas en otros espartales del SE peninsular (Sánchez 1995, Puigdefábregas & Sánchez 1996, Gauquelin et al. 1996, Bochet et al. 1999). Con independencia de las diferencias entre microambientes, el contenido en CO fue en general relativamente elevado en comparación con los existentes en matorrales degradados con condiciones climáticas y edáficas similares (García & Hernández 1996, Cortina et al. 2001). Estos resultados sugieren que la fertilidad de los suelos en los espartales estudiados no se ha visto tan mermada como en otras comunidades degradadas del semiárido, por lo que su restauración estaría menos limitada por condicionantes edáficos. Las diferencias entre ambos microambientes fueron relativamente pequeñas, lo que sugiere que los aportes de carbono aéreos y, sobre todo, subterráneos deben ser suficientes para mantener los niveles de materia orgánica en las zonas sin vegetación. En otros espartales del E y SE peninsular se han encontrado mayores diferencias en el contenido en CO entre microambientes que las presentadas aquí (Puigdefábregas & Sánchez 1996, Bochet 1999), lo que puede reflejar la presencia de mayores pérdidas de suelo en las zonas desnudas o una menor productividad. Por otro lado, es interesante reseñar que los contenidos en CO y nitrógeno total en los espartales estudiados son menores que los observados en comunidades de matorral dominadas por *Q. coccifera* y *Pistacia lentiscus* bajo condiciones climáticas similares (Arévalo et al. 1993, De la Torre & Alías 1996). Así pues, si resultara exitosa, la implantación de especies arbustivas en espartales degradados podría contribuir a incrementar el almacenamiento de carbono en el suelo y mejorar las propiedades edáficas a medio-largo plazo.

Las macollas de *S. tenacissima* redujeron significativamente los niveles de radiación en comparación con las zonas desnudas adyacentes. Esta disminución trajo consigo un notable descenso de la temperatura del suelo superficial, variable que tiene un importante papel en el mantenimiento de la humedad (Breshears et al. 1998) y el estado hídrico de las plantas (Callaway 1992a) en zonas semiáridas. Los suelos del microambiente esparto fueron capaces de retener la humedad durante más tiempo que los del claro después de una lluvia en primavera, tal como sugieren las curvas de secado obtenidas en Ballestera, así como otras

experiencias llevadas a cabo en espartales de Almería (Puigdefábregas & Sánchez 1996). Es interesante destacar que no se encontraron diferencias significativas en la tasa de secado entre microambientes durante el otoño, lo que puede deberse a diferencias en la actividad fisiológica de *S. tenacissima* (Haase et al. 1999). Así, la mayor humedad disponible durante la curva de secado otoñal, combinada con las suaves temperaturas que tuvieron lugar durante las medidas (la media de las temperaturas máximas en la estación meteorológica de Alicante-Ciudad Jardín fue de 18 ºC durante este periodo), podría haber promovido una mayor actividad fotosintética de *S. tenacissima* y un mayor consumo de agua, reduciendo así las diferencias en las tasas de caída de la humedad respecto a las zonas desnudas. No obstante, tampoco es descartable que estas discrepancias se deban a las diferencias en la metodología entre las curvas realizadas en primavera (riego controlado) y en otoño (lluvia natural).

La evolución circa mensual de la humedad no mostró diferencias significativas entre microambientes. No obstante, el suelo en el microambiente esparto presentó mayores valores de humedad que en el claro después de los principales episodios lluviosos, como demuestran las diferencias relativas entre ambos microambientes evaluadas mediante el meta-análisis. Si bien este aumento de humedad puede mantenerse en este microambiente durante cierto tiempo después de la lluvia, el consumo de agua por parte de *S. tenacissima* lo reduce hasta que se alcanzan valores similares a los del claro en un periodo de tres-cuatro semanas. Ello explicaría la ausencia de diferencias significativas entre microambientes cuando se consideran los datos del año en su conjunto. Esta tendencia general, junto a la respuesta a corto plazo tras las lluvias, coincide a grandes rasgos con la observada en espartales de Almería, donde no se apreciaron diferencias significativas entre microambientes esparto y claro cuando se consideran valores medios estacionales (Puigdefábregas et al. 1999), pero sí una mayor humedad en el primero después de los principales eventos lluviosos (Puigdefábregas & Sánchez 1996).

Los tratamientos manipulativos realizados en la plantación de 2001 han permitido profundizar en el conocimiento de los factores que inciden sobre la dinámica de la humedad en los espartales. La exclusión de escorrentía en el microambiente ECH promovió una cierta disminución de la humedad después de los eventos lluviosos, aunque las diferencias no fueron significativas respecto al microambiente ECO. Este comportamiento fue inesperado, y contrasta con resultados obtenidos por Puigdefábregas & Sánchez (1996) en espartales de Almería, donde se observó una reducción significativa de la humedad en el microambiente esparto después de eliminar el aporte de agua procedente de la escorrentía. Esta discrepancia puede deberse a las diferencias en la profundidad analizada entre dicho trabajo y el presente

estudio (0-5 frente a 0-20 cm), aunque también puede estar reflejando un funcionamiento algo diferente de los espartales evaluados, con un peso relativo diferente de los factores implicados en la dinámica de la humedad. Es interesante destacar la importancia del sombreo en el mantenimiento de la humedad. En general, la magnitud de su efecto fue considerablemente mayor que la de la exclusión de escorrentía, siendo a su vez capaz de compensar por sí mismo el efecto negativo que ocasiona el consumo de agua por parte de *S. tenacissima*. La importancia de la reducción de la evapotranspiración inducida por el sombreo en el mantenimiento de la humedad después de una lluvia en el microambiente esparto respecto al claro ha sido ya puesta de manifiesto por Puigdefábregas & Sánchez (1996). Los resultados obtenidos también están de acuerdo con Breshears et al. (1998), quienes identifican a las modificaciones microclimáticas inducidas por el sombreo como uno de los principales factores implicados en el mantenimiento de la humedad en las zonas vegetadas en ambientes semiáridos.

En conjunto, los resultados de este estudio sugieren que la reducción de la evaporación provocada por el sombreo está jugando un papel preponderante en la dinámica de la humedad entre las zonas desnudas y las manchas de vegetación en los espartales evaluados, presentando los aportes de agua procedentes de la escorrentía superficial un papel menor en este proceso. No obstante, es interesante destacar que la magnitud del efecto neto sobre la humedad del suelo fue, en general, superior a la suma de los efectos positivos y negativos. Ello sugiere la existencia de otros factores no considerados específicamente en el balance de los efectos analizados, como las diferencias en las propiedades físicas del suelo –fundamentalmente su estructura– y la captación de criptoprecipitaciones (Lapitan & Parton 1996), que pueden estar influyendo la dinámica de la humedad en los espartales evaluados. En este sentido, hay que destacar que, a pesar del consumo de agua por *S. tenacissima*, el microambiente ESO no mostró diferencias significativas en el contenido de humedad respecto al microambiente BCO, e incluso las diferencias relativas entre ambos, analizadas mediante el meta-análisis, reflejaron un mayor contenido de humedad en el primero después de las principales lluvias primaverales. Estos resultados, contrarios a lo esperado inicialmente, pueden indicar cierto efecto de las propiedades del suelo asociado a las macollas –mejor estructura, mayor capacidad de infiltración– que podría compensar el consumo de agua de *S. tenacissima* en el balance neto de la humedad del microambiente esparto. Por otra parte, también es posible que la interacción de los distintos efectos positivos y negativos

considerados no sea lineal, presentando entonces un efecto sinérgico sobre la humedad del suelo.

3.4.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación

La supervivencia de los plantones introducidos junto a *S. tenacissima* fue mayor que la de los que fueron plantados en las zonas desnudas. Estas diferencias fueron significativas en la mayoría de casos lo que, unido a las diferencias espacio-temporales en precipitación registradas durante la realización de las distintas experiencias, indican que el efecto facilitador de *S. tenacissima* es consistente.

Los valores de potencial hídrico obtenidos en 1999 y 2001 mostraron cómo las modificaciones microambientales creadas por *S. tenacissima* mejoraron el estado hídrico de los plantones introducidos durante los primeros meses tras la plantación. Los potenciales hídricos evaluados en junio de 1999 fueron muy bajos, debido probablemente al efecto combinado del estrés post-plantación y a una primavera seca. El contraste en el estado hídrico entre microambientes se manifestó también en noviembre, con valores de humedad sensiblemente superiores. Así pues, a pesar de los bajos valores de humedad existentes al final de la primavera, es posible que los plantones introducidos en el microambiente esparto sean capaces de utilizar la mayor humedad existente después de una precipitación o de aprovechar más eficazmente los pulsos de agua cuando el suelo está seco.

El microambiente proporcionado por *S. tenacissima* mejoró la eficiencia fotosintética del fotosistema II de los plantones introducidos. Durante junio de 1999, los valores de esta variable en *Q. coccifera* disminuyeron significativamente durante el día en el microambiente claro (ANOVA de un factor, F = 12.86, gl =1,8, P = 0.007), pero no en el esparto (ANOVA de un factor, F = 1.82, gl =1,8, P = 0.226). Estos resultados sugieren que la sombra proporcionada por *S. tenacissima* puede atenuar la fotoinhibición diaria causada por la elevada radiación (Long et al. 1994), aunque es destacable el hecho de que, en las medidas de 2001, dicho proceso se produjo también en el microambiente esparto. La ausencia de diferencias entre microambientes esparto y claro en la F_v:F_m al alba al final de la primavera de 1999 y 2000 sugiere que la disminución diurna de es totalmente reversible durante la noche incluso durante la época de mayor estrés hídrico. Este fenómeno ha sido descrito para ejemplares adultos de *Q. coccifera* (Werner et al. 1999) y de otras especies esclerófilas mediterráneas como *Arbutus unedo* (Werner et al. 1999) y *Q. ilex* (Méthy 1999).

Diversos autores han sugerido que el valor de $F_v:F_m$ se acerca a 0.83 en plantas no estresadas (Björkman & Demmig 1987). Los valores obtenidos durante 1999 y 2000 oscilaron entre 0.45 y 0.68, indicando que los plantones estuvieron sometidos a estrés, incluso cuando los potenciales hídricos se habían recuperado después de las lluvias otoñales. Especies inicialmente más sensibles al estrés hídrico que las utilizadas en este estudio, como *Q. ilex y Quercus pubescens* Willd, muestran valores de $F_v:F_m$ al alba que no caen por debajo de 0.7 hasta que el potencial hídrico es inferior a –4.0 MPa (Damesin & Rambal 1995, Méthy 1999). Además, en otras especies del mismo género, como *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., se ha observado que la $F_v:F_m$ se mantiene hasta que el agua fue casi expulsada de la hoja (Epron & Dreyer 1992). Sólo *Q. coccifera* alcanzó potenciales hídricos al alba inferiores a –4.0 MPa en junio de 1999 y, de hecho, presentó los valores de $F_v:F_m$ más bajos (0.45 de media). Estos valores son considerablemente inferiores a los medidos por Werner et al. (1999) en individuos adultos de la misma especie (0.80 ± 0.02 [DE] en verano). En noviembre, con potenciales hídricos superiores a –2.0 MPa y valores de radiación no tan intensos como en junio, la $F_v:F_m$ al alba fue todavía baja. Éstos podrían deberse a las bajas temperaturas (Mohammed et al. 1995), aunque no es frecuente observar descensos en la $F_v:F_m$ en especies esclerófilas mediterráneas a temperaturas superiores a los 0 ºC (Méthy et al. 1997, Méthy 1999).

Todas las especies mantuvieron una mayor biomasa foliar en el microambiente esparto que en el claro. *Pistacia lentiscus* mostró una reducción gradual de la biomasa foliar después de la plantación, especialmente en el segundo. La senescencia foliar puede ser una adaptación a la sequía (Van den Driessche 1991, Fresnillo et al. 1995) y ha sido previamente descrita en ejemplares adultos y plantones de *Q. coccifera* (Ksontini et al. 1998, Fonseca 1999, Werner et al. 1999). Durante el primer año en el campo, Fonseca (1999) no encontró cambios significativos en la biomasa foliar de plantones de *Pistacia lentiscus* introducidos en zonas degradadas cercanas a la zona de estudio. El contraste de los resultados del presente trabajo es probable que sea consecuencia de un excesivo tamaño de la parte aérea. Fonseca (1999) observó un cociente R:S en vivero de 0.6, mientras que, en el presente estudio, éste fue de 0.19 e incrementó gradualmente tras la plantación. La biomasa de los plantones de *M. arborea* aumentó durante la primera primavera en el campo. Observaciones visuales indicaron que sufrieron una defoliación casi completa en agosto. No obstante, la similitud de los valores de biomasa foliar encontrados en junio y noviembre sugiere que esta especie recuperó la biomasa perdida durante el periodo estival, lo que pone de manifiesto una notable capacidad para soportar el estrés estival. En un experimento en invernadero, Noitsakis et al. (1991) encontraron que los plantones de *M. arborea* estuvieron activos durante el verano, pero su

biomasa foliar disminuyó considerablemente incluso después de someter a los plantones a irrigación. Para todas las especies se encontró una tendencia general a incrementar el cociente R:S con el tiempo, fenómeno que puede relacionarse con la sequía (Romero et al. 1986, Vallejo et al. en prensa).

Los valores de $\delta^{13}C$ observados coinciden con el rango descrito para plantas C_3 (-20/-35 ‰, Ehleringer & Osmond 1991) y son similares a los observados en plantones de *Q. ilex* en repoblaciones efectuadas en Ayora (Valencia, Valdecantos 2001) y algo más negativos que los obtenidos por el mismo autor en plantones de *P. halepensis* y que los de ejemplares adultos de especies leñosas mediterráneas como *P. halepensis*, *Juniperus thurifera*, *Rosmarinus officinalis*, *Q. ilex* y *Q. pubescens* (-22/-27 ‰, Damesin et al. 1998, Peñuelas et al. 1999).

No se detectaron diferencias significativas entre microambientes en el $\delta^{13}C$, aunque sí una acusada variabilidad interespecífica en la evolución de esta variable al pasar del vivero al campo. Así, mientras que en *M. arborea* y *Q. coccifera* se observó un aumento significativo del $\delta^{13}C$, en *Pistacia lentiscus* no se apreciaron cambios significativos. Estos resultados pueden deberse a las distintas características fisiológicas de estas especies. *Pistacia lentiscus* presenta una estrategia evitadora del estrés por derroche de agua (Levitt 1980), basada en el mantenimiento de conductancias estomáticas elevadas y un eficiente sistema de transporte de agua a través de la planta (Vilagrosa 2002). La ausencia de variación en el $\delta^{13}C$ indicaría que esta especie ha mantenido unas tasas de transpiración elevadas durante los primeros meses tras la plantación. Por el contrario, *Q. coccifera* posee una estrategia basada en el ahorro de agua, ya que mantiene bajas conductancias estomáticas que le permiten gastar poca agua y disponer de ella en momentos de déficit hídrico (Vilagrosa 2002). El aumento en el $\delta^{13}C$ en esta especie indicaría un aumento de la eficiencia en el uso del agua al pasar del vivero al campo, probablemente como consecuencia de un mayor control estomático (Ehleringer & Osmond 1991). *Medicago arborea* muestra una respuesta similar y es, además, capaz de mantener los estomas abiertos durante los momentos de estrés hídrico gracias a la acumulación de solutos (Noitsakis et al. 1991), sugiriendo una estrategia tolerante a la sequía, al menos antes de la defoliación.

En conjunto, los datos de $\delta^{13}C$ obtenidos sugieren que *M. arborea* y *Q. coccifera* fueron más eficientes en el uso del agua que *Pistacia lentiscus*, aunque, debido a que el déficit de presión de vapor de agua desde la cámara subestomática al aire puede cambiar entre especies (Lajtha & Marshall 1994), hay que considerar esta afirmación con ciertas

precauciones. *Medicago arborea* mostró una relación negativa entre el $\delta^{13}C$ y el potencial hídrico análoga a la observada en *Q. ilex* y *Q. pubescens* en el sur de Francia (Damesin et al. 1998). Es interesante apuntar las diferencias entre microambientes en la evolución del $\delta^{13}C$ en esta especie, que sugieren que las plantas en el microambiente esparto utilizaron el agua de manera más eficiente que las introducidas en el microambiente claro.

Los valores medios de $\delta^{15}N$ observados fueron mayores que los obtenidos por Valdecantos (2001) para plantones de *Q. ilex* y *P. halepensis* en repoblaciones en Ayora y por Peñuelas et al. (1999, 2000) en ejemplares adultos de *Q. ilex*, *Phillyrea latifolia*, *P. halepensis*, *J. thurifera* y *R. officinalis*. No se observó un efecto significativo del microambiente en el $\delta^{15}N$, aunque las especies presentaron notables diferencias entre sí. Las causas de estas disimilitudes no son fácilmente deducibles, y podrían deberse a diferencias en procesos como la profundidad y los patrones fenológicos de asimilación del nitrógeno (N), la proporción de amonio-nitrato y de ^{15}N en las zonas de suelo exploradas, la fijación de N_2 atmosférico y la actividad de las micorrizas (Aber et al. 1989, Lajtha & Milchener 1994). Los valores de $\delta^{15}N$ y las concentraciones foliares de N encontrados en *M. arborea* sugieren que esta especie puede haber comenzado a fijar N_2 atmosférico durante los primeros meses tras su implantación en el campo. Mediciones realizadas con el método de la Actividad Reductora de Acetileno en Ballestera a los 18 meses de la plantación revelaron que *M. arborea* estaba fijando N_2 atmosférico (Mayte Huesca, comunicación personal). No obstante, dado que no se dispone de esta información para los plantones utilizados en este estudio, los datos obtenidos no permiten obtener una evidencia directa de este proceso.

En general se observó una reducción en los valores del $\delta^{15}N$ al pasar del vivero al campo, especialmente acusada en *M. arborea*. El suelo acostumbra a estar relativamente enriquecido en ^{15}N (Nadelhoffer & Fry 1994). Sin embargo, debido a que procesos como la mineralización y la nitrificación discriminan, cabe la posibilidad de que el ^{15}N del N disponible para las plantas sea relativamente empobrecido, especialmente si éstas se nutren de nitratos (Shearer & Khol 1986). Las micorrizas también pueden empobrecer el contenido en ^{15}N del N que llega a las plantas (Handley et al. 1999). Estos procesos podrían explicar la evolución sufrida por los plantones. La reducción significativa observada para *Pistacia lentiscus* en el microambiente esparto respecto al vivero podría indicar un mayor uso de este nutriente (Peñuelas et al. 2000) respecto al microambiente claro, donde no se evidenció dicha disminución.

3.4.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Stipa tenacissima* y las especies introducidas

La experiencia de invernadero realizada durante el primer trimestre de 2002 indicó la presencia de un cierto efecto positivo de la fertilidad edáfica en el crecimiento en altura de los plantones de *Pistacia lentiscus*, sugiriendo que esta variable puede jugar cierto papel en la facilitación observada. Los resultados obtenidos no coinciden plenamente con distintos estudios realizados en zonas semiáridas, que señalan a las diferencias en fertilidad como uno de los principales mecanismos de facilitación en estos ambientes (Callaway et al. 1991, Moro et al. 1997a, Walker et al. 2001). No obstante, es interesante apuntar que la respuesta positiva a esta variable se encontró únicamente en Aguas y que la experiencia se realizó en un ambiente controlado que permitió un desarrollo óptimo de los plantones. Así pues, es probable que, en condiciones de campo, la fertilidad edáfica juegue un papel aún menor en la interacción estudiada frente a otras modificaciones ambientales promovidas por *S. tenacissima*. Dado que no se manipuló en el campo, no se pudo cuantificar la importancia relativa de la fertilidad edáfica frente al resto de factores que intervienen en la interacción bajo estudio. Sin embargo, de la manipulación y comparación de dichos factores se pudo inferir cierta participación de la variación de las propiedades del suelo en el mecanismo de facilitación. Diversos indicios indirectos puestos de manifiesto en la caracterización de los microambientes y en el capítulo anterior (apartado 2.3.1, páginas 94-95) indican un papel más relevante para las modificaciones en las propiedades físicas que para las modificaciones en fertilidad. No obstante, serán necesarios nuevos ensayos manipulativos para dilucidar este último aspecto.

La eliminación de la competencia por parte de *S. tenacissima* aumentó significativamente el contenido de humedad en el microambiente ECM, poniendo de manifiesto el consumo de agua que realiza esta especie. Este incremento en la humedad, manteniendo a su vez el resto de condiciones propias del microambiente esparto, tuvo notables consecuencias para el establecimiento de los plantones, ya que presentaron una mayor supervivencia respecto al microambiente ECO en Aguas y Ballestera, así como una mayor F_v:F_m durante la primavera y el verano en la primera. El análisis de los efectos relativos indicó que la competencia aumentó conforme lo hizo la sequía durante la época estival. Estos resultados están de acuerdo con los postulados de Tilman (1988, 1994) y otros autores (Reynolds 1999), que, contrariamente a las hipótesis planteadas por Grime (1977), predicen un aumento de la competencia subterránea conforme empeoran las condiciones

ambientales. A pesar de que se ha reconocido la importancia de la competencia en las zonas semiáridas (Casper & Jackson 1997), pocos estudios dentro del ámbito mediterráneo la han evaluado (Pugnaire et al. 2001). Los resultados presentados en este capítulo suponen una primera evidencia experimental de la dinámica espacio-temporal de esta interacción.

La supresión del aporte de agua por escorrentía superficial tuvo escasos efectos sobre el desarrollo de los plantones (supervivencia, potencial hídrico y F_v:F_m) en el microambiente esparto. El análisis de su efecto relativo reveló que su magnitud era considerablemente menor que la del sombreo y la competencia. Estas observaciones contrastan con estudios que subrayan la importancia de estos aportes para el mantenimiento de la vegetación en zonas semiáridas en general (Bromley et al. 1997, Aguiar & Sala 1999, Galle et al. 1999) y en los espartales en particular (Puigdefábregas & Sánchez 1996). A pesar del importante papel que se le atribuye, existen pocos experimentos manipulativos al respecto. Puigdefábregas & Sánchez (1996) observaron que la exclusión del agua procedente de la escorrentía disminuyó de manera significativa el crecimiento de *S. tenacissima* en Almería. Por el contrario, Seghieri & Galle (1999) no encontraron un efecto significativo de dicha supresión en la fenología y fisiología del arbusto *Combretum micranthum* G. Don, así como en la dinámica de la humedad a profundidades de 0-10 cm, en una zona de vegetación bandeada situada en el sudoeste de Nigeria. Estos últimos autores argumentan que las elevadas tasas de infiltración existentes en la base de los arbustos, comparadas con las de las zonas desnudas, podrían haber sido suficientes para mantener su estado hídrico. En este sentido, Hillerislambers et al. (2001) aluden a las diferencias en la infiltración como un elemento básico a la hora de explicar la formación y dinámica de la vegetación en zonas semiáridas. Tal como se ha discutido anteriormente, cambios en el microclima y la infiltración asociados al desarrollo de *S. tenacissima* pueden ser más importantes que los aportes de agua procedentes de la escorrentía superficial a la hora de explicar la dinámica de la humedad y, por consiguiente, la respuesta de los plantones introducidos.

La eliminación de la sombra en el microambiente ESO produjo un notable aumento de la radiación, que alcanzó los mismos valores que en el BCO. Estas diferencias microclimáticas provocaron una importante disminución de la supervivencia respecto al microambiente ECO en Aguas y Ballestera, y de la F_v:F_m en la primera. Los potenciales hídricos observados al final de la primavera, si bien no fueron significativamente distintos, reflejaron las diferencias en humedad entre los microambientes ECO y ESO. Estos resultados coinciden con numerosos estudios realizados en zonas semiáridas que ponen de manifiesto la relevancia del sombreo como mecanismo facilitativo (e. g. Nobel 1984, Franco & Nobel

1989, Franco-Pizaña et al. 1996, Fullbright et al. 1995, Gass & Barnes 1998, Weltzin & MacPherson 1999).

La exclusión de la escorrentía apenas tuvo efecto en la humedad edáfica en el microambiente claro. Este comportamiento fue esperado, ya que se presupone que las zonas desnudas actúan como generadoras de escorrentía y sedimentos, y no como receptoras de los mismos (Puigdefábregas & Sánchez 1996). No obstante, cierta mejora de la supervivencia y el estado fisiológico de los plantones observada en el microambiente BCH respecto al BCO fue inesperada. Esta respuesta puede deberse a efectos imprevistos (y no identificados) de la colocación de las chapas, ya que no se apreciaron diferencias en las características superficiales y en la forma de los hoyos de plantación entre ambos microambientes. Es posible que las chapas puedan ejercer de barrera frente al viento, evitando así su efecto desecador sobre los plantones (Domingo et al. 1996), aunque esta afirmación debería contrastarse experimentalmente.

El meta-análisis de los datos de F_v:F_m y el análisis de los efectos relativos sobre la supervivencia han proporcionado información de gran utilidad a la hora de discernir entre la importancia de los distintos mecanismos que intervienen en la facilitación observada. En conjunto, los resultados obtenidos indican que la modificación del microclima promovida por *S. tenacissima* es el principal factor implicado en la facilitación observada, ya que la magnitud de su efecto es considerablemente mayor que el de la escorrentía, compensando a su vez por sí mismo el efecto negativo causado por la competencia en buena parte de los muestreos efectuados. No obstante, es interesante apuntar cómo, hacia finales del verano, la magnitud del efecto promovido por la competencia en la supervivencia fue superior a la suma de los efectos positivos promovidos por el sombreo y la exclusión de escorrentía, manteniéndose pese a ello un claro efecto neto facilitativo. Ello sugiere que existen otros factores no considerados en el experimento manipulativo realizado, como las ya mencionadas diferencias en fertilidad y estructura edáficas, que pueden estar jugando cierto papel en la interacción estudiada aunque, tal como se ha discutido al comienzo de este apartado, se espera que su importancia relativa en condiciones de campo sea menor que la de las modificaciones microclimáticas. Los resultados presentados están de acuerdo con los obtenidos por Gómez et al. (2001), quienes sugieren que la mejora de las condiciones microclimáticas tiene un papel más relevante que la de las condiciones edáficas en la facilitación de especies arbóreas por parte de arbustos en zonas montañosas de Sierra Nevada (Granada).

3.4.4. Evolución espacio-temporal de los efectos netos, positivos y negativos

Tal como se acaba de discutir, la interacción objeto de estudio es el resultado de la combinación de efectos positivos y negativos de distinta magnitud que actúan simultáneamente. Las observaciones recogidas en la presente memoria están de acuerdo con un gran número de estudios realizados en los últimos años que señalan la importancia de la presencia conjunta de las interacciones positivas y negativas en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (e. g. Callaway & Walker 1997, Holmgren et al. 1997, Holzapfel & Mahall 1999).

Si bien el resultado neto de la interacción analizada fue siempre facilitativo, la magnitud de los distintos efectos positivos y negativos fluctuó con la variabilidad espacio-temporal de las condiciones ambientales conforme a lo establecido por el modelo de Bertness & Callaway (1994). La facilitación y la magnitud de los efectos positivos implicados en la misma fue siempre mayor en la parcela con condiciones más desfavorables para el desarrollo de la vegetación (Ballestera), aumentando en ambas parcelas conforme hacía lo propio el estrés ambiental durante el verano.

A pesar de su trascendencia para la dinámica de las comunidades vegetales, el conocimiento de la importancia relativa de las interacciones positivas y negativas en condiciones ambientales cambiantes en el espacio y tiempo es todavía escaso (Holzapfel & Mahall 1999, Tielbörger & Kadmon 2000a, Pugnaire & Luque 2001). Desde el punto de vista temporal, diversas experiencias sugieren que la competencia es más importante en años fríos y húmedos, mientras que en aquellos cálidos y secos predominaría la facilitación (De Jong & Klinkhamer 1988, McClaran & Bartolome 1989, Belsky 1994, Pugnaire & Lázaro 2000), aunque también se ha observado lo contrario (Tielbörger & Kadmon 2000a). Cambios de facilitación a competencia o viceversa con el tiempo han sido asociados con modificaciones en la fase del ciclo vital o el estado fisiológico de las especies implicadas (Callaway et al. 1991, Haase et al. 1996, Pugnaire et al. 1996a, Guo et al. 1998), incluso dentro de un mismo año (Holzapfel & Mahall 1999). Desde el punto de vista espacial, algunos estudios recientes apoyan la idea de un incremento de la facilitación siguiendo un gradiente de estrés ambiental (Greenle & Callaway 1996, Pugnaire & Luque 2001, Gómez et al. 2001).

El presente trabajo ha evaluado de manera simultánea la importancia relativa de las interacciones positivas y negativas y los mecanismos implicados en las mismas siguiendo un gradiente espacio-temporal de estrés ambiental en zonas semiáridas. Si bien el seguimiento durante un año no proporciona información sobre los efectos de la variabilidad interanual en

la precipitación, las condiciones en las que se realizaron las distintas experiencias son representativas de la zona de estudio. Los resultados obtenidos resultan de gran utilidad a la hora de entender la dinámica de la interacción entre *S. tenacissima* y las especies arbustivas en zonas semiáridas, y pueden ser utilizados para mejorar las actividades de restauración de estos ambientes, tal como se discutirá más adelante.

3.4.5. Efecto del microambiente de plantación y la micorrización en vivero

La micorrización en vivero es una técnica incorporada recientemente a la restauración de zonas semiáridas degradadas (Pigott 1982, Roldán & Albaladejo 1994, Garbaye 2000). No obstante, en el presente estudio no mejoró la supervivencia de los plantones de *Q. coccifera*, contrastando con estudios previos que mostraron un efecto positivo de este tratamiento sobre la respuesta de los plantones (Herrera et al. 1993, Roldán & Albaladejo 1994, Díaz & Honrubia 1995, Roldán et al. 1996a). Una posible explicación para este resultado es que las micorrizas presentes en las parcelas experimentales, bien adaptadas a las características del sistema suelo-planta de estos ambientes, colonizaron pronto a los plantones introducidos, enmascarando los potenciales beneficios de la micorrización en vivero. Diversos estudios han mostrado que, en zonas semiáridas, el potencial de colonización de las micorrizas edáficas puede ser suficiente para garantizar la micorrización natural de los plantones incluso en zonas muy degradadas (Perry et al. 1987, Díaz & Honrubia 1995, Requena et al. 1996). No obstante, todas las especies de plantas vasculares presentes de manera natural en la zona de estudio utilizan como simbiontes hongos endomicorrícicos (Requena et al. 1996), y probablemente ninguno o muy pocos propágulos de hongos ectomicorrícicos puedan persistir en la zona. *Quercus coccifera* está considerada como una especie ectomicorrícica (Rothwell et al. 1983, Watson et al. 1990, Dickie et al. 2001), no habiéndose observado previamente la infección por hongos endomicorrícicos en esta especie. Otra causa que puede explicar la respuesta de los plantones observada es que la cepa utilizada para micorrizar los plantones en el vivero, que procedía de un área de condiciones menos estresantes que las existentes en la zona de estudio, no sobreviviera a la sequía estival. El empleo de esta herramienta podría mejorarse utilizando el potencial natural de micorrización de las zonas a restaurar y seleccionando y cultivando aquellas cepas más adecuadas para cada especie.

3.4.6. Implicaciones de la facilitación para la restauración en zonas semiáridas

La introducción de especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados presenta diversas limitaciones relacionadas con la escasez de recursos edáficos y la heterogeneidad en su distribución, así como con unas condiciones microclimáticas fuertemente limitantes para el desarrollo de la vegetación, especialmente durante las primeras etapas de desarrollo de las plántulas (Whisenant 1995a, 1999). Estas restricciones, unidas a los problemas derivados de la utilización de técnicas de plantación tradicionales en estos ambientes, ponen de manifiesto la necesidad de desarrollar técnicas de restauración adecuadas a sus características ecológicas (Vallejo et al. 2000a).

Tanto los modelos teóricos como numerosas observaciones de campo señalan la importancia y generalidad del fenómeno de la facilitación dentro de la dinámica de las comunidades vegetales sobre una gran variedad de ecosistemas, especialmente en aquellos sometidos a fuertes condiciones de estrés. La utilización de esta interacción permite aprovechar procesos ecológicos naturales para mejorar la implantación de especies en ambientes difíciles (Cargill & Chapin 1987, Whisenant 1995a, 1999, Pickett et al. 2001). Sin embargo, ha sido largamente olvidada en los programas de restauración de zonas semiáridas degradadas. Los resultados obtenidos en la presente tesis indican que la facilitación mejora la implantación de especies arbustivas en espartales, por lo que aprovecharse para favorecer su introducción en zonas semiáridas donde su colonización natural es extremadamente difícil en la actualidad.

A pesar de lo prometedor de los resultados obtenidos, es importante destacar las bajas tasas de supervivencia encontradas para *Q. coccifera* y *Pistacia lentiscus* en las plantaciones de 1998 y 1999, donde no se realizó ningún riego. En zonas áridas y semiáridas, la supervivencia de los plantones está condicionada principalmente por la disponibilidad de agua (Fowler 1986, Lonsdale & Abrecht 1988, Reichengerger & Pyke 1990, Harrington 1991, Brown & Archer 1999), habiéndose descrito elevadas mortalidades en plantaciones de especies arbustivas y arbóreas cuando el primer año después de la plantación ha sido especialmente seco. Oliet et al. (1997) encontraron supervivencias de plantones de *P. halepensis* inferiores al 50 % en Almería (precipitación de 122 mm durante el año de plantación). Herrera et al. (1993) obtuvieron supervivencias nulas a los pocos años de la plantación en diferentes especies de leguminosas introducidas en la misma provincia. Baeza et al. (1991) midieron mortalidades superiores al 90 % en *P. halepensis*, *T. articulata* y *Ceratonia siliqua* en zonas semiáridas de la provincia de Alicante. En el desierto de Mojave

(California) la supervivencia media de plantones de *Prosopis glandulosa* Torrey a los 12 meses de la plantación fue cercana al 40 % (Grantz et al. 1998). En el desierto de Chihuahua (Nuevo México), la supervivencia de plantones de *Larrea tridentata* (DC) Coville protegidos contra la herbivoría, un año después de la plantación osciló entre el 0 y el 90 %, dependiendo sobre todo de las características de la zona (Whitford et al. 2001). En Texas, la supervivencia de *Leucaena retusa* Penth. in Gray dos años después de la plantación fue del 45 % (Whisenat et al. 1995).

Así pues, es posible que las mejoras microclimáticas y edáficas introducidas por la vegetación no sean suficientes para garantizar la implantación de determinadas especies cuando las condiciones climáticas del primer año tras la plantación sean desfavorables. Las plantaciones de 1998 y 1999 experimentaron una precipitación sensiblemente inferior a la media, especialmente durante el primer semestre tras la plantación. Estas situaciones pueden explicar las elevadas tasas de mortalidad encontradas, aunque es destacable el hecho de que no son excepcionales en la zona de estudio (Pérez Cueva 1990). En la Comunidad Valenciana, la probabilidad de que ocurra un periodo de 30 o más días sin precipitaciones significativas (iguales o mayores a 5 mm) durante la época de plantación (otoño-invierno) es del 60 %, y la probabilidad de que tenga lugar un periodo sin lluvia de más de 2 meses durante la primavera y el verano es del 50 % (Vallejo et al. 2000b).

La necesidad de un riego inicial ha sido considerada repetidamente (e. g. Allen 1995, Rey Benayas 1998) y puede ser especialmente importante en zonas semiáridas, donde la variabilidad climática que las caracteriza no siempre permite realizar la plantación con condiciones adecuadas de humedad del suelo (tempero). Esta variabilidad hace que el establecimiento de la vegetación natural se produzca de manera irregular, a pulsos (Busso 1997, Holmgren & Scheffer 2000, Reynolds et al. 2000), por lo que la plantación debería realizarse esperando años especialmente lluviosos, con los problemas logísticos que representa, o simulando el régimen de precipitaciones con oportunos riegos, con los gastos adicionales que supone (Allen 1995). En este sentido, es interesante destacar las diferencias en la supervivencia inicial de los plantones de *Pistacia lentiscus* entre las plantaciones de 1998, 1999 y 2001. Si bien las características biométricas de los plantones introducidos presentó notables diferencias entre estas plantaciones, la mortalidad post-plantación durante los primeros meses se redujo de manera drástica en el año 2001, en el que se realizó un riego. Debe tenerse en cuenta, no obstante, el considerable coste económico y dificultad logística que supone una irrigación a gran escala, por lo que sería recomendable realizar un análisis

"coste/beneficio" para poder evaluar con más criterios la idoneidad de este tipo de actuaciones.

En las experiencias realizadas no se evaluó el efecto de la herbivoría en el establecimiento de los plantones, pero es interesante apuntar la depredación diferencial entre microambientes sufrida por *M. arborea* en Campello durante el verano de 1999. Ésta fue la única especie que sufrió depredación por conejos, debido probablemente a su elevada palatabilidad (Noitsakis et al. 1991). Las diferencias observadas sugieren que *S. tenacissima* puede proporcionar protección contra los herbívoros, un mecanismo común de facilitación (Callaway 1995, Callaway et al. 2000, García et al. 2000, Castro 2000). No obstante, la elevada densidad de conejos presente en Campello frente al resto de parcelas experimentales, como lo sugieren las observaciones visuales de individuos y restos fecales, puede haber sobre-estimado el efecto de la depredación. Como no se llevaron a cabo experimentos de exclusión de depredadores, la importancia de *S. tenacissima* en la reducción de la depredación todavía es incierta. No obstante, este factor debería ser explorado en el futuro con el fin de elegir adecuadamente la especies a introducir en áreas con importantes poblaciones de herbívoros.

La eliminación de la competencia por parte de *S. tenacissima* puede ser utilizada para mejorar la implantación de las especies arbustivas, aunque, tal como sugieren los resultados obtenidos en Ballestera, puede no ser suficiente para garantizar tasas de establecimiento de los plantones elevadas cuando las condiciones ambientales son extremas. Si bien su aplicación puede verse sustancialmente limitada por su coste económico y ambiental, por las consecuencias no deseadas de la eliminación de la vegetación sobre la dinámica de los flujos de agua y nutrientes y las interacciones con otros organismos, podría realizarse de manera local en aquellos espartales donde la introducción de especies arbustivas fuese de gran interés.

3.5. Conclusiones

1. Las macollas de *S. tenacissima* son capaces de modificar las condiciones edáficas y microclimáticas en los espartales estudiados, originando la formación de "islas de recursos" en sus inmediaciones.
2. *Stipa tenacissima* facilita la instalación de plantones de especies arbustivas mediterráneas, las cuales mejoran su supervivencia y estado fisiológico cuando son introducidas en las proximidades de las macollas.
3. La mejora en las condiciones microclimáticas promovida por el sombreo es el principal mecanismo implicado en la facilitación entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos, siendo su importancia superior a la de la fertilidad edáfica y a la de los aportes de agua procedentes de la escorrentía superficial.
4. La magnitud del efecto facilitador aumenta conforme lo hacen las condiciones de estrés dentro del gradiente espacio-temporal analizado, tal como indican los postulados de Bertness & Callaway (1994).
5. La facilitación observada resulta de la suma de interacciones negativas (competencia por el agua) y positivas (modificación de las propiedades del suelo, disminución de la radiación incidente y captación de agua procedente de escorrentía) de distinta magnitud que actúan de manera simultánea.
6. La importancia relativa de las interacciones positivas y negativas entre *S. tenacissima* y los arbustos introducidos muestra diferencias asociadas al grado de estrés ambiental. La del sombreo y la de la competencia por el agua aumenta conforme hacen lo propio las condiciones de estrés hidríco dentro del gradiente espacio-temporal analizado.
7. La micorrización en vivero no tiene efecto sobre la instalación de plantones de *Q. coccifera* en las condiciones y microambientes evaluados.
8. La facilitación observada y, particularmente, los mecanismos que la regulan, pueden ser aprovechados para mejorar las actividades de restauración en los espartales semiáridos degradados, aunque la facilitación *per se* no es capaz de asegurar porcentajes de establecimiento satisfactorios para todas las especies cuando las condiciones ambientales son especialmente adversas.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Capítulo 4

Estudio de las interacciones entre *Pinus halepensis* y especies arbustivas y arbóreas en ambientes mediterráneos semiáridos. Evaluación de su potencial para mejorar los pinares degradados procedentes de repoblación

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

4.1. Introducción

4.1.1. Repoblaciones forestales y resiliencia

Las repoblaciones forestales constituyen hoy en día uno de los principales usos del suelo en todo el mundo (Boyle 1999), ocupando una superficie cercana a los 100 millones de hectáreas (FAO 1994). En las próximas décadas está previsto que su extensión aumente significativamente con el fin de satisfacer las necesidades de madera de la sociedad (Sedjo 1999), así como para controlar las emisiones de CO_2 a la atmósfera (Batjes 1998, Fang et al. 2001, Ministerio de Medio Ambiente 2002a). Entre otras funciones, las repoblaciones forestales juegan un papel muy importante en la formación de ambientes nemorales y la conservación de la biodiversidad, la protección del suelo y la regulación de flujos hídricos (Boyle 1999). Sin embargo, en ocasiones estas repoblaciones se basan en plantaciones monoespecíficas realizadas a expensas de la vegetación natural (Oliver & Larson 1996), lo que provoca la aparición de numerosos problemas ecológicos y de gestión. A modo de ejemplo, las repoblaciones forestales pueden actuar como vectores de propagación del fuego (Moreno 1999) y de especies invasoras (Richardson 1998), provocando también una pérdida de carbono y nutrientes en el suelo (Bashkin & Binkley 1998, Scott et al. 1999, Chapela et al. 2001), así como su acidificación (Scholes & Nowicki 1998). Estas formaciones suelen tener menos resiliencia (*sensu* Holling 1973) frente a las perturbaciones (Schowalter 1989, Perry 1994, Armstrong & Van Hensbergen 1996, Gadgil & Bain 1999), así como una menor biodiversidad (Desender & Bosmans 1998, Humphrey & Patterson 2000, Romero & Avila 2000, Kinving & Samways 2000), que la vegetación natural a la que reemplazan. Ante las condiciones de cambio climático previstas para las próximas décadas, la frecuencia de perturbaciones como el fuego y las plagas podría incrementarse de manera notable (Williams & Liebhold 1995, Ayres & Lombardero 2000, Flannigan et al. 2000, Dale et al. 2000), aumentando aún más la vulnerabilidad de las repoblaciones forestales.

La problemática descrita pone de manifiesto la necesidad de desarrollar medidas de gestión encaminadas a incrementar la resiliencia de las repoblaciones forestales. Esta idea se atiende de forma creciente en los últimos años (Attiwill 1994, Larsen 1995, Niemela 1999) y no se ciñe únicamente a estos ambientes, ya que el estudio de la resiliencia de los ecosistemas frente a las perturbaciones es una cuestión que está recibido especial atención en la actualidad (e. g. Tilman 1999, Walker et al. 1999, Morin 1999, Holling 2001). Se ha sugerido que

algunos atributos funcionales de las comunidades, como la producción y la estabilidad frente a las perturbaciones, mejoran con el aumento de la riqueza de especies (Tilman & Downing 1994, Tilman 1996), por lo que comúnmente se recomiendan medidas de gestión encaminadas a incrementar la riqueza específica de las repoblaciones. En este sentido se ha propuesto la conversión de masas monoespecíficas a formaciones mixtas con especies autóctonas adaptadas a las condiciones particulares de cada sitio (Larsen 1995, Bastien et al. 2000, Hüttl et al. 2000).

La diversificación del número de especies presente en las repoblaciones forestales ha sido identificada por el reciente Plan Forestal Español, que se encuentra en fase de discusión en la actualidad, como una de las acciones a impulsar dentro de las actuaciones en materia de restauración hidrológico forestal, control de la erosión y lucha contra la desertificación (Ministerio de Medio Ambiente 2002a). Así, en el anexo del documento de debate de dicho plan (página 94) se establece que los tratamientos de conservación y mejora de la cubierta vegetal con el fin de potenciar su papel protector "están encaminados a la conservación, mejora y regeneración de aquellas cubiertas vegetales en las que se considere que su papel protector o de vehículo para la restauración de los ecosistemas naturales debe primar sobre su papel productor. Se busca conseguir masas estables pluriespecíficas y pluriestratificadas, sanas, capaces de autoregenerarse y menos vulnerables a los daños" (Ministerio de Medio Ambiente 2002b).

4.1.2. Repoblaciones de *Pinus halepensis*: importancia y problemática en las zonas semiáridas peninsulares

Una de las especies arbóreas más importantes en la cuenca mediterránea es el pino carrasco (*Pinus halepensis*). Esta especie es el árbol más abundante en su parte occidental, donde ocupa unos 3.5 millones de hectáreas y domina las formaciones forestales arbóreas en zonas secas y semiáridas (Quézel & Barbéro 1992). En España, *P. halepensis* ocupa 1.5 millones de hectáreas, el 10 % de su superficie forestal arbolada (Ministerio de Medio Ambiente 1999, 2002a). Con una extensión cercana a las 283000 ha, *P. halepensis* es la especie arbórea más abundante en la Comunidad Valenciana, donde constituye además el 57 % de la superficie forestal arbolada (Ara 2001). En Alicante su importancia se incrementa de manera notable, ya que los pinares de *P. halepensis* forman el 80 % de la superficie forestal arbolada dentro de esta provincia (Varios Autores 1995a).

Pinus halepensis ha sido ampliamente utilizado en las repoblaciones forestales efectuadas durante este último siglo debido a su carácter pionero, a su resistencia a la sequía, a su fácil manejo en vivero y a sus escasos requerimientos edáficos y nutricionales (Gordi & Gil 1990, Gil & Aránzazu 1993). Si se considera la superficie repoblada por esta especie en España, durante el periodo 1940-1987 la cifra asciende a 533415 hectáreas, un 17 % del total de la superficie repoblada en estos años (Gil & Aránzazu 1993). Esta utilización masiva ha llevado a que el 43 % de las formaciones forestales dominadas por *P. halepensis* que existen en la Península Ibérica procedan de repoblaciones (Vélez 1986).

Si bien la ejecución de estas plantaciones estaba fuertemente condicionada en la mayor parte de los casos por criterios políticos y económicos, como la generación de empleo en zonas rurales deprimidas tras el colapso económico provocado por la guerra civil española y el incremento de la producción de madera y otros productos forestales (Castroviejo et al. 1985, Groome 1989, Ortuño 1990), uno de los principales argumentos esgrimidos por los responsables y técnicos de las distintas administraciones forestales para el empleo de *P. halepensis* en zonas degradadas era su papel en la sucesión vegetal (Ortuño 1990, García Abril et al. 1990). Esta noción sucesional, fuertemente influida por los trabajos del célebre ingeniero de montes Luis Ceballos (Ceballos 1938, 1945, 1959), presuponía que la introducción de esta especie facilitaría la llegada de otras más cercanas a la vegetación potencial conforme su desarrollo mejorara las condiciones microclimáticas y edáficas de la zona (Montero & Alcanda 1993).

Es interesante apuntar que esta percepción se encuentra aún fuertemente arraigada en algunos sectores de la administración forestal. Así, el mencionado Plan Forestal Español se refiere a la restauración con fines protectores o hidrológico-forestal en los siguientes términos (Ministerio de Medio Ambiente 2002a, página 61): "Desde la óptica de la protección, la restauración de la cubierta persigue mejorar la situación actual de degradación, restableciendo las funciones de protección del suelo y regulación hídrica de la vegetación. La dinámica natural de la vegetación hacia agrupaciones superiores se ve, en determinadas circunstancias, limitada e incluso impedida. Condiciones de intensa aridez, fuertes pendientes, litología desfavorable, suelos muy degradados, actúan de forma individual o en combinación para frenar el proceso de sucesión natural. La implantación de una cubierta vegetal de superior categoría protectora pretende acelerar el proceso de evolución natural, en aquellos casos en que las condiciones del medio se muestran adversas, para que la progresión se produzca en un periodo razonable".

Buena parte de las repoblaciones realizadas en zonas semiáridas han reemplazado matorrales esclerófilos, dominados por especies como el lentisco (*Pistacia lentiscus*[14]), el espino negro (*Rhamnus lycioides*) y la coscoja (*Quercus coccifera*), por plantaciones regulares monoespecíficas de *P. halepensis* (Castroviejo et al. 1985, Chaparro & Esteve 1996). En estas condiciones climáticas, muchas de estas plantaciones han derivado en masas de crecimiento muy lento que no han promovido una recuperación significativa de la cubierta vegetal (Esteve et al. 1990), sufren con frecuencia problemas de plagas (Mendel 1984, Mendel et al. 1997, 1998) y no muestran una recolonización espontánea por parte de especies arbustivas existentes previamente a la ejecución de los trabajos de repoblación (Chaparro & Esteve 1996). Además, diversos métodos de preparación del terreno y plantación tradicionalmente utilizados en estas repoblaciones, como los aterrazamientos construidos mediante maquinaria pesada y los subsolados –frecuentemente recomendados para la repoblación bajo condiciones ambientales que coinciden con las que se dan en el sudeste ibérico (Serrada 1990, López Cadenas 1998)–, han ocasionado en ocasiones la aparición de procesos erosivos de consideración (Herrero & Rubio 1994, Chaparro 1994, Chaparro & Esteve 1996), así como una disminución de la fertilidad del suelo (García et al. 1998).

Otro problema ecológico acrecentado por el uso extensivo de *P. halepensis* en las repoblaciones es el aumento de la frecuencia e intensidad de los incendios forestales (Sáenz 1984, Castroviejo et al. 1985, González Bernáldez 1990). Si bien éste es un aspecto bastante controvertido (véase Castroviejo et al. 1985 y Ortuño 1990 para obtener dos visiones enfrentadas sobre el mismo tema), las repoblaciones de *P. halepensis*, al igual que las ejecutadas con otras especies del género *Pinus* (Agee 2000), presentan una elevada frecuencia de incendios forestales debido a su inflamabilidad (Castroviejo et al. 1985, Vélez 1990). Así, se ha estimado que el 26 % de la superficie total consumida por el fuego en España durante el periodo 1974-1999, 4.6 millones de hectáreas, corresponde a repoblaciones forestales efectuadas con esta conífera (Moreno 1999).

4.1.3. Las interacciones bióticas y su utilización en las actividades de gestión de las repoblaciones de *Pinus halepensis*

La introducción de especies arbustivas en repoblaciones de *P. halepensis* realizadas en zonas semiáridas tiene un gran interés. Especies como *Q. coccifera*, *R. lycioides* y *Pistacia*

[14] Para evitar confusiones con el nombre abreviado de *Pinus halepensis*, a lo largo de todo este capítulo se nombra a esta especie con su nombre científico completo.

lentiscus pertenecen a la vegetación potencial (Rivas Martínez 1987) y tienen una gran capacidad de rebrote frente a perturbaciones como el fuego, el pastoreo y la poda (Trabaud 1991, Lloret & Vilà 1997). Los matorrales dominados por estas especies generalmente almacenan mayores cantidades de carbono orgánico y nutrientes en el suelo que las repoblaciones de *P. halepensis* en zonas de clima similar (Herrero & Rubio 1994, De la Torre et al. 1996). Estas comunidades proporcionan el hábitat adecuado para el desarrollo de numerosos animales, incluidas buena parte de las especies de importancia cinegética presentes en las zonas mediterráneas peninsulares (Peiró 1998), y sus frutos son utilizados como alimento por distintas especies de aves (Herrera 1982). Así pues, el establecimiento de prácticas de gestión encaminadas a incrementar la diversidad y cobertura de especies arbustivas en repoblaciones de *P. halepensis* puede estimular los procesos sucesionales, incrementar la diversidad, aumentar su resiliencia y contribuir al desarrollo de las comunidades animales (Cortina & Vallejo 1999, Vallejo et al. 2000a, 2000b).

El microambiente proporcionado por *P. halepensis* puede mejorar la fertilidad (Kutiel & Naveh 1987) y estabilidad de agregados (Cerdà 1998, Caravaca et al. 2002a) del suelo respecto a las zonas desnudas sin vegetación. Estas modificaciones edáficas, junto con una disminución de la radiación incidente, temperatura y evapotranspiración promovida por el sombreo que realiza su copa (Breshears et al. 1997b, 1998), pueden facilitar el establecimiento y desarrollo de especies herbáceas como *Brachypodium retusum*, que forma extensos céspedes debajo de *P. halepensis* en formaciones naturales semiáridas de esta especie (Bautista 1999). En zonas del nordeste peninsular se ha encontrado una relación positiva entre la presencia de plántulas de *Quercus ilex* y la de árboles adultos de *Pinus halepensis* (Lookingbill & Zavala 2000). No obstante, poco se conoce acerca de la interacción de esta última especie con otras leñosas en zonas semiáridas, tanto en formaciones naturales como en repoblaciones.

4.1.4. Hipótesis experimental y objetivos

La hipótesis que se maneja en este capítulo es que la mejora de las condiciones microclimáticas y edáficas debajo de la copa de *P. halepensis* puede facilitar la introducción de especies arbustivas autóctonas en zonas semiáridas. Siguiendo la línea de argumentación expuesta en el apartado 3.1.4 (página 124), el resultado neto de la interacción entre *P. halepensis* y estas especies resultará de la presencia de efectos positivos y negativos de distinta magnitud que actúan a la vez. Los efectos negativos vendrían dados por el consumo

de agua y la interceptación de la precipitación por *P. halepensis* (Breshears et al. 1997a, Bellot et al. en revisión), por el consumo de agua de las especies herbáceas que crecen debajo de su copa (Scholes & Archer 1997), y por la presencia de posibles efectos alelopáticos en los exudados de las raíces y la hojarasca de *P. halepensis* (Birket et al. 2001). Por su parte, los efectos positivos corresponderían a la reducción de la evapotranspiración y temperatura edáficas causada por el sombreo (Breshears et al. 1997b, 1998), así como una mejora en las condiciones del suelo, con mayor contenido en nutrientes y materia orgánica y mejores condiciones de textura y estructura que los espacios desnudos contiguos (Bautista 1999). Los objetivos de este capítulo son:

1) Evaluar el efecto del microambiente proporcionado por *P. halepensis* sobre la supervivencia y estado fisiológico de diversas especies arbustivas y arbóreas de interés en la restauración de zonas semiáridas degradadas.
2) Identificar los mecanismos implicados en la interacción entre *P. halepensis* y las especies introducidas.
3) Evaluar y analizar la evolución temporal de los efectos netos y negativos en la interacción entre *P. halepensis* y las especies introducidas.
4) Valorar las implicaciones de los resultados obtenidos en la dinámica y gestión de las repoblaciones de *P. halepensis* realizadas en zonas semiáridas.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Diseño experimental

Para conseguir los objetivos establecidos en el apartado anterior se realizaron plantaciones experimentales en 1998 (29-30 de diciembre), 1999 (7-8 de diciembre) y 2001 (14 de febrero), así como tres experiencias de invernadero entre junio de 2001 y abril de 2002. Todas las plantaciones se realizaron mediante ahoyado manual de 25 x 25 x 25 cm, evitando en lo posible dañar las raíces de *P. halepensis* y alterar la vegetación natural. En la plantación de 1998 no se regó tras la introducción de los plantones, por lo que transcurrió en condiciones estrictamente naturales. En la de 1999 se realizó un riego equivalente a una lluvia de 10 $L \cdot m^{-2}$ tres semanas tras la plantación, mientras que en la de 2001 se realizaron riegos equivalentes a una lluvia de 32 $L \cdot m^{-2}$ en el momento de la plantación y los días 13 de abril y 16 de julio de 2001.

BIBLIOTECA VIRTUAL

4.2.1.1. Plantaciones de 1998 y 1999

El objetivo de estas plantaciones fue evaluar el efecto del microambiente proporcionado por *P. halepensis* en la supervivencia y la fisiología de varias especies arbustivas. La primera se diseñó como un experimento factorial equilibrado con dos microambientes de plantación (pino y claro) y tres especies (*R. lycioides, Ceratonia siliqua* y *Pistacia lentiscus*), replicado en dos parcelas experimentales (Orgegia y Xirau). El microambiente pino se encuentra situado debajo de la cubierta de *P. halepensis*, mientras que el claro se localiza en las zonas desnudas, sin apenas vegetación, entre pinos dentro de las líneas de subsolado (Figura 4.1). En cada parcela se introdujeron aleatoriamente 100 individuos por especie y microambiente. En la segunda plantación se siguió el mismo diseño experimental, con la salvedad de que sólo se utilizaron dos especies (*Pistacia lentiscus* y *Q. coccifera*) y 70 individuos por especie, microambiente y parcela.

4.2.1.2. Plantación de 2001

En esta experiencia se introdujeron diversas manipulaciones en el microambiente pino con el fin de evaluar los mecanismos implicados en la interacción entre *P. halepensis* y las

especies arbustivas introducidas, así como su importancia relativa. Se diseñó un experimento con una especie (*Pistacia lentiscus*), una parcela experimental (Orgegia) y cuatro microambientes con 25 réplicas cada uno (Figura 4.2): pino control (PC), pino muerto (PM), pino herbicida (PH) y claro (OC). PC y OC coinciden con los microambientes pino y claro de plantaciones anteriores (Figura 4.1). En el microambiente PM se procedió a matar al árbol mediante una incisión circular realizada en el tronco. Se pretendió con ello suprimir la posible competencia subterránea debida a *P. halepensis*, dejando prácticamente intactas el resto de características de este microambiente. En el microambiente PH se pretendió eliminar la competencia debida a la comunidad herbácea que se desarrolla debajo de la cubierta de *P. halepensis*, constituida fundamentalmente por *B. retusum*, dejando intactas el resto de características de este microambiente. Se llevó a cabo mediante la aplicación de herbicida comercial (Glifobex®, Glifosato al 35 % [peso:volumen], Insecticidas Mafa, Nules, Castellón). Los distintos microambientes fueron seleccionados aleatoriamente dos meses antes de la plantación. La aplicación de herbicida y las incisiones en los pinos se realizaron durante la semana previa a la plantación.

BIBLIOTECA VIRTUAL

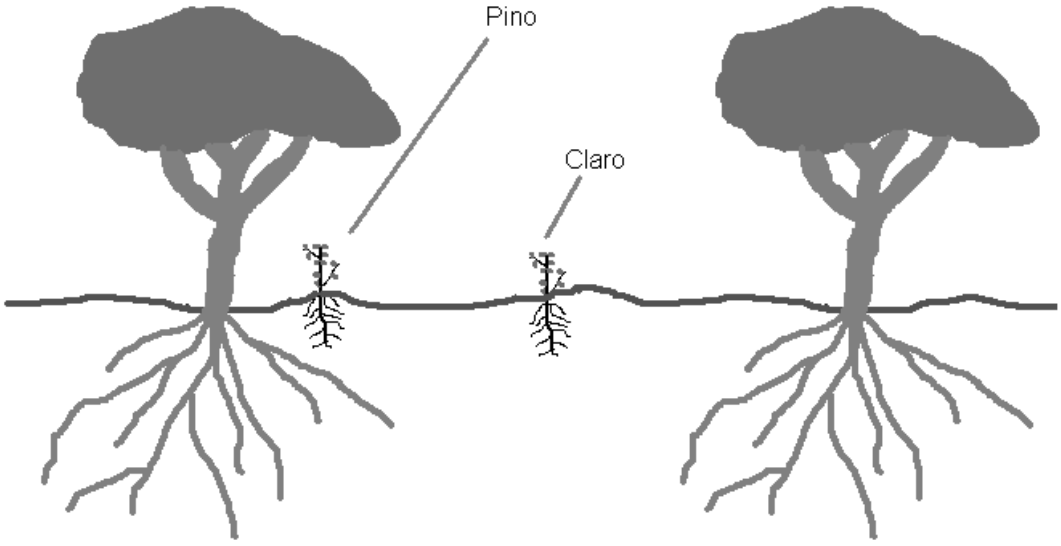


Figura 4.1. Localización de los microambientes pino y claro.

4.2.1.3. Experiencias de invernadero

Con el fin de comprobar la presencia de interacciones alelopáticas entre *P. halepensis* y los plantones introducidos, se llevaron a cabo tres experiencias en instalaciones de la

Universidad de Alicante (38º 21'N, 0º 30'W, 100 m de altitud), situadas a 10 km de Orgegia. Todas ellas se realizaron al aire libre, bajo condiciones naturales de radiación y temperatura.

Figura 4.2. Aspecto de los microambientes empleados en la plantación de 2001 en Orgegia. De izquierda a derecha y de arriba abajo: pino control (PC), claro (OC), pino herbicida (PH, se muestra únicamente la comunidad herbácea que se desarrolla debajo de *Pinus halepensis* tras la aplicación de herbicida) y pino muerto (PM).

En la primera experiencia (en lo sucesivo experimento *suelo*) se evaluó el efecto de la posible acumulación de sustancias alelopáticas en el suelo sobre el desarrollo de los plantones de *Pistacia lentiscus*. En mayo de 2001 se seleccionaron aleatoriamente doce microambientes pino y claro en una zona no perturbada previamente de Orgegia, recolectando 2 kg de suelo en cada uno de ellos. El suelo se trasladó al laboratorio, donde se secó y se tamizó a través de una malla de 8 mm de luz. Se diseñó un experimento factorial equilibrado, con cuatro tratamientos y 12 réplicas por cada uno de ellos: pino control, pino con carbón activado, claro control y claro con carbón activado. Se utilizó carbón activado en polvo (Panreac, Barcelona)

a una dosis de 20 mL por L de arena (Ridenour & Callaway 2001). El carbón activado, gracias a su reactividad y ausencia de efectos negativos notables, es un compuesto idóneo para capturar eficazmente los compuestos orgánicos comúnmente implicados en las interacciones alelopáticas. Para proceder a su aplicación, se introdujo el carbón activado junto con el suelo en una bolsa de plástico, procediendo posteriormente a su agitación hasta conseguir una mezcla homogénea. En esta experiencia se utilizaron cuatro bandejas Quickpot® de doce contenedores de 650 cm^3 cada uno (modelo QP 12 T/18, Herkuplast, Kubern, Alemania). En cada bandeja se colocaron de forma aleatoria tres réplicas de cada tratamiento. Una vez asignados los distintos tratamientos se introdujo en cada contenedor una plántula de *Pistacia lentiscus* de dos semanas de edad y tamaño homogéneo. Cada contenedor se regó dos veces por semana con 50 mL de agua destilada durante el transcurso de la experiencia (del 15 de noviembre de 2001 al 26 de marzo de 2002). La posición de las bandejas se varió cada dos semanas.

En la segunda experiencia (en lo sucesivo experimento *hojarasca*) se investigó el posible efecto alelopático mediado por las sustancias liberadas por la hojarasca de *P. halepensis* en el desarrollo de *Pistacia lentiscus*. Se utilizaron 24 plantones de tamaño homogéneo (Tabla 4.1) y contenedores Quickpot® de 650 cm^3, empleando como medio de cultivo arena de sílice (diámetro de grano de 0.5-1.5 mm, moda de 1 mm) mezclada con fertilizante de liberación lenta, Plantacote® (Aglukon, Düsseldorf, Alemania), en una proporción de 2.9 $g \cdot L^{-1}$. Se seleccionaron aleatoriamente 12 contenedores, a los que se les añadió hojarasca seca sobre la su superficie. El resto de contenedores se utilizaron como controles. La hojarasca se recolectó en Orgegia en cinco microambientes pino elegidos al azar durante la primavera de 2001, transportándola al laboratorio y procediendo a su secado en estufa a 40 ºC hasta que alcanzó un peso constante. Una vez seca, se añadió a los contenedores en la misma proporción que la encontrada en el campo (856 $g \cdot m^{-2}$). Para evitar un efecto "mulch" no deseado en los contenedores con hojarasca, los controles se recubrieron con fragmentos de PVC de pequeño tamaño, en la misma proporción (856 $g \cdot m^{-2}$). La posición de las bandejas con los contenedores se varió cada dos semanas. Los plantones fueron regados con 100 mL de agua destilada diariamente durante el transcurso de la experiencia (del 7 de junio al 27 de diciembre de 2001).

En el tercer experimento (en lo sucesivo experimento *exudados*) se analizó el posible efecto alelopático de los exudados producidos por las raíces de *P. halepensis* en el desarrollo de *Pistacia lentiscus*. Plantones de esta última especie de una savia de edad y tamaño homogéneo se plantaron junto a otros de la misma especie (n = 24) o de *P. halepensis* (n = 24)

en bandejas de seis contenedores Quickpot® de 1600 cm^3 (modelo QP 6 T/20, Herkuplast) utilizando como medio de cultivo la misma combinación de arena calibrada y fertilizante descrita en el párrafo anterior. Para cada combinación de pares de especies, se añadió a la mitad de los contenedores (12) carbón activado en polvo (Panreac, Barcelona) en las mismas dosis que en el experimento *suelo*. El resto de contenedores se dejó como controles. Los plantones de *Pistacia lentiscus* utilizados como vecinos fueron de una savia de edad y, una vez asignados a los distintos tratamientos, no presentaron diferencias significativas en su tamaño (Tabla 4.1). Por su parte, los plantones de *P. halepensis*, de tres savias de edad y con sistema radicular bien desarrollado, fueron suministrados por el vivero forestal de la Conselleria de Medio Ambiente (Santa Faz, Alicante). Previamente al montaje del experimento se inspeccionaron visualmente todos los plantones de *P. halepensis*, descartándose aquellos en los que que se observaron micorrizas con el fin de evitar interacciones no deseadas como la transferencia de carbono a través de ellas (Callaway et al. 2001). La posición de las bandejas se varió cada dos semanas. Los plantones fueron regados con 200 mL de agua destilada diariamente durante el transcurso de la experiencia (del 7 de junio al 27 de diciembre de 2001).

Tabla 4.1. Tamaño inicial de los plantones de *Pistacia lentiscus* utilizados en los experimentos *hojarasca* y *exudados* y resultados de los ANOVA de un factor para detectar la presencia de diferencias en el tamaño de los plantones asignados a cada tratamiento. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 12). PL- = *Pistacia lentiscus* como vecino sin carbón activado, PL+ = *Pistacia lentiscus* como vecino con carbón activado, PH- = *Pinus halepensis* como vecino sin carbón activado y PH+ = *Pinus halepensis* como vecino con carbón activado.

Experimento	Tratamiento	Diámetro (mm)	Altura (cm)	Número de hojas
Hojarasca	Control	2.92 ± 0.11	7.74 ± 0.41	10.42 ± 1.03
	Hojarasca	3.07 ± 0.15	8.18 ± 1.37	10.33 ± 0.73
Exudados	PL-	2.88 ± 0.09	7.81 ± 0.28	10.33 ± 1.46
	PL+	3.12 ± 0.20	8.69 ± 0.54	10.54 ± 1.35
	PH-	3.49 ± 0.22	8.74 ± 0.62	9.33 ± 1.14
	PH+	2.99 ± 0.12	7.91 ± 0.79	12.83 ± 1.46

Resultados del ANOVA

Experimento	Diámetro			Altura			Número de hojas		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Hojarasca	0.58	1,22	0.451	0.61	1,22	0.444	<0.01	1,22	0.948
Exudados	2.08	3,44	0.117	0.71	3,44	0.550	1.21	3,44	0.319

Con el fin de comprobar posibles efectos colaterales no deseados en la evapotranspiración y la retención de la humedad entre los distintos tratamientos, debido a las manipulaciones asociadas a la aplicación de los mismos, se realizaron algunas experiencias de control en febrero de 2002. Seis contenedores por tratamiento en el experimento *hojarasca* y

tres en los experimentos *suelo* y *exudados* se prepararon tal como se ha descrito anteriormente, pero sin la introducción de plantones. Éstos se regaron (con 50, 100 y 200 mL en los experimentos *suelo*, *hojarasca* y *exudados* respectivamente), se pesaron y se situaron al aire libre, pesándose posteriormente a intervalos de 0.5-8 horas hasta que la caída de la humedad se estabilizó. Las tasas de pérdida de humedad se calcularon como la proporción de pérdida de peso respecto al peso inicial justo después del riego.

4.2.2. Especies utilizadas

4.2.2.1. Descripción y justificación de su empleo

La elección de *Pistacia lentiscus* y *Q. coccifera* ha sido justificada ampliamente tanto en la introducción como en el capítulo anterior (apartado 3.2.2.1, páginas 130-131), por lo que no se va a desarrollar aquí. *Ceratonia siliqua* forma parte de los matorrales mediterráneos situados en las zonas costeras (Tomaselli 1981). Su fruto, la algarroba tiene un elevado contenido en azúcares, por lo que ha sido utilizada para la alimentación animal e incluso humana en épocas de necesidad (Galán et al. 1998). A pesar de que su cultivo ha disminuido drásticamente durante la segunda mitad de este siglo, España sigue siendo el principal productor europeo de algarrobas, con una producción anual de 150000 toneladas (Battle & Tous 1994). La elevada resistencia a la sequía de esta especie, unido a las utilidades de su fruto, han hecho que sea considerada como una alternativa a la hora de diversificar y revitalizar la agricultura en zonas semiáridas de escasa productividad. Por su parte, *R. lyciodes* también forma parte de los matorrales autóctonos mediterráneos (Tomaselli 1981), puede crecer en zonas con precipitaciones medias anuales por debajo de 300 mm (Le Houérou 1981) y es una de las especies características de la vegetación climácica de las zonas litorales semiáridas de la provincia de Alicante (Rivas Martínez 1987).

4.2.2.2. Características de los plantones utilizados

En todos los experimentos de campo se utilizaron plantones de una savia de edad (Tabla 4.2). En la plantación de 1998, los plantones se cultivaron en el vivero de Santa Faz en contenedores de 150 cm^3 rellenos de turba fertilizada. En 1999 los plantones fueron cultivados durante 9 meses en el vivero de Quart de Poblet utilizando la misma combinación de contenedores, sustrato y fertilizante descrita en el apartado 3.2.2.2 (página 132). En ambas

plantaciones se emplearon plantones cultivados a partir de semillas recolectadas en zonas semiáridas litorales de la Comunidad Valenciana por el personal del Banc de Llavors de la Conselleria de Medio Ambiente. Los plantones utilizados en la plantación de 2001 y en los experimentos de invernadero provenían de Viveros Todolí (Palmera, Valencia).

Tabla 4.2. Características biométricas de los plantones utilizados en las experiencias realizadas en zonas de pinar. Las mediciones se realizaron en el vivero durante la semana previa a la plantación. Los datos representan la media ± la desviación estándar (n = 15, 14 y 10 para las plantaciones de 1998, 1999 y 2001 respectivamente). E = especie, P = plantación, Dcr = diámetro basal (mm), Alt = altura (cm), Pfo = peso seco foliar (g), Pta = peso seco del tallo (g), Pra = peso seco radicular (g), R:S = relación biomasa subterránea: biomasa aérea, R. l. = *Rhamnus lycioides*, C. s. = *Ceratonia siliqua*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

E	P	Dcr	Alt	Pfo	Pta	Pra	R:S
R. l.	1998	5.14 ± 0.73	25.02 ± 11.52	-	-	-	-
C. s.	1998	5.00 ± 0.98	34.07 ± 10.62	3.75 ± 1.64	1.62 ± 0.81	1.87 ± 0.92	0.34 ± 0.21
Q. c.	1998	4.14 ± 0.84	20.82 ± 5.42	1.31 ± 0.50	0.74 ± 0.34	2.11 ± 1.24	1.04 ± 0.41
P. l.	1998	3.43 ± 0.66	9.47 ± 2.71	0.48 ± 0.29	0.37 ± 0.15	0.36 ± 0.19	0.44 ± 0.17
	1999	4.74 ± 1.27	30.09 ± 7.28	2.90 ± 1.46	1.41 ± 0.92	1.45 ± 0.90	0.33 ± 0.09
	2001	2.86 ± 0.59	7.49 ± 1.18	0.38 ± 0.18	0.16 ± 0.06	0.55 ± 0.14	1.17 ± 0.46

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

4.2.3. Caracterización de los microambientes de plantación

4.2.3.1. Propiedades edáficas

Con el objetivo de examinar los cambios en la composición química y textura del suelo introducidos por *P. halepensis*, se seleccionaron aleatoriamente en el momento de la plantación de 1998 diez hoyos por microambiente y parcela. En cada uno de ellos se tomó una muestra de suelo de 0-20 cm de profundidad, que se trasladó al laboratorio para su posterior análisis una vez tamizada a 2 mm y secada a 60ºC hasta alcanzar peso constante. En cada muestra se determinó el contenido de nitrógeno total, carbono orgánico y carbonatos totales, la distribución de tamaños de partículas y el pH siguiendo la metodología descrita en el apartado 3.2.3.1 (página 133).

4.2.3.2. Humedad

La evolución de la humedad del suelo en los hoyos de plantación se evaluó en las plantaciones de 1999 y 2001. En la primera se midió mensualmente a dos profundidades (0-10 cm y 10-20 cm). En cada muestreo se seleccionaron al azar cinco hoyos por microambiente y parcela. Tras su recolección, las muestras se pesaron en el laboratorio y se

secaron a 105 ºC durante 24 horas, estimándose la humedad con el método gravimétrico. En la plantación de 2001 se midió la humedad en todos los microambientes utilizando la técnica de TDR tal como se ha descrito en el apartado 3.2.3.2 (páginas 133-134). En todos los casos se realizaron medidas en sondas de 10 cm de longitud colocadas verticalmente a 5 cm de profundidad (profundidad evaluada: 5-15 cm). En el momento de la plantación se colocaron aleatoriamente diez sondas por microambiente, realizándose medidas desde entonces hasta febrero de 2002 a intervalos de 1 a 4 semanas.

4.2.3.3. Radiación

Para evaluar los cambios en la radiación fotosintéticamente activa (PAR) introducidos por la cubierta de *P. halepensis*, se realizaron medidas en las dos parcelas durante el verano de 1999 (30 de agosto), y otras en Xirau en primavera de 2000 (16 de mayo) y en Orgegia entre abril y agosto de 2001. En el primer caso se seleccionaron al azar veinte microambientes por parcela y se midió la PAR a 20 cm de altura utilizando un ceptómetro Sunfleck. El resto de muestreos se realizó durante las mediciones de fluorescencia (véase más adelante) utilizando el sensor de PAR existente en el fluorímetro (descrito en Bilger et al. 1995). Todas las mediciones se realizaron en días despejados entre las 11:00 y 13:00 horas (hora local).

4.2.4. Caracterización de la respuesta de los plantones en el campo

En los experimentos de campo, se evaluó la respuesta de los plantones al microambiente durante el primer año tras la plantación, utilizando para ello la supervivencia, los potenciales hídricos y la fluorescencia de las clorofilas (Tabla 4.3). La supervivencia se midió cuatro veces durante 1999 y 2000 (enero, mayo, octubre y diciembre) para las plantaciones de 1998 y 1999 respectivamente. En la plantación de 2001 se realizó un seguimiento con una frecuencia mensual entre el momento de la plantación y septiembre de dicho año, realizándose nuevas mediciones en diciembre de 2001 y febrero de 2002.

El estado fisiológico de la plantación de 1999 se evaluó en Xirau en la primavera de 2000. Se midió el potencial hídrico y la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) al alba y al mediodía (13:00–15:00 horas [hora local]) en cinco plantones por especie y microambiente seleccionados al azar. Con el fin de analizar la evolución del estado de los plantones durante la época de máximo estrés, en la plantación de 2001 se evaluó la F_v:F_m de los plantones al alba y mediodía cuatro veces durante la primavera y el verano (Tabla 4.3). Los potenciales

hídricos al alba fueron evaluados en esta plantación al inicio y final de la primavera (6 de abril y 19 de junio). En cada uno de los muestreos realizados durante 2001 se seleccionaron al azar seis plantones por microambiente. Todas las mediciones se han realizado con la metodología e instrumentos descritos en el apartado 3.2.4.3 (páginas 137-138).

Tabla 4.3. Resumen de las variables evaluadas en los plantones durante las distintas experiencias realizadas en los pinares de repoblación. E = especie, P = plantación, S = supervivencia, Ψ = potenciales hídricos, F = fluorescencia de las clorofilas, R. l. = *Rhamnus lycioides*, C. s. = *Ceratonia siliqua*, Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

Variable	E	P	1999												2000											
			E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
S	R. l.	1998	■				■					■		■												
	C. s.	1998	■				■					■		■												
	Q. c.	1999													■				■					■		■
	P. l.	1998	■				■					■		■					■							
		1999													■				■					■		■
Ψ	Q. c.	1999																	■							
	P. l.	1999																	■							
F	Q. c.	1999																	■							
	P. l.	1999																	■							

Variable	E	P	2001												2002	
			E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F
S	P. l.	2001		■	■	■	■	■	■	■	■				■	■
Ψ	P. l.	2001				■		■								
F	P. l.	2001				■		■	■	■						

4.2.5. Caracterización de la respuesta de los plantones en las experiencias de invernadero

En el experimento *suelo* se midió el diámetro basal, la altura y el número de hojas de los plantones al final de la experiencia, separando posteriormente su biomasa en raíces, tallos y hojas. En los experimentos *hojarasca* y *exudados* se hizo lo propio con el diámetro basal, la altura y el número de hojas de los plantones al inicio y final de los mismos. A partir de estos datos, se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) con la ecuación 3.14 (página 144). Posteriormente se fraccionó la biomasa de los plantones en raíces, tallos y hojas, separándose las raíces las situadas fuera del cepellón del resto. Las primeras fueron consideradas como un indicador del crecimiento radicular durante el periodo de estudio. Como complemento a las medidas de crecimiento, se evaluó la eficiencia máxima del fotosistema II ($F_v:F_m$) de los plantones durante el verano (24 de julio y 29 de agosto de 2001). Seis plantones por tratamiento y experimento fueron seleccionados al azar, realizándose medidas al alba y al

mediodía (12:30-13:15 horas [hora local]) utilizando la metodología y equipamiento descritos en el apartado 3.2.4.3 (página 138). Todo el material recolectado en las distintas experiencias fue secado en estufa a 60 ºC durante una semana, secándose posteriormente.

4.2.6. Cuantificación de los efectos netos y negativos en la interacción entre *Pinus halepensis* y los arbustos introducidos

En la plantación de 2001 se evaluó la magnitud de los efectos netos y negativos (competencia por parte de *P. halepensis* y de las especies herbáceas) que intervienen en la interacción entre *P. halepensis* y *Pistacia lentiscus*, así como su evolución temporal durante el transcurso de la primavera y el verano. Dado que el agua es el principal factor limitante para *P. lentiscus* (Kyparissis et al. 2000, Flexas et al. 2001), *P. halepensis* (Huttermann et al. 1999, Villar et al. 2000) y la vegetación herbácea que se desarrolla debajo de su cubierta (Caturla et al. 2000), se espera la presencia de competencia por este recurso, así como su aumento conforme disminuye la humedad edáfica durante el verano.

Para evaluar el efecto neto de la interacción entre *P. halepensis* y *Pistacia lentiscus*, se comparó el estado de los plantones en los microambientes PC y OC. Los efectos negativos promovidos por la competencia con *P. halepensis* y las especies herbáceas fueron estimados como la diferencia en el estado de los plantones entre los microambientes PC y PM y entre PC y PH respectivamente. Para cuantificar estos efectos se utilizó la aproximación descrita en el apartado 3.2.5 (páginas 139-142). Este análisis se centró en el periodo comprendido entre marzo y septiembre de 2001, cuando tuvo lugar la mayor parte de la mortalidad.

La dirección y magnitud del efecto neto (R_N) y de la competencia por parte del pino (R_P) y de las especies herbáceas (R_H) sobre la supervivencia de los plantones introducidos se estimó como:

$$R_N = \frac{S_{OC} - S_{PC}}{S_{PC}} \tag{4.1}$$

$$R_P = \frac{S_{PM} - S_{PC}}{S_{PC}} \tag{4.2}$$

$$R_H = \frac{S_{PH} - S_{PC}}{S_{PC}} \tag{4.3}$$

donde S_{OC}, S_{PC}, S_{PM} y S_{PH} son los porcentajes de supervivencia en los microambientes OC, PC, PM y PH respectivamente. Valores negativos de R_N indican facilitación neta, mientras que valores positivos de R_P y R_H señalan la existencia de competencia por parte de *P. halepensis* y de las especies *herbáceas* respectivamente. En el caso de las medidas de F_v:F_m se utilizó el índice *d* de Hedges siguiendo la aproximación descrita en el apartado 3.2.5 (páginas 141-142).

4.2.7. Análisis estadísticos

El efecto del microambiente sobre las propiedades físico-químicas de los suelos se comparó de manera independiente para cada parcela mediante un ANOVA de un factor. La humedad evaluada durante 2000 fue analizada por separado para cada muestreo y parcela mediante un ANOVA encajado de tres factores, con microambiente y profundidad como factores fijos y hoyo de plantación (encajado dentro de microambiente) como factor aleatorio. Las medidas de humedad realizadas durante 2001 fueron analizadas con un ANOVA de dos factores, microambiente y tiempo, con medidas repetidas del segundo. Las diferencias entre microambientes fueron evaluadas mediante el método de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls (SNK) con un nivel de significación de 0.05. Durante el verano de 2001 un total de siete sondas de TDR quedaron inutilizadas, lo que redujo el número de réplicas empleadas en el ANOVA entre siete y nueve por microambiente. Dado que no se cumplió el requisito de esfericidad en este análisis, se utilizó la significación estadística proporcionada por estadístico ε de Greenhouse-Geiser (Ximénez & San Martín 2000). La magnitud de los efectos netos y negativos sobre la humedad del suelo entre febrero de 2001 y marzo de 2002 se evaluó mediante el índice *d* de Hedges, tal como se ha descrito en el apartado 3.2.5.

La supervivencia fue analizada por separado para cada muestreo en las plantaciones de 1998 y 1999 utilizando modelos log-lineales. Los datos fueron evaluados inicialmente en una tabla de cuatro vías (supervivencia, especie, microambiente y parcela). Debido a que la interacción de cuarto orden fue significativa en la mayor parte de los periodos muestreados y a que su examen exploratorio mostró claras diferencias entre las especies, se realizaron análisis separados de tres factores (supervivencia, microambiente y parcela) para cada especie tal como se ha descrito en el apartado 3.2.6 (página 143). En la plantación de 2001, las curvas de supervivencia se analizaron utilizando el método de Kaplan-Meier, evaluando las diferencias entre microambientes con el estadístico log-rango (Ferrán 1997).

Los potenciales hídricos y la $F_v:F_m$ de los plantones evaluados en Xirau en 2000 se analizaron con un ANOVA de dos factores fijos (microambiente y especie). Las diferencias en la $F_v:F_m$ entre el alba y el mediodía fueron comparadas de manera separada para cada especie utilizando un ANOVA de un factor (microambiente). Los potenciales hídricos obtenidos en Orgegia durante 2001 se analizaron mediante un ANOVA de dos factores fijos (microambiente y muestreo). La evolución de la $F_v:F_m$ durante la primavera y el verano de ese año se analizó mediante un ANOVA de dos factores (microambiente, fijo, y muestreo, aleatorio) de manera independiente para las mediciones efectuadas al alba y al mediodía, así como para la diferencia entre ambas.

Las variables biométricas de los plantones en el experimento *suelo* se compararon mediante un ANOVA de dos factores fijos (carbón activado y microambiente). En este análisis, la presencia de un efecto alelopático por parte del suelo en el microambiente pino vendría dada por una interacción significativa entre ambos factores. En los experimentos *hojarasca* y *exudados*, la TCR y la $F_v:F_m$ se analizaron de manera independiente para cada fecha y hora evaluadas mediante un ANOVA de uno (tratamiento) o dos (carbón activado y especie utilizada como vecino) factores fijos respectivamente. En el experimento *exudados*, la presencia de un efecto alelopático por parte de los exudados de *P. halepensis* vendría dada por una interacción vecino x carbón activado significativa. Para tener en cuenta el posible efecto de las diferencias iniciales en el tamaño de los plantones de *Pistacia lentiscus*, los datos de biomasa de raíces desarrolladas fuera del cepellón en los experimentos *hojarasca* y *exudados* se analizaron mediante un ANCOVA, utilizando como covariable el primer eje de un análisis de componentes principales (en lo sucesivo ACP) realizado con el diámetro, altura y número de hojas. Este ACP recogió el 46 y el 52% del total de la varianza presente en los datos de los experimentos *hojarasca* y *exudados* respectivamente.

En las tres experiencias de invernadero, las tasas de caída de la humedad de los contenedores se ajustaron con ecuaciones exponenciales dobles, donde los valores de los dos coeficientes representan las tasas de caída de la humedad en periodos cortos y largos de tiempo respectivamente. Dichos coeficientes se compararon mediante el test no parámetrico de la U de Mann-Whitney en los experimentos *hojarasca* y *exudados* y con el test no parámetrico de Kruskal-Wallis en el experimento *suelo*.

Se aplicaron las transformaciones oportunas conforme a las recomendaciones de Legendre & Legendre (1998, páginas 39-43) con el fin de corregir desviaciones en la distribución normal y homogeneidad de varianzas durante los análisis paramétricos, quedando reflejado en el texto los casos en los que no se pudo cumplir este último requisito. Todos los

análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 9.0 para Windows salvo el ajuste de las curvas de humedad, que se hizo con el programa Sigma Plot 2001 (SPSS inc., Chicago, Illinois, USA).

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

4.3. Resultados

La precipitación en la zona de estudio en 1999 y 2000 estuvo comprendida entre 177 y 277 mm anuales, un 56-70 % de la precipitación media anual para el periodo 1960-1990 (Figura 4.3). Estos años secos no son infrecuentes, ya que cerca del 60 % de los años recogen una precipitación anual inferior a la media (Pérez Cueva 1994). El patrón de precipitaciones siguió el ritmo estacional típico, con una acusada sequía entre junio y agosto, donde se recogió menos del 9 % del total anual.

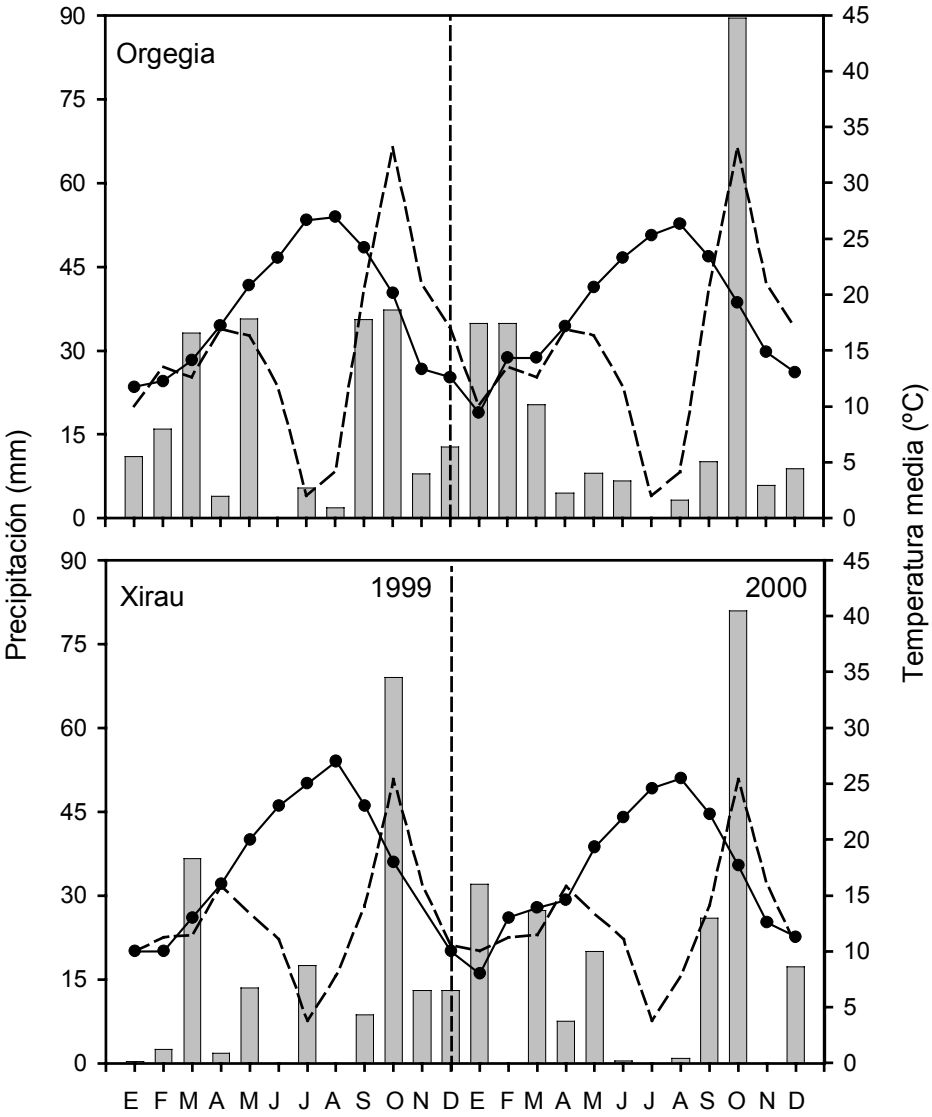


Figura 4.3. Evolución de la precipitación (barras) y temperatura (línea sólida) en Orgegia y Xirau durante el periodo 1999-2001. La línea segmentada indica la precipitación media del periodo 1960-1990 (Pérez Cueva 1994). Los datos provienen de las estaciones meteorológicas de Alicante-Ciudad Jardín (38º 21´N, 0º 30´W) y Agost (38º 26´N, 0º 38´W) para Orgegia y Xirau respectivamente.

4.3.1. Características de los microambientes de plantación

El contenido en carbono orgánico y nitrógeno total fue mayor en el microambiente pino en Orgegia, ocurriendo lo mismo con el cociente C:N en Xirau. El contenido en carbonatos totales mostró resultados contrarios entre parcelas, ya que mientras que en Orgegia se encontraron mayores valores en el microambiente claro, en Xirau se observó lo contrario.

Tabla 4.4. Propiedades edáficas (0-20 cm) evaluadas en Orgegia y Xirau en los microambientes pino y claro. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 10). CO = carbono orgánico, NT = nitrógeno total y CT = carbonatos totales. Para cada parcela, letras distintas junto a los datos indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes ($P < 0.05$, ANOVA de un factor).

Variable	Orgegia		Xirau	
	Pino	Claro	Pino	Claro
pH	8.2 ± 0.0 a	8.3 ± 0.0 a	8.4 ± 0.1 a	8.4 ± 0.1 a
CO ($mg \cdot g^{-1}$)	28.1 ± 1.5 a	22.0 ± 1.2 b	16.1 ± 1.4 a	14.2 ± 1 a
NT ($mg \cdot g^{-1}$)	2.4 ± 0.1 a	2.0 ± 0.1 b	1.4 ± 0.1 a	1.4 ± 0.1 a
C:N	11.7 ± 0.3 a	11.2 ± 0.3 a	11.4 ± 0.4 a	10.2 ± 0.3 b
CT (%)	58.3 ± 2.4 a	69.1 ± 2.5 b	82.0 ± 1.9 a	76.1 ± 1.8 b
Arena (%)	41.4 ± 1.7 a	40.4 ± 2.4 a	28.6 ± 1.4 a	25.4 ± 1.1 a
Limo (%)	38.4 ± 1.3 a	38.0 ± 1.6 a	50.3 ± 1.1 a	52.1 ± 1.0 a
Arcilla (%)	20.2 ± 0.8 a	20.2 ± 0.8 a	21.2 ± 0.8 a	22.6 ± 0.5 a

Pinus halepensis redujo la radiación estival en más de un 75 % respecto a las zonas desnudas (Figura 4.4). La humedad edáfica durante 2000 siguió fielmente el patrón de las precipitaciones, con picos durante la primavera y el otoño y valores mínimos durante la época estival (Figura 4.5). Entre mayo y septiembre los valores fueron considerablemente bajos en los primeros 10 cm de suelo, donde no sobrepasaron el 4 %, mientras que durante el mes de octubre se alcanzaron máximos superiores al 20 %, después de una lluvia torrencial de más de 60 mm. La tendencia entre parcelas fue muy similar, aunque siempre se registraron mayores valores en Orgegia. No se encontraron diferencias significativas entre microambientes durante la mayor parte del año. No obstante, en Orgegia la humedad fue significativamente mayor en el microambiente pino en enero, mientras que en el claro lo fue en julio (Figura 4.5, Tabla 4.5). En Xirau se encontraron valores mayores de humedad en el microambiente pino en enero y febrero (Figura 4.5, Tabla 4.5). La interceptación por parte de la copa de *P. halepensis* disminuyó de manera significativa la cantidad de agua que llegó a los hoyos de plantación durante los eventos lluviosos del otoño de 2000 (Figura 4.6, ANOVA de medidas repetidas, $F = 10.93$, $gl = 1,9$, $P = 0.009$).

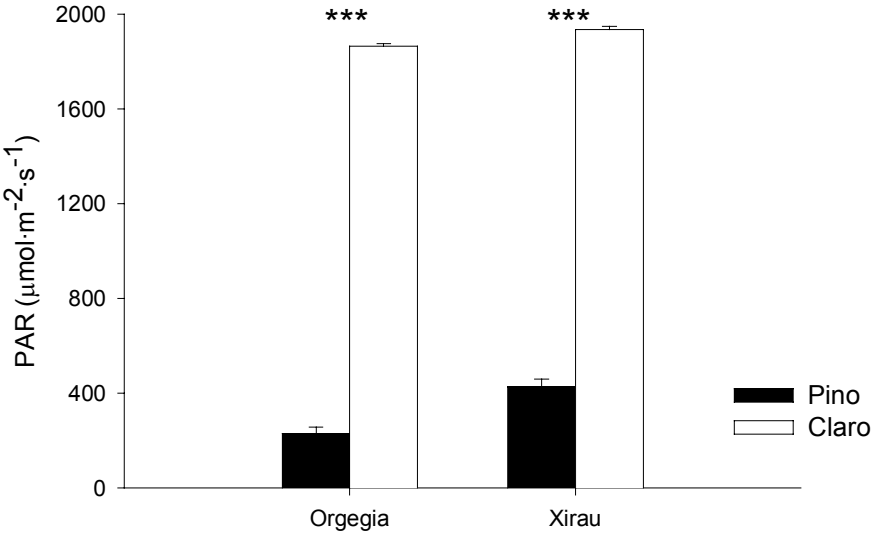


Figura 4.4. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) en los microambientes pino y claro evaluada el 30 de agosto de 2000. Los datos representan la media + el error estándar (n = 10). Las diferencias significativas entre microambientes (ANOVA de un factor) se indican como *, P <0.05, **, P <0.01 y ***, P <0.001.

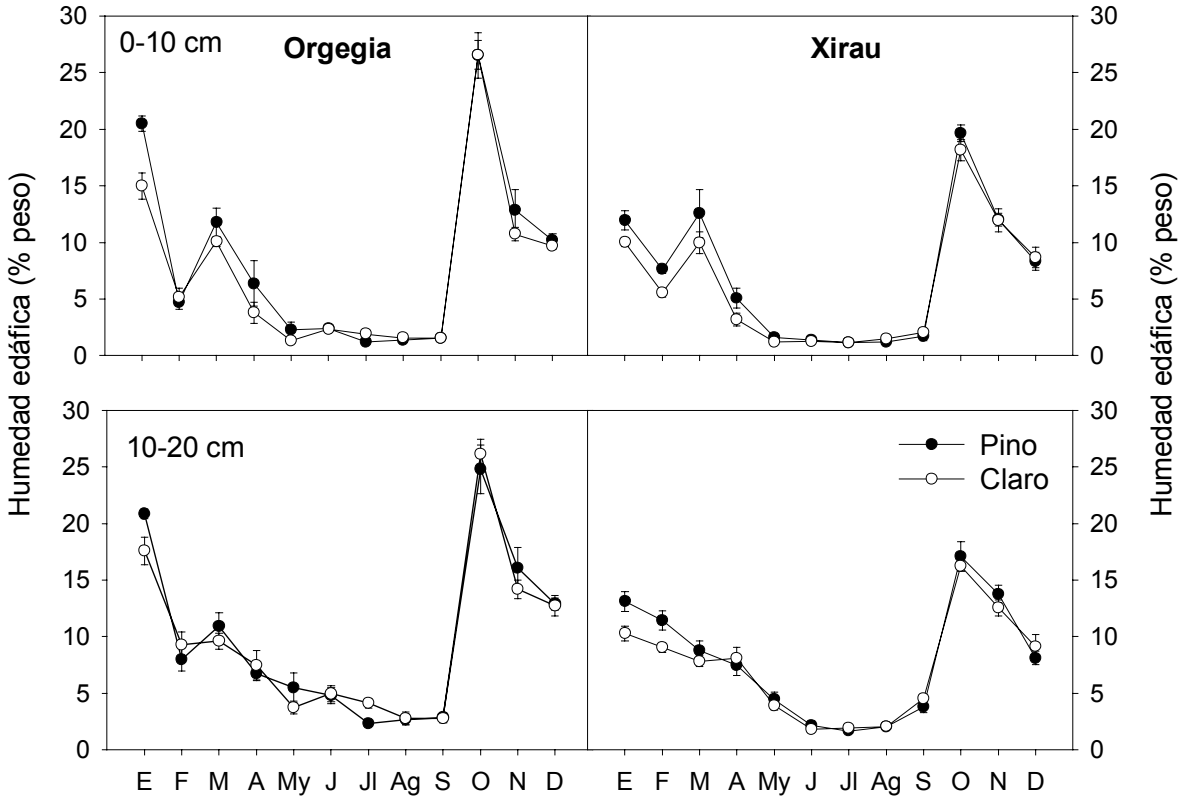


Figura 4.5. Evolución de la humedad del suelo en los microambientes pino y claro durante 2000. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 5).

Tabla 4.5. Resultados del ANOVA encajado de tres factores para evaluar el efecto del microambiente de plantación en la humedad edáfica en Orgegia y Xirau durante 2000. Se muestra el efecto del microambiente y la profundidad, así como el de su interacción. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Parcela	Muestreo	Efecto	Resultados del ANOVA		
			F	gl	*P*
Orgegia	Enero	Microambiente (M)	12.37	1,8	**0.008**
		Profundidad (D)	13.87	1,8	**0.006**
		M x D	7.90	1,8	**0.023**
	Febrero	M	0.33	1,8	0.487
		D	71.76	1,8	**<0.001**
		M x D	0.91	1,8	0.368
	Marzo	M	1.60	1,8	0.242
		D	0.99	1,8	0.347
		M x D	0.10	1,8	0.765
	Abril	M	0.04	1,8	0.850
		D	1.45	1,8	0.274
		M x D	0.98	1,8	0.375
	Mayo	M	1.80	1,8	0.216
		D	37.32	1,8	**<0.001**
		M x D	0.07	1,8	0.792
	Junio	M	0.01	1,8	0.936
		D	29.55	1,8	**0.001**
		M x D	0.06	1,8	0.811
	Julio	M	21.19	1,8	**0.002**
		D	75.10	1,8	**0.001**
		M x D	7.78	1,8	**0.024**
	Agosto	M	0.70	1,8	0.764
		D	18.70	1,8	**0.003**
		M x D	0.02	1,8	0.887
	Septiembre	M	<0.01	1,8	0.957
		D	64.64	1,8	**<0.001**
		M x D	0.08	1,8	0.785
	Octubre	M	0.21	1,8	0.754
		D	0.65	1,8	0.445
		M x D	0.24	1,8	0.639
	Noviembre	M	1.14	1,8	0.318
		D	49.97	1,8	**<0.001**
		M x D	0.07	1,8	0.795
	Diciembre	M	0.29	1,8	0.674
		D	41.16	1,8	**<0.001**
		M x D	0.22	1,8	0.652
Xirau	Enero	M	5.63	1,8	**0.045**
		D	11.15	1,8	**0.010**
		M x D	4.67	1,8	0.063
	Febrero	M	10.92	1,8	**0.011**
		D	108.57	1,8	**<0.001**
		M x D	0.19	1,8	0.675
	Marzo	M	2.51	1,8	0.152
		D	4.49	1,8	0.067
		M x D	0.36	1,8	0.567
	Abril	M	0.33	1,8	0.581
		D	60.06	1,8	**<0.001**
		M x D	7.06	1,8	**0.029**
	Mayo	M	0.83	1,8	0.389
		D	114.91	1,8	**<0.001**
		M x D	0.09	1,8	0.771

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

Tabla 4.5. Continuación.

Parcela	Muestreo	Efecto	Resultados del ANOVA		
			F	gl	*P*
Xirau	Junio	M	0.88	1,8	0.375
		D	11.83	1,8	**0.009**
		M x D	0.23	1,8	0.642
	Julio	M	0.41	1,8	0.541
		D	18.24	1,8	**0.003**
		M x D	0.73	1,8	0.416
	Agosto	M	1.30	1,8	0.287
		D	22.77	1,8	**0.001**
		M x D	0.67	1,8	0.435
	Septiembre	M	0.72	1,8	0.465
		D	28.79	1,8	**0.001**
		M x D	0.24	1,8	0.637
	Octubre	M	2.47	1,8	0.155
		D	4.49	1,8	0.067
		M x D	0.10	1,8	0.764
	Noviembre	M	0.48	1,8	0.509
		D	3.88	1,8	0.084
		M x D	0.91	1,8	0.369
	Diciembre	M	0.63	1,8	0.452
		D	0.02	1,8	0.900
		M x D	0.18	1,8	0.686

BIBLIOTECA VIRTUAL

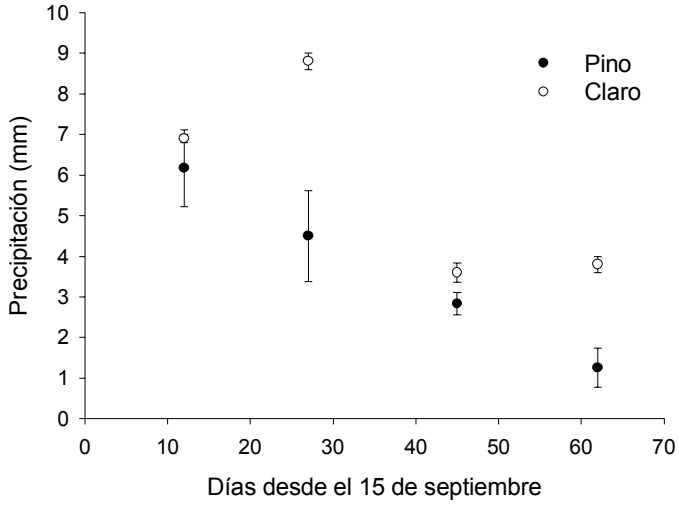


Figura 4.6. Evolución de la precipitación recogida en los microambientes pino y claro durante el otoño de 2000 en Orgegia. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 6).

4.3.2. Respuesta de los plantones introducidos al microambiente de plantación

4.3.2.1. Supervivencia

Los plantones introducidos en 1998 mostraron una mayor supervivencia en el microambiente claro (Figura 4.7, Tabla 4.6). Si bien se encontraron acusadas diferencias en la

evolución de la supervivencia entre especies, ésta fue inferior al 30 % un año después de la plantación en todas ellas, siendo además destacable la elevada mortalidad encontrada en *C. siliqua* y *Pistacia lentiscus* durante el primer mes tras la plantación. *Ceratonia siliqua* mostró una supervivencia mayor en el microambiente claro en todos los muestreos salvo en diciembre, cuando la mayor parte de los plantones estaban muertos. *Rhamnus lycioides* mostró fuertes diferencias entre microambientes durante todo el año, aunque la interacción significativa de tercer orden encontrada en mayo evidenció diferencias entre las parcelas, ya que en Orgegia había un claro efecto del microambiente ($G^2_{\text{Microambiente (M) x supervivencia (S)}} = 10.479$, gl = 1, $P < 0.001$) no presente en Xirau ($G^2_{\text{M x S}} = 0.031$, gl = 1, $P = 0.861$). *Pistacia lentiscus* también mostró un claro efecto del microambiente en todas las fechas, aunque esta respuesta fue dispar entre parcelas en octubre (Orgegia, $G^2_{\text{M x S}} = 0.073$, gl = 1, $P = 0.788$; Xirau, $G^2_{\text{M x S}} = 14.811$, gl = 1, $P < 0.001$) y diciembre (Orgegia, $G^2_{\text{M x S}} = 0.358$, gl = 1, $P = 0.549$; Xirau, $G^2_{\text{M x S}} = 14.811$, gl = 1, $P < 0.001$).

BIBLIOTECA VIRTUAL

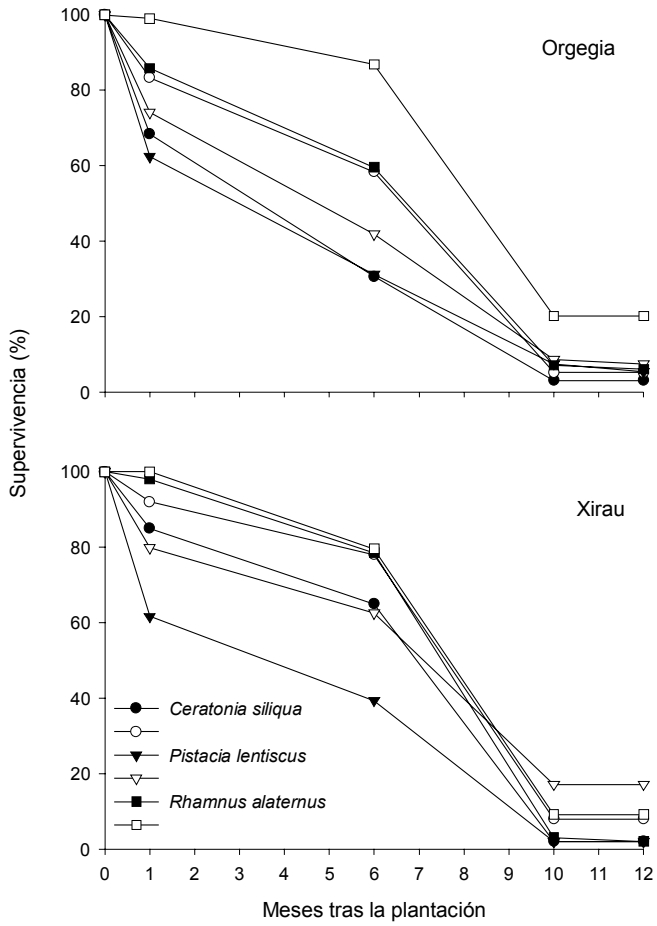


Figura 4.7. Evolución de la supervivencia de la plantación de 1998. El número inicial de plantones para cada combinación de parcela, especie y microambiente de plantación fue 100. Los símbolos negros y blancos corresponden a los microambientes pino y claro respectivamente.

Tabla 4.6. Resultados del análisis log-lineal para la supervivencia de las plantaciones de 1998 y 1999. Los grados de libertad se indican entre paréntesis. n = 100 y 70 para cada combinación de parcela, especie y microambiente de plantación en la plantación de 1998 y 1999 respectivamente. M = microambiente de plantación, U = supervivencia y S = parcela. Las interacciones significativas ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Plantación de 1998							
Muestreo	Especie	M x U (1)		S x U (1)		M x S x U (1)	
		G^2	P	G^2	P	G^2	P
Enero 1999	*Ceratonia siliqua*	8.39	**0.004**	11.12	**<0.001**	0.05	0.821
	Pistacia lentiscus	10.43	**0.001**	0.27	0.601	0.59	0.442
	Rhamnus lycioides	16.93	**<0.001**	11.94	**<0.001**	0.13	0.723
Mayo 1999	*Ceratonia siliqua*	18.15	**<0.001**	31.46	**<0.001**	1.34	0.247
	Pistacia lentiscus	11.83	**<0.001**	1.91	0.167	1.29	0.256
	Rhamnus lycioides	11.14	**<0.001**	11.83	**<0.001**	8.37	**<0.001**
Octubre 1999	*Ceratonia siliqua*	3.93	**0.047**	0.17	0.683	0.68	0.408
	Pistacia lentiscus	8.57	**0.003**	6.56	**0.011**	6.16	**0.013**
	Rhamnus lycioides	10.85	**0.001**	0.29	0.593	<0.01	0.963
Diciembre 1999	*Ceratonia siliqua*	1.75	0.185	1.75	0.185	2.56	0.109
	Pistacia lentiscus	10.71	**0.001**	6.95	**0.008**	4.53	**0.033**
	Rhamnus lycioides	14.12	**<0.001**	1.33	0.250	0.05	0.819
Plantación de 1999							
Muestreo	Especie	M x U (1)		S x U (1)		M x S x U (1)	
		G^2	P	G^2	P	G^2	P
Enero 2000	*Quercus coccifera*	0.37	0.544	0.09	0.761	<0.01	0.986
	Pistacia lentiscus	3.31	0.068	7.68	**0.005**	0.38	0.539
Mayo 2000	*Quercus coccifera*	0.55	0.456	8.70	**0.003**	0.88	0.348
	Pistacia lentiscus	1.85	0.174	10.85	**0.001**	0.93	0.335
Octubre 2000	*Quercus coccifera*	2.79	0.095	<0.01	>0.999	<0.01	>0.999
	Pistacia lentiscus	7.61	**0.006**	0.428	0.513	1.09	0.298
Diciembre 2000	*Quercus coccifera*	1.39	0.238	1.39	0.237	<0.01	>0.999
	Pistacia lentiscus	7.61	**0.006**	0.428	0.513	1.09	0.298

En la plantación de 1999, el efecto del microambiente no fue tan evidente como el observado durante la experiencia anterior (Figura 4.8). Al igual que en ésta, la supervivencia un año después de la plantación fue muy baja, inferior al 15 % en todos los casos. La mortalidad de *Pistacia lentiscus* durante el primer mes en el campo fue muy elevada, superando el 60 % en algunos casos. *Quercus coccifera* presentó una mortalidad post-plantación mucho menor, inferior al 20 %. No se encontró un efecto significativo del microambiente en la supervivencia de *Q. coccifera* durante ningún muestreo (Tabla 4.6). En el caso de *Pistacia lentiscus*, la supervivencia fue significativamente mayor en el microambiente claro tanto en octubre como en diciembre de 2000 (Tabla 4.6).

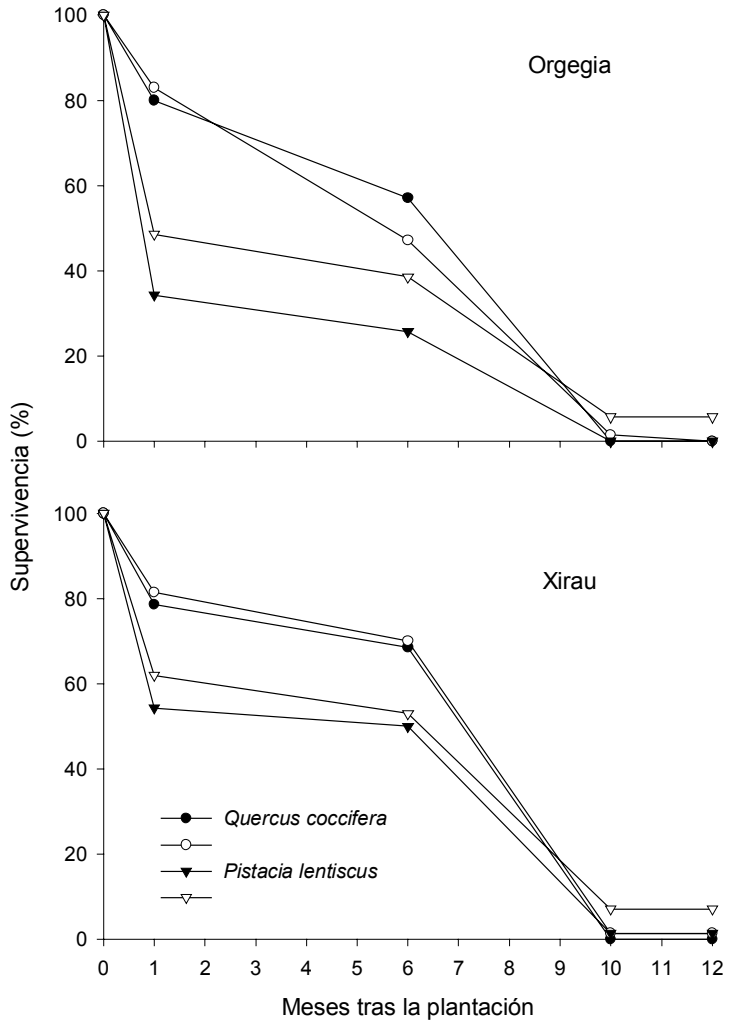


Figura 4.8. Evolución de la supervivencia de la plantación de 1999. El número inicial de plantones para cada combinación de parcela, especie y microambiente de plantación fue 70. Los símbolos negros y blancos corresponden a los microambientes pino y claro respectivamente.

4.3.2.2. Estado fisiológico

En mayo de 2000, los potenciales hídricos no mostraron diferencias significativas entre microambientes (Figura 4.9, Tabla 4.7). Es interesante destacar que el fuerte descenso observado en esta variable a mediodía en *Pistacia lentiscus* fue significativo sólo en el microambiente pino (ANOVA de un factor, F = 5.657, gl = 1,8, $P = 0.045$). No se observó efecto del microambiente en los valores de $F_v:F_m$ (Figura 4.9, Tabla 4.7), a pesar de las diferencias en radiación registradas durante la mañana (185.70 ± 92.87 y 1351.7 ± 59.3 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en los microambientes pino y claro respectivamente[15]; ANOVA de un factor, F = 111.99, gl = 1,18, $P < 0.001$).

[15] media ± error estándar, $n = 10$.

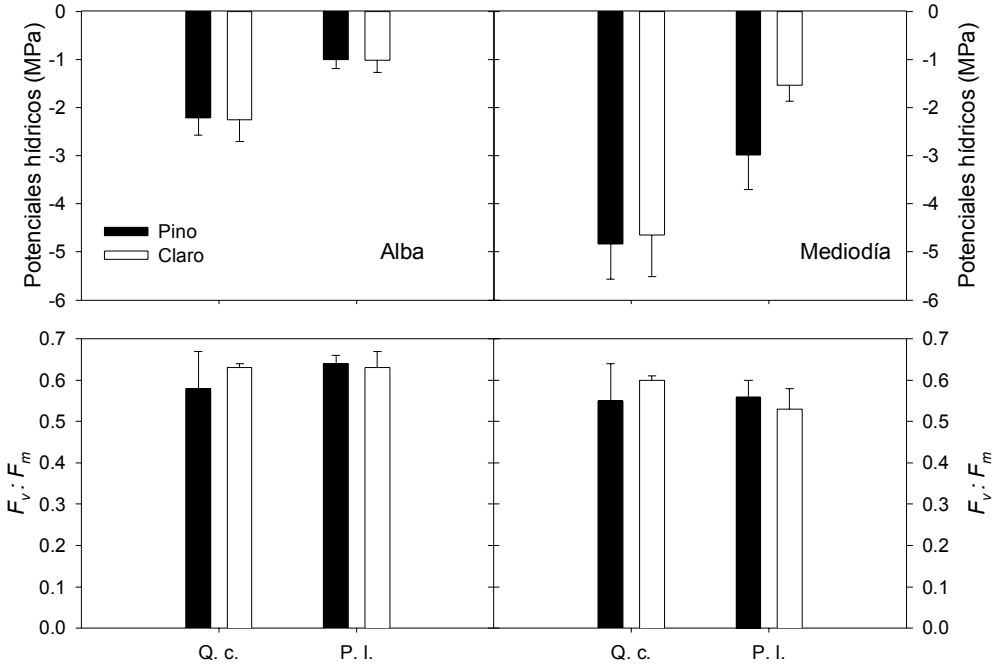


Figura 4.9. Potenciales hídricos (gráfico superior) y eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m, gráfico inferior) evaluados en Xirau durante mayo de 2000. Los datos representan la media y el error estándar (n = 6). Q. c. = *Quercus coccifera* y P. l. = *Pistacia lentiscus*.

Tabla 4.7. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente de plantación (M) y la especie (E), así como el de su interacción, en el potencial hídrico (Ψ) y la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) evaluados en Xirau en mayo de 2000. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Hora	Resultados del ANOVA								
		Especie			Microambiente			M x E		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Ψ	Alba	13.95	1,16	**0.002**	0.01	1,16	0.916	<0.01	1,16	0.964
	Mediodía	3.10	1,16	**0.097**	1.14	1,16	0.252	0.73	1,16	0.407
F_v:F_m	Alba*	1.35	1,16	0.262	0.85	1,16	0.371	1.17	1,16	0.296
	Mediodía*	<0.01	1,16	0.989	0.41	1,16	0.530	1.63	1,16	0.220

* Varianzas no homogéneas.

4.3.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Pinus halepensis* y las especies introducidas

4.3.3.1. Experiencias de invernadero

No se apreciaron efectos alelopáticos en los suelos del microambiente pino que afectaran al desarrollo de los plantones de *Pistacia lentiscus*, ya que la interacción microambiente x carbón activado no fue significativa para ninguna de las variables evaluadas en el experimento *suelo* (Tabla 4.8). La biomasa de los plantones fue mayor en el

microambiente pino que en el claro, mientras que la presencia de carbón activado promovió un incremento de la biomasa de raíces y del cociente biomasa subterránea: biomasa aérea (Tabla 4.8). Resultados similares fueron obtenidos en el experimento *hojarasca*, ya que no se observaron diferencias significativas en el crecimiento y fisiología de *Pistacia lentiscus* promovidas por la hojarasca de *P. halepensis* (Tablas 4.9 y 4.10). Tampoco se detectó la presencia de interacciones alelopáticas mediadas por exudados radiculares de *P. halepensis*, ya que la interacción vecino x carbón activado no fue significativa para ninguna de las variables biométricas (Figura 4.10, Tabla 4.11) y fisiológicas (Figura 4.11, Tabla 4.12) evaluadas en el experimento *exudados*. En esta experiencia, los plantones mostraron un mayor crecimiento en presencia de carbón activado, independientemente de su vecino.

Tabla 4.8. Características biométricas de los plantones de *Pistacia lentiscus* al final del experimento *suelo* y resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente y el carbón activado, así como el de su interacción. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 12). P- = microambiente pino control, P+ = microambiente pino con carbón activado, C- = microambiente claro control y C+ = microambiente claro con carbón activado, R:S = cociente biomasa subterránea: biomasa aérea. Los efectos significativos (P < 0.05) se indican en negrita.

Variable	P-	P+	C-	C+
Diámetro (mm)	0.77 ± 0.04	0.70 ± 0.04	0.73 ± 0.05	0.69 ± 0.03
Altura (cm)	2.63 ± 0.11	2.48 ± 0.13	2.56 ± 0.17	2.20 ± 0.10
Número de hojas	13.58 ± 0.58	12.75 ± 0.84	12.67 ± 0.51	13.42 ± 0.72
Hojas ($\cdot 10^{-2}$, g)	4.69 ± 0.30	4.33 ± 0.43	4.02 ± 0.46	3.64 ± 0.34
Tallo ($\cdot 10^{-3}$, g)	7.92 ± 1.02	5.92 ± 0.74	6.17 ± 1.15	4.50 ± 0.48
Raíces ($\cdot 10^{-1}$, g)	1.04 ± 0.12	1.35 ± 0.23	0.64 ± 0.09	1.07 ± 0.16
R:S	1.95 ± 0.22	2.85 ± 0.48	1.46 ± 0.16	2.93 ± 0.53

Resultados del ANOVA

Variable	Microambiente (M)			Carbón activado (C)			M x C		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Diámetro	0.47	1,44	0.496	2.00	1,44	0.164	0.17	1,44	0.679
Altura	1.96	1,44	0.168	3.95	1,44	0.053	0.66	1,44	0.420
Número de hojas	0.03	1,44	0.854	<0.01	1,44	0.951	1.38	1,44	0.247
Hojas	3.22	1,44	0.079	0.93	1,44	0.341	<0.01	1,44	0.983
Tallo	4.19	1,44	**0.047**	1.92	1,44	0.173	0.08	1,44	0.779
Raíces	5.85	1,44	**0.020**	5.18	1,44	**0.028**	0.11	1,44	0.742
R:S	0.93	1,44	0.338	8.74	1,44	**0.005**	0.94	1,44	0.339

Tabla 4.9. Tasas de crecimiento relativas (TCR) y raíces desarrolladas fuera del cepellón de los plantones de *Pistacia lentiscus* en el experimento *hojarasca* y resultados de los ANOVA de un factor para evaluar su efecto. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 12).

	Tratamiento		Resultados del ANOVA		
	Hojarasca	Control	F	gl	*P*
TCR diámetro ($\cdot 10^{-3}$, día $^{-1}$)	2.07 ± 0.16	1.74 ± 0.25	1.17	1,22	0.292
TCR altura ($\cdot 10^{-3}$, día^{-1})	1.79 ± 0.21	1.53 ± 0.25	0.60	1,22	0.448
TCR número de hojas ($\cdot 10^{-3}$, día $^{-1}$)	4.21 ± 0.55	4.28 ± 0.51	<0.01	1,22	0.930
Raíces (g) †	0.56 ± 0.06	0.40 ± 0.07	1.64	1,21	0.214

† Para esta variable se muestran los resultados de un ANCOVA utilizando como covariable el primer eje de un PCA realizado con el diámetro, la altura y el número de hojas de los plantones de *Pistacia lentiscus* al inicio del experimento.

Tabla 4.10. Eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) durante el verano de los plantones de *Pistacia lentiscus* en el experimento *hojarasca* y resultados de los ANOVA de un factor para evaluar la significación su efecto. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 6).

Fecha	Hora	F_v:F_m		ANOVA		
		Hojarasca	Control	F	gl	*P*
24-7-01	Alba	0.68 ± 0.01	0.69 ± 0.01	0.96	1,10	0.351
	Mediodía	0.49 ± 0.02	0.45 ± 0.03	0.97	1,10	0.347
29-8-01	Alba	0.73 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.43	1,10	0.528
	Mediodía	0.70 ± 0.01	0.71 ± 0.01	1.93	1,10	0.195

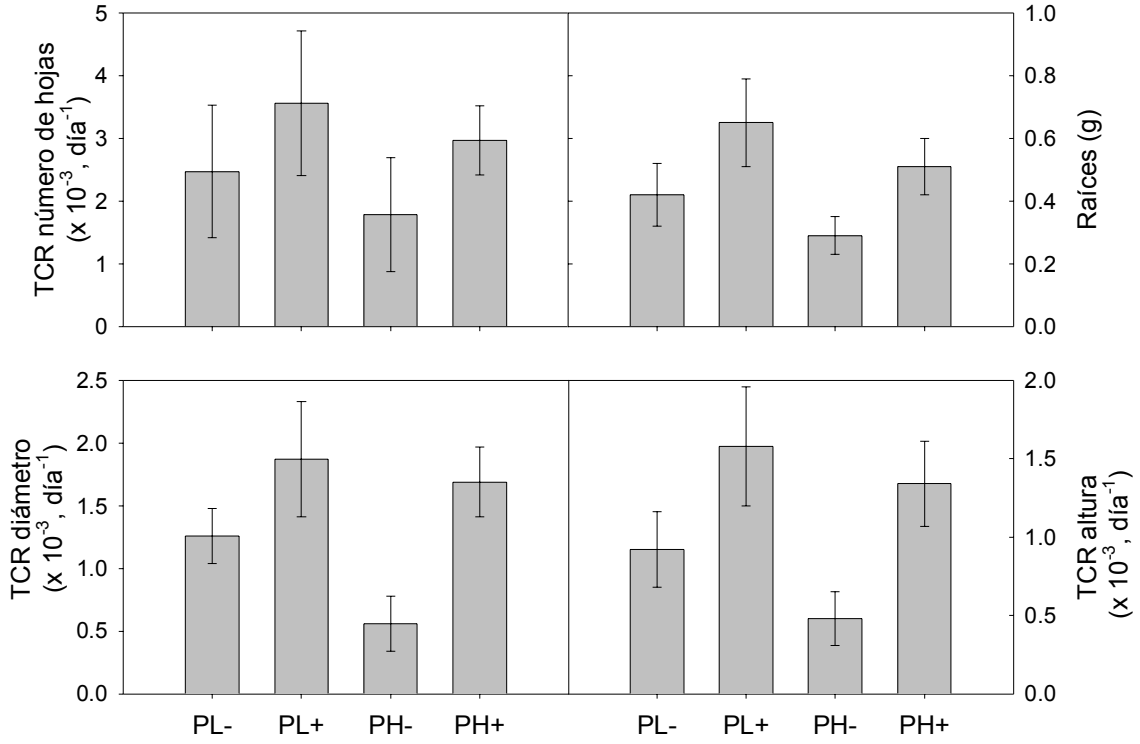


Figura 4.10. Tasas de crecimiento relativas (TCR) y producción de raíces fuera del cepellón de *Pistacia lentiscus* en el experimento *exudados*. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 12). PL- = *Pistacia lentiscus* como vecino sin carbón activado, PL+ = *Pistacia lentiscus* como vecino con carbón activado, PH- = *Pinus halepensis* como vecino sin carbón activado y PH+ = *Pinus halepensis* como vecino con carbón activado.

Tabla 4.11. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto de la especie acompañante (V) y el carbón activado (C), así como el de su interacción, en las tasas de crecimiento relativo (TCR) y en las raíces producidas fuera del cepellón de los plantones de *Pistacia lentiscus* en el experimento *exudados*. Los efectos significativos (P < 0.05) se indican en negrita.

Variable	Especie acompañante			Carbón activado			V x C		
	F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
TCR diámetro	2.08	1,44	0.157	7.90	1,44	**0.007**	0.70	1,44	0.407
TCR altura	1.47	1,44	0.232	7.76	1,44	**0.008**	0.13	1,44	0.720
TCR número de hojas*	0.46	1,44	0.502	1.46	1,44	0.232	<0.01	1,44	0.960
Raíces†	1.23	1,43	0.273	4.36	1,43	**0.043**	0.65	1,43	0.424

* Varianzas no homogéneas.

† Para esta variable se muestran los resultados de un ANCOVA utilizando como covariable el primer eje de un PCA realizado con el diámetro, la altura y el número de hojas de los plantones de *Pistacia lentiscus* al inicio del experimento.

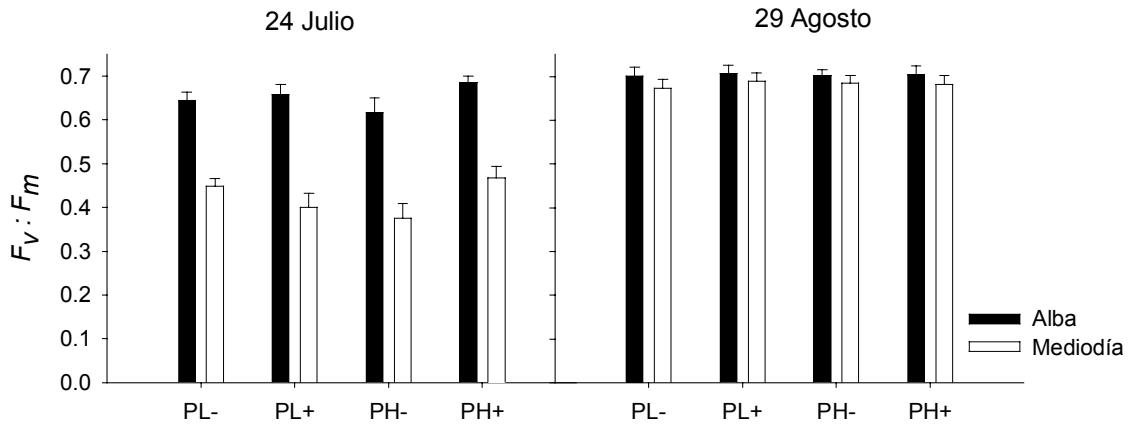


Figura 4.11. Valores de eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) de *Pistacia lentiscus* registrados durante el verano de 2001 en el experimento *exudados*. Los datos representan la media y el error estándar (n = 6). PL- = *Pistacia lentiscus* como vecino sin carbón activado, PL+ = *Pistacia lentiscus* como vecino con carbón activado, PH- = *Pinus halepensis* como vecino sin carbón activado y PH+ = *Pinus halepensis* como vecino con carbón activado.

Tabla 4.12. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto de la especie acompañante (V) y la presencia de carbón activado (C), así como el de su interacción, en los valores de eficiencia máxima del PSII (F_v:F_m) registrados durante el verano en los plantones de *Pistacia lentiscus* en el experimento *exudados*. Los efectos significativos (P < 0.05) se indican en negrita.

Fecha	Hora	Especie acompañante			Carbón activado			V x C		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
24-7-01	Alba	<0.01	1,19	0.997	2.70	1,19	0.117	1.30	1,19	0.268
	Mediodía	0.08	1,19	0.928	0.64	1,19	0.435	5.90	1,19	**0.025**
29-8-01	Alba	<0.01	1,20	0.983	0.03	1,20	0.872	0.02	1,20	0.900
	Mediodía	0.07	1,20	0.937	0.13	1,20	0.900	0.22	1,20	0.643

La presencia de carbón activado atenuó de manera significativa la pérdidas de humedad durante los primeros días tras el riego en el experimento *exudados* (Figura 4.12), tal como indican las diferencias significativas en el coeficiente que ajusta el primer tramo de caída exponencial del contenido de humedad de las ecuaciones exponenciales dobles ajustadas (test de Mann-Whitney, U < 0.01, P = 0.05). No obstante, estas diferencias no se apreciaron en el experimento *suelo* (Figura 4.12, test de Kruskal-Wallis, = 1.13, gl = 3, P = 0.769). En el experimento *hojarasca* no se observaron diferencias significativas de humedad entre tratamientos (Figura 4.12, test de Mann-Whitney, U = 4, P = 0.248).

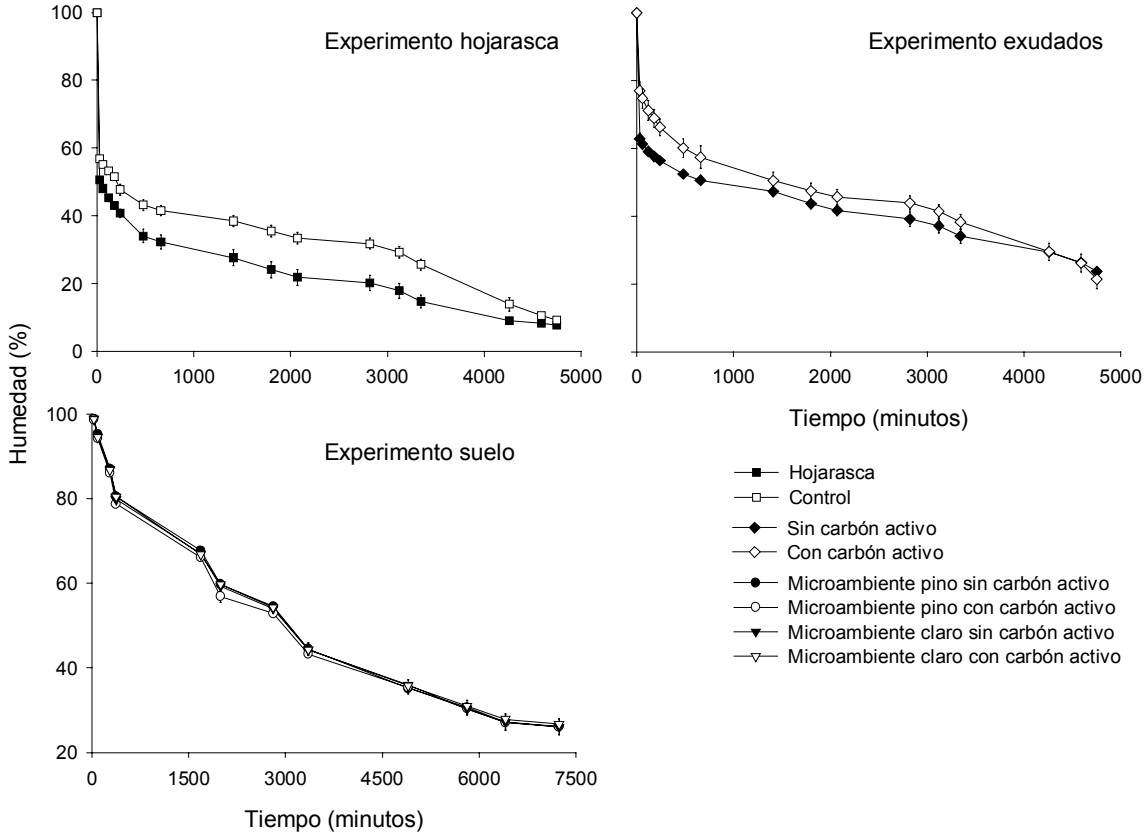


Figura 4.12. Curvas de secado para los contenedores utilizados durante las experiencias de invernadero. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 6 para el experimento *hojarasca*, n = 3 para los experimentos *suelo* y *exudados*).

4.3.3.2. Experiencia de campo

La humedad del suelo entre febrero de 2001 y marzo de 2002 siguió un patrón similar al observado durante el año 2000, con máximos primaverales y otoñales y niveles mínimos estivales (Figura 4.13). No se observaron diferencias significativas entre microambientes (Tabla 4.13), aunque la humedad fue mayor en el microambiente PH que en el PC en todos los muestreos. También se apreció una clara tendencia a encontrar mayores valores de humedad en el microambiente OC que en el PC durante la mayor parte de muestreos. Las diferencias entre los microambientes PC y PM fueron mínimas. El meta-análisis proporcionó información adicional sobre el comportamiento de la humedad en los distintos microambientes no revelada por el ANOVA de medidas repetidas (Figura 4.14). Es interesante destacar cómo el efecto sobre la humedad de la eliminación de la competencia por parte de las especies herbáceas fue especialmente evidente y significativo durante las primeras

semanas posteriores a las lluvias primaverales, indicando que el consumo de agua por parte de estas especies es notable. El efecto neto en la humedad del suelo fue siempre negativo, sugiriendo una mayor disponibilidad de agua en el microambiente OC respecto al PC. Es interesante destacar que las diferencias relativas entre ambos microambientes fueron significativas después de las lluvias primaverales, tendiendo a minimizarse justo después de estos eventos. La eliminación de la competencia por *P. halepensis* no tuvo un efecto significativo sobre la humedad edáfica durante el periodo evaluado.

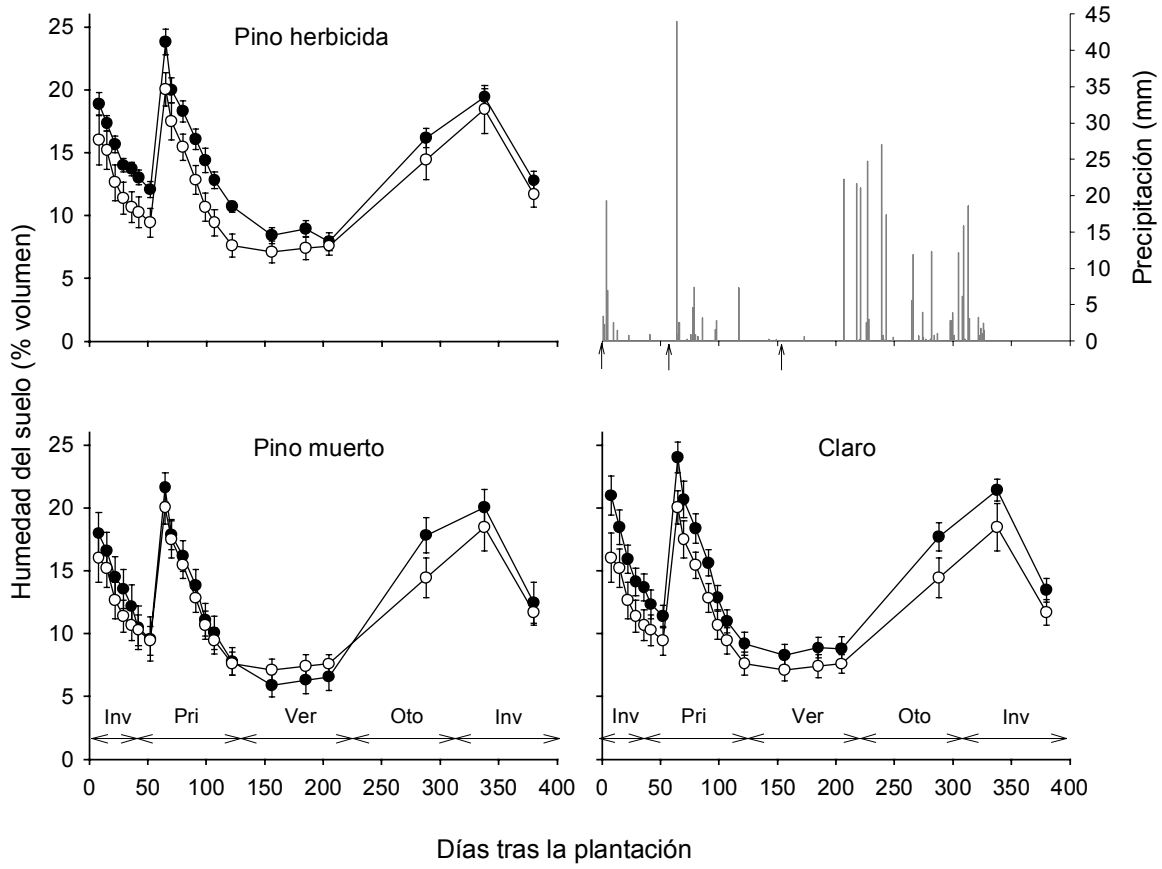


Figura 4.13. Evolución de la humedad edáfica en Orgegia entre febrero de 2001 y marzo de 2002. Los símbolos blancos, introducidos en todos los gráficos para facilitar la comparación, indican la humedad en el microambiente pino control. Las barras grises presentes en el gráfico superior derecho indican la precipitación registrada en la parcela, mientras que las flechas de dicho gráfico indican los momentos en los que se realizó un riego equivalente a una lluvia de 35 mm. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 7-10). La plantación se realizó el 14 de febrero de 2001. Inv = invierno, Pri = primavera, Ver = verano y Oto = otoño. Los datos de precipitación provienen de la estación meteorológica de Alicante-Ciudad Jardín (38º 21´N, 0º 30´W).

Tabla 4.13. Resultado de un ANOVA de medidas repetidas realizado con los datos de humedad edáfica en Orgegia. Los valores de los efectos intra-sujetos corresponden a la corrección por el estadístico ε de Greenhouse-Geiger, que tuvo un valor de 0.28. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Efectos	F	gl	*P*
Intra-sujetos	Tiempo	203.36	5, 153	**< 0.001**
	Tiempo x Microambiente	1.99	15, 153	**0.017**
Inter-sujetos	Microambiente	2.29	3, 29	0.099

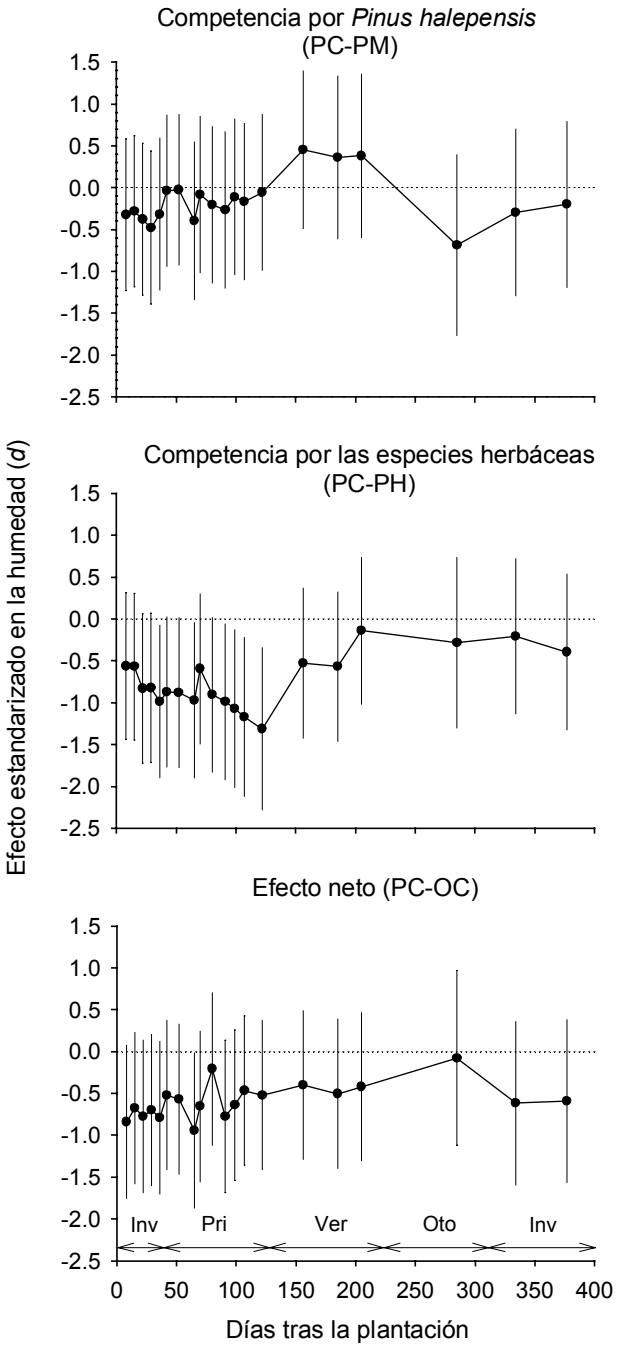


Figura 4.14. Evolución de los efectos netos y negativos sobre la humedad del suelo entre febrero de 2001 y marzo de 2002 en Orgegia. Los valores representan el índice $d \pm$ el intervalo de confianza al 95 % ($n = 10$). Para calcular cada efecto se han utilizado los valores de los microambientes incluidos entre paréntesis. PC = pino control, PH = pino herbicida, PM = pino muerto, OC = claro, Inv = invierno, Pri = primavera, Ver = verano y Oto = otoño.

Trece meses tras la plantación, la supervivencia de los plantones de *Pistacia lentiscus* introducidos osciló entre el 7 y el 64 % de los microambientes OC y PH respectivamente (Figura 4.15). El principal episodio de mortalidad tuvo lugar durante el verano, aunque su evolución mostró notables diferencias entre microambientes. Es interesante destacar la elevada mortalidad sufrida en el mes de junio en el microambiente OC, donde murieron cerca del 40 % de los plantones. Contrariamente a lo observado en las plantaciones de 1998 y 1999, la supervivencia en este microambiente fue menor que la observada en el PC durante la mayor parte del periodo de estudio, siendo las diferencias en su evolución significativas. Tampoco se observó mortalidad durante los primeras semanas tras la plantación, debido seguramente a los riegos efectuados. Las curvas de supervivencia no mostraron diferencias significativas entre los microambientes PC y PM, ni entre OC y PM, aunque sí entre el microambiente PH y el resto (Figura 4.15).

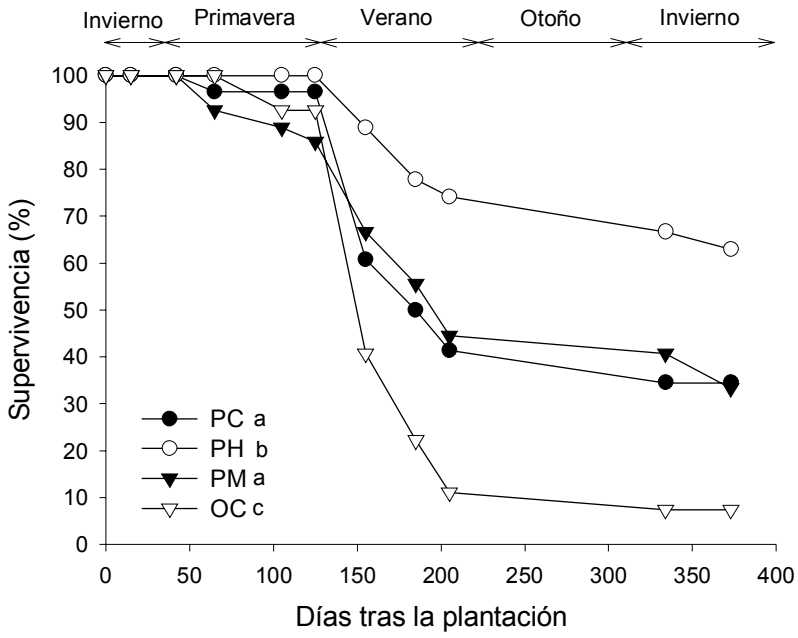


Figura 4.15. Evolución de la supervivencia de los plantones de *Pistacia lentiscus* introducidos en Orgegia el 14 de febrero de 2001. El número inicial de plantones presentes en cada microambiente fue 27. Letras minúsculas diferentes junto a la leyenda indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes en las funciones de supervivencia (P <0.05, test de log-rango después de un análisis de supervivencia utilizando el procedimiento de Kaplan-Meier). PC = pino control, PH = pino herbicida, PM = pino muerto y OC = claro.

Los potenciales hídricos al alba evaluados durante la primavera mostraron menores valores en el microambiente PM que en el resto (Figura 4.16). Es interesante resaltar la evolución diferencial entre microambientes sufrida entre abril y junio. Mientras que en los microambientes PC, PH y OC se encontraron valores más negativos al final de la primavera,

en el microambiente PM ocurrió lo contrario. La evolución de la eficiencia máxima del PSII (F_v:F_m) durante la primavera y el verano mostró la presencia de diferencias entre microambientes (Figura 4.17). Los plantones introducidos en el microambiente PH mostraron siempre los mayores valores de F_v:F_m al alba, que permanecieron bastante constantes durante todo el periodo estudiado y fueron más elevados que los del resto de microambientes (Tabla 4.14). Los valores registrados a mediodía fueron sensiblemente inferiores a los obtenidos al alba, aunque siguieron la misma evolución. En este caso se registraron tres grupos de microambientes claramente diferenciados (Figura 4.17). Es interesante destacar el descenso observado en el microambiente PC durante los dos últimos muestreos, que llegó a los valores presentes en el OC. La diferencia entre los valores al alba y al mediodía durante el periodo estudiado también presentó variaciones entre microambientes (Tabla 4.14). La reducción de la F_v:F_m en el microambiente OC fue mayor que la registrada en los microambientes PC y PM.

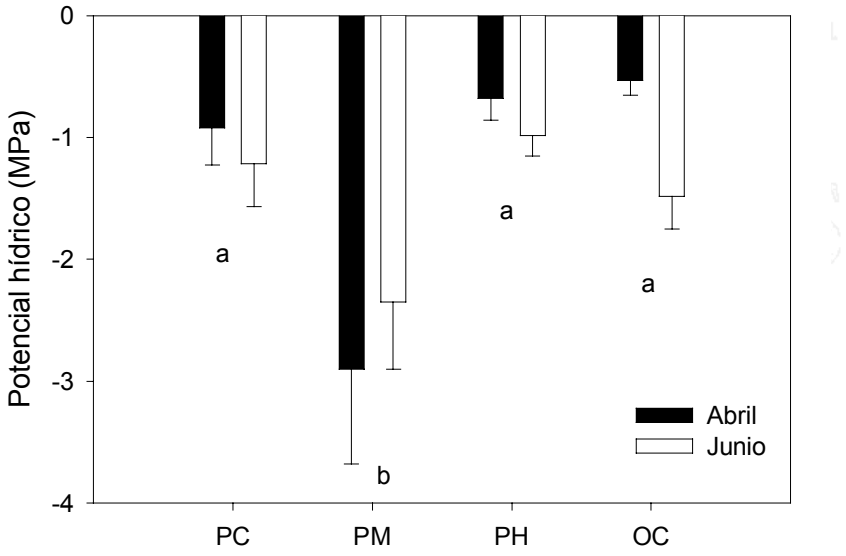


Figura 4.16. Potenciales hídricos evaluados en Orgegia durante la primavera de 2001. Los valores representan la media y el error estándar (n = 6). Letras diferentes indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes (P < 0.05, test SNK después de un ANOVA de dos factores). PC = pino control, PH = pino herbicida, PM = pino muerto y OC = claro.

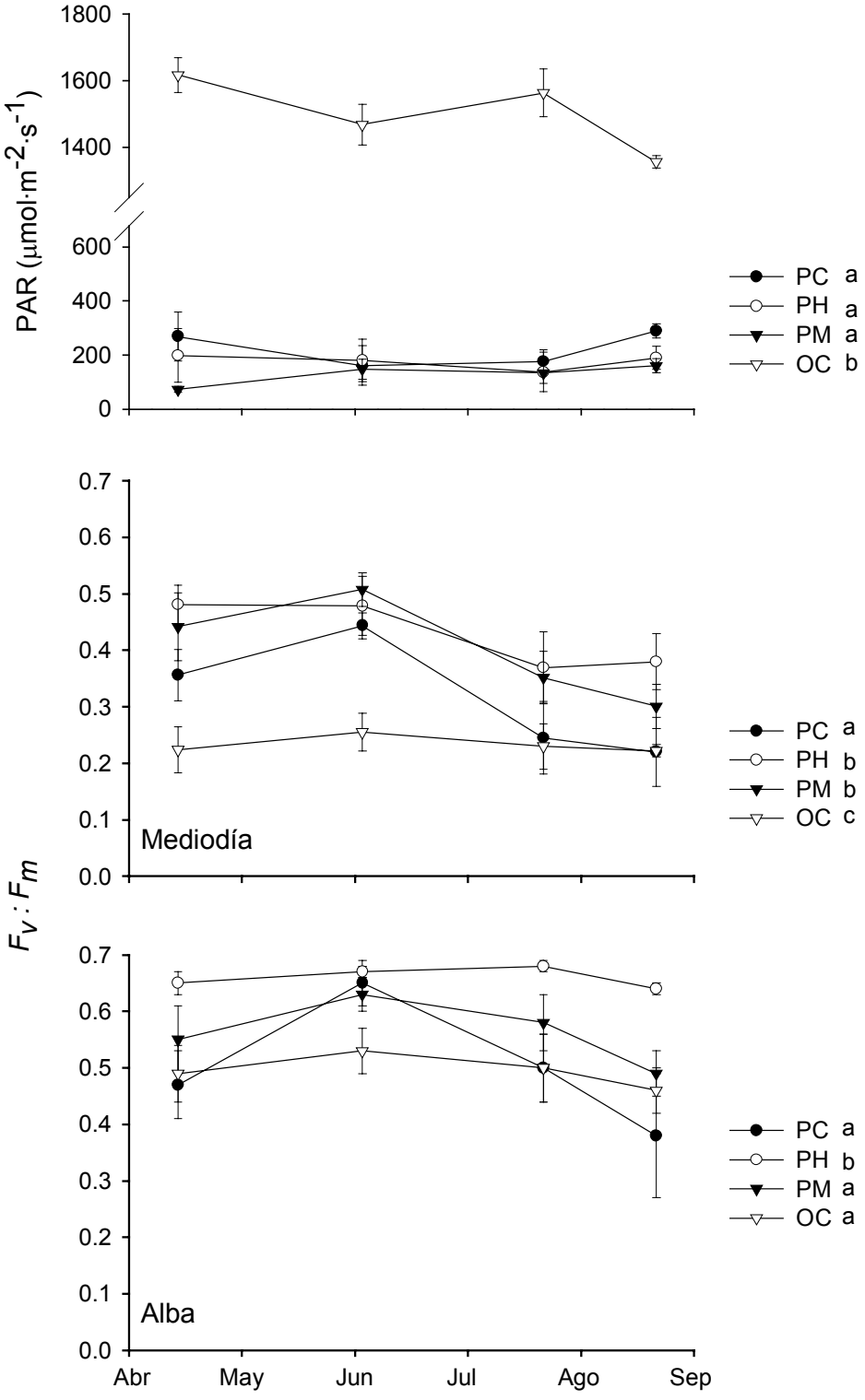


Figura 4.17. Evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y de la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) durante la primavera y el verano de 2001 en Orgegia. Los valores representan la media ± el error estándar (n = 6). Letras distintas junto a la leyenda indican la presencia de diferencias significativas entre microambientes (P < 0.05, test SNK después de un ANOVA de dos factores). PC = pino control, PH = pino herbicida, PM = pino muerto y OC = claro.

Tabla 4.14. Resultados de los ANOVA de dos factores para evaluar el efecto del microambiente (M) y el muestreo (T) en la evolución del potencial hídrico (Ψ), la radiación PAR y la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) durante la primavera y el verano de 2001 en Orgegia. En el caso de Ψ, ambos factores fueron fijos, mientras que para el PAR y la F_v:F_m el microambiente y la fecha de muestreo fueron considerados como factores fijo y aleatorio respectivamente. Los efectos significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

	Hora	Resultados del ANOVA								
		Microambiente			Fecha de muestreo			M x T		
		F	gl	*P*	F	gl	*P*	F	gl	*P*
Ψ	-	8.03	3,40	**< 0.001**	0.11	1,40	0.74	0.11	3,40	0.953
PAR	-*	312.15	3,9	**< 0.001**	0.35	3,9	0.79	1.52	9,76	0.157
F_v:F_m	Alba*	12.09	3,9	**0.002**	5.62	3,9	**0.019**	0.87	9.76	0.559
	Mediodía	15.65	3,9	**0.001**	8.86	3,9	**0.005**	0.91	9,76	0.526
	Diferencia	5.39	3,9	**0.021**	4.65	3,9	**0.032**	0.79	9,76	0.628

* Varianzas no homogéneas.

4.3.4. Importancia relativa y evolución temporal de los efectos netos y negativos en la interacción entre *Pinus halepensis* y *Pistacia lentiscus*

El análisis de las diferencias relativas en la supervivencia mostró que el efecto negativo de las especies herbáceas fue considerablemente superior al ejercido por *P. halepensis* durante la primavera y el verano (Figura 4.18). Mientras que este último fue despreciable durante la mayor parte del tiempo, el de las especies herbáceas incrementó su magnitud conforme lo hicieron las condiciones ambientales adversas durante la época estival. El efecto neto de la interacción fue facilitativo a partir del final de la primavera y aumentó aumentó durante el transcurso del verano. El análisis de los datos de F_v:F_m arrojó el mismo patrón general (Figura 4.19). El efecto negativo de las herbáceas fue significativo en todos los muestreos excepto en junio, e incrementó durante el verano. El efecto de *P. halepensis* no fue significativo en ningún muestreo, al igual que ocurrió con el efecto neto de la interacción, aunque es destacable el cambio de signo (de negativo a positivo) experimentado por este último entre abril y mayo, cuando la humedad edáfica se recuperó después de unas lluvias y se produjo un notable descenso en el efecto negativo promovido por las especies herbáceas y *P. halepensis*.

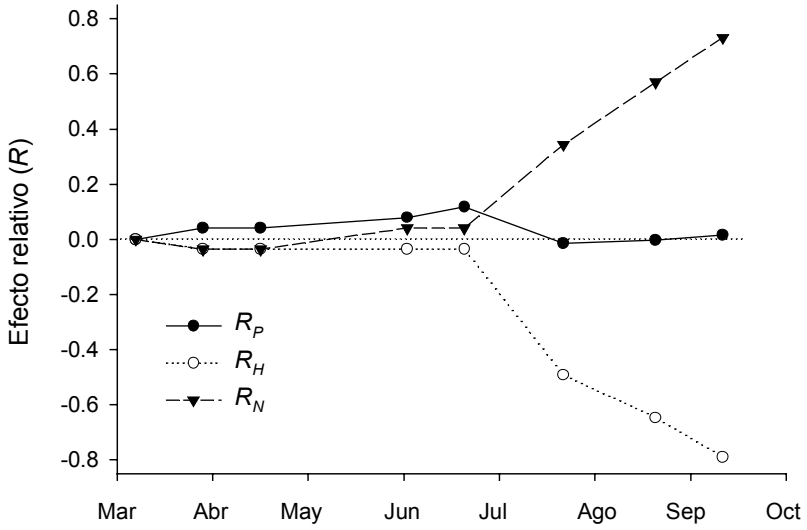


Figura 4.18. Evolución del efecto neto (R_N) y de la competencia por parte de *Pinus halepensis* (R_P) y de las especies herbáceas (R_H) sobre la supervivencia durante la primavera y el verano de 2001 en Orgegia. Para facilitar la interpretación, el signo de la interacción se ha cambiado respecto al resultado obtenido con las fórmulas 4.1, 4.2 y 4.3 (página 214).

BIBLIOTECA VIRTUAL

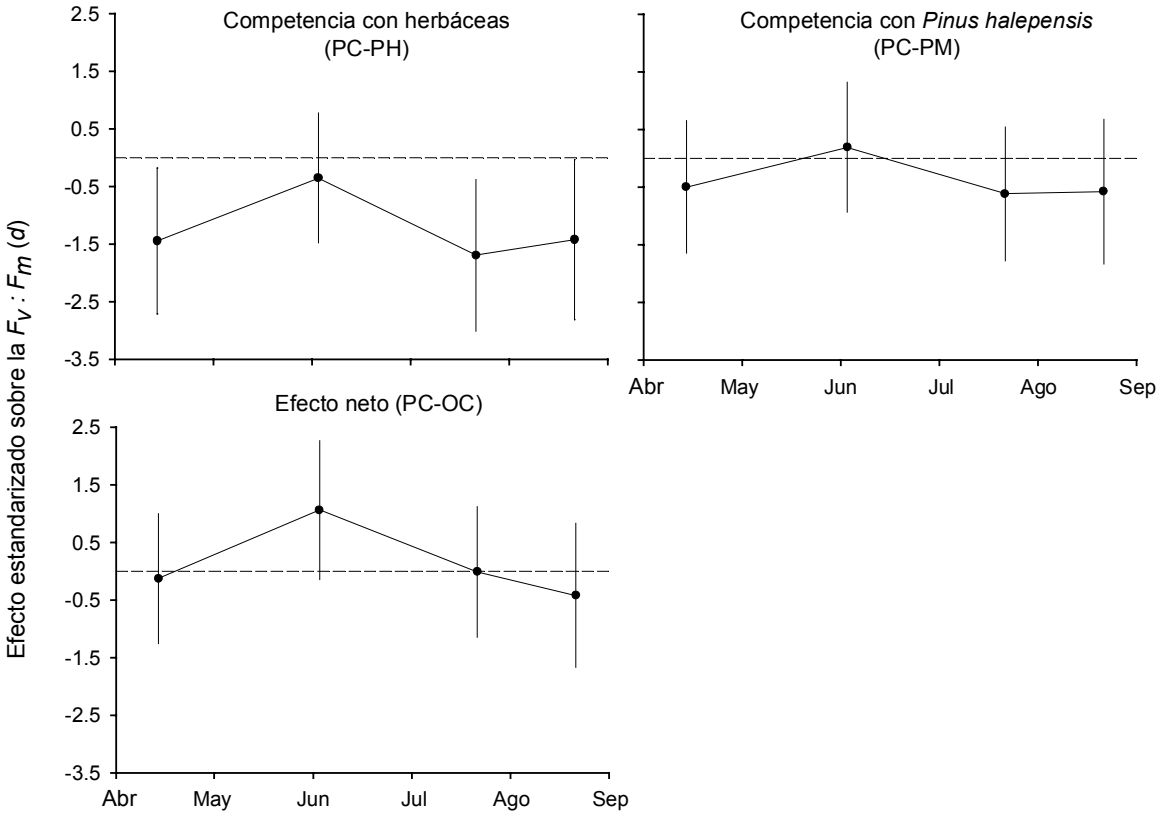


Figura 4.19. Evolución de los efectos netos y negativos sobre la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v:F_m) durante la primavera y el verano de 2001 en Orgegia. Los valores representan el índice d ± el intervalo de confianza al 95 % (n = 6). Para calcular cada efecto se han utilizado los valores de los microambientes incluidos entre paréntesis. PC = pino control, PH = pino herbicida, PM = pino muerto y OC = claro.

4.4. Discusión

Las distintas experiencias realizadas indican la existencia de competencia entre los plantones introducidos y las especies herbáceas presentes debajo de *P. halepensis*. Así pues, una interacción indirecta (*sensu* Miller 1994) entre esta especie y los arbustos introducidos, mediada por especies herbáceas, parece ponerse de manifiesto en las repoblaciones estudiadas. No se obtuvieron evidencias de interferencia directa entre *P. halepensis* y los arbustos mediada por la competencia por el agua o la producción de compuestos alelopáticos por parte de las raíces y la hojarasca de *P. halepensis*.

Es de destacar el hecho de que, contrariamente a lo observado en los espartales, el resultado neto de la interacción entre *P. halepensis* y las especies arbustivas no fue el mismo en todas las experiencias realizadas, lo que refuerza el carácter dinámico de estas interacciones y su posible relación con la disponibilidad hídrica (Tielbörger & Kadmon 2000a, Pugnaire & Luque 2001). Los resultados obtenidos sugieren que la interacción indirecta descrita puede limitar el establecimiento de los arbustos en zonas semiáridas.

4.4.1. Modificación de las condiciones ambientales por *Pinus halepensis*

A pesar de su pequeño tamaño y escaso desarrollo, los individuos de *P. halepensis* son capaces de incrementar el contenido de carbono orgánico (CO) del suelo, dando lugar a la aparición de "islas de recursos" (Reynolds et al. 1999). Estos resultados están de acuerdo con Bautista (1999) y con otros estudios que describen un incremento de la acumulación de la materia orgánica con el desarrollo vegetal en formaciones forestales del género *Pinus* (Ovington 1954, Van Berghen et al. 1986, Cortina 1992, Romanyà et al. 2000). No obstante, la magnitud de las diferencias entre microambientes es pequeña, y en Xirau éstas no son significativas. Los contenidos de CO observados en este estudio son similares a los recogidos en otras repoblaciones de *P. halepensis* realizadas en zonas de clima similar (19-41 $mg \cdot g^{-1}$, Herrero & Rubio 1994), pero inferiores a los descritos en matorrales y bosques naturales de *P. halepensis* en la provincia de Alicante (50-80 $mg \cdot g^{-1}$, De la Torre & Alías 1996). Los valores observados de nitrógeno total siguen la misma tendencia. La escasa productividad de las parcelas estudiadas también queda reflejada en los valores del índice C:N y en las pequeñas diferencias entre microambientes en esta variable, que no son significativas en Orgegia. Estos valores son inferiores a los observados en bosques naturales y repoblaciones de *P. halepensis*

de la provincia de Alicante (13-16, De la Torre & Alías 1996) y reflejan una baja acumulación de las fracciones más lábiles de la materia orgánica (Cortina 1992). En resumen, la introducción de *P. halepensis* en la zona de estudio no parece haber mejorado notablemente las condiciones edáficas, debido seguramente a su baja productividad y crecimiento.

Pinus halepensis reduce sustancialmente la radiación que llega a los plantones introducidos debajo de su copa. Esta especie también interceptó una cantidad notable de las lluvias evaluadas durante el otoño de 2000, cerca del 36 % de la precipitación caída durante ese periodo de tiempo. Estos resultados concuerdan con observaciones recogidas en una repoblación de *P. halepensis* en la cuenca del Ventós (Agost), localizada a unos 6 km de Xirau, donde se ha estimado que la interceptación por esta especie reduce el agua procedente de las precipitaciones en un 25 % frente a las zonas desnudas sin vegetación (Juan Bellot, datos no publicados). Si bien no se registraron diferencias significativas durante la mayor parte de dicho año, se observa una cierta tendencia a encontrar mayores valores de humedad en el microambiente pino control después de las lluvias invernales y en el claro durante la sequía estival. Los valores registrados después de las lluvias, a pesar de la interceptación observada, pueden ser consecuencia de procesos de canalización de la escorrentía cortical (Bellot & Escarré 1991) y de una menor demanda evaporativa resultado del sombreo (Breshears et al 1998). En el año 2001 tampoco se encontraron diferencias significativas entre microambientes PC y OC, aunque este último presentó mayores valores de humedad durante todo el periodo de estudio.

4.4.2. Respuesta de los plantones al microambiente de plantación

A pesar de las diferencias existentes en radiación, no se observa ninguna mejora en el estado del fotosistema II de los plantones en el microambiente pino respecto al claro. Los valores de $F_v:F_m$ registrados son en todos los casos inferiores al valor que caracteriza a las plantas no estresadas (0.83, Björkman & Demmig 1987), indicando la presencia de cierto grado de estrés en los plantones introducidos. En mayo de 2000, la $F_v:F_m$ osciló entre 0.53 y 0.64, valores similares a los medidos en las parcelas de espartal (Figura 3.11, página 162) pero inferiores a los obtenidos en ejemplares adultos de *Q. coccifera* (0.76 ± 0.02 y 0.75 ± 0.09 al alba y mediodía respectivamente[16]) y *Pistacia lentiscus* (0.77 ± 0.01 y 0.76 ± 0.09 al alba y mediodía respectivamente[16]) al final de la primavera en la cuenca del Ventós (Juan

[16] media ± desviación estándar, $n = 6$.

Bellot, datos no publicados). Estos resultados están probablemente favorecidos por una fotoinhibición de larga duración (Long et al. 1994), tal como sugiere la ausencia de diferencias entre los valores al alba y al mediodía.

Las medidas de $F_v:F_m$ realizadas durante la primavera y el verano de 2001 no mostraron diferencias significativas entre microambientes al alba aunque sí al mediodía, sugiriendo la presencia de fotoinhibición diurna (Bilger et al. 1995, Valladares & Pearcy 1997). La ausencia de diferencias al alba indica que este proceso es reversible durante la tarde-noche, incluso en la época de mayor estrés, tal como se ha observado en los espartales con plantones de *Q. coccifera* y en estudios realizados con arbustos esclerófilos mediterráneos (Werner et al. 1999, Méthy 1999, Martínez-Ferri et al. 2000). Es interesante destacar que los valores de $F_v:F_m$ al mediodía mostraron una tendencia a su reducción en el microambiente PC conforme avanzaba la época estival, de modo que al final del verano éstos no presentaron diferencias con los de OC. Este fenómeno, ocurrido a pesar de que no se apreciaron variaciones importantes en la radiación durante el período evaluado, sugiere que las condiciones de estrés en el microambiente PC aumentaron sensiblemente durante el verano.

La similitud en el contenido de humedad edáfica entre los microambientes PC y OC quedó reflejada en las medidas de potencial hídrico realizadas durante la primavera de 2000 y 2001. Los efectos positivos de la mejora de las condiciones microclimáticas en el primero serían compensados por la interceptación de la lluvia, así como por el consumo de agua por *P. halepensis* y las especies herbáceas favorecidas por éste.

En las plantaciones de 1998 y 1999, la supervivencia de los plantones en el microambiente claro fue mayor que en el pino para todas las especies y parcelas. Estos resultados indican la presencia de un efecto neto negativo por parte de *P. halepensis* en el establecimiento de los arbustos. No obstante, en la plantación de 2001 se observó el patrón contrario. En esta experiencia, la precipitación recogida en Orgegia durante los primeros ocho meses tras la plantación fue de 221 mm (a lo que hay que añadir los 96 mm de precipitación equivalente proporcionados por los riegos efectuados), contrastando con los 107 y 113 mm obtenidos durante el mismo periodo de tiempo en 1999 y 2000 respectivamente. Ello sugiere que la importancia relativa de los mecanismos que intervienen en la interacción objeto de estudio, que se discuten en el siguiente apartado, podría fluctuar en función de las condiciones ambientales, principalmente la precipitación. Resultados similares a los presentados en este capítulo han sido obtenidos en experiencias donde se evaluaba la interacción entre especies herbáceas y arbustivas en zonas áridas y semiáridas (Casper 1996, Tielbörger & Kadmon 1997, 2000a).

4.4.3. Mecanismos implicados en la interacción entre *Pinus halepensis* y las especies introducidas

La respuesta de los plantones introducidos en las plantaciones de 1998 y 1999 puede explicarse al menos por tres hipótesis: (1) competencia por el agua con *P. halepensis*, (2) competencia por el agua con las especies herbáceas que se desarrollan debajo de la cubierta de *P. halepensis* y (3) presencia de efectos alelopáticos de la hojarasca y los exudados radiculares de *P. halepensis*.

Relaciones de interferencia mediadas por compuestos químicos de naturaleza alelopática han sido ampliamente documentadas en la literatura ecológica (e. g. Dietz et al. 1996, El Khatib 2000, Escudero et al. 2000, Ridenour & Callaway 2001, Birkket 2001). La alelopatía puede ser especialmente importante en zonas semiáridas debido a la escasa actividad de los microorganismos, que favorece la acumulación de sustancias aleloquímicas (Friedman 1987). No obstante, los experimentos realizados en el invernadero no apoyan la hipótesis de una interacción de interferencia entre *P. halepensis* y *Pistacia lentiscus* mediada por factores alelopáticos. Los resultados obtenidos están de acuerdo con los de Broncano et al. (1998), que muestran la ausencia de un efecto significativo de la hojarasca de *P. halepensis* en la germinación y el crecimiento de *Q. ilex*, y contrastan con lo observado en formaciones de *P. halepensis* después de un incendio, donde numerosas experiencias han puesto de manifiesto la presencia de efectos alelopáticos mediados por componentes químicos presentes en la ceniza, que limitan el establecimiento de plántulas de especies anuales y arbustivas que no sean plantones de esta especie (Ne´eman et al. 1993, 1999, Hening-Server et al. 2000, Izhaki et al. 2000).

Diversas experiencias han demostrado la existencia de interacciones competitivas entre árboles y arbustos en zonas semiáridas (Callaway et al. 1996, De Luis et al. 1998, Barnes & Archer 1999). En estos ambientes, la competencia por el agua es más importante que la existente por la luz o los nutrientes (e. g. Barbour 1973, Aguiar et al. 1992, Hook et al. 1994, Aguilera & Lauenroth 1995, Casper & Jackson 1997). La adquisición de agua de los horizontes edáficos superficiales (0-15 cm de profundidad) ha sido demostrada en *Pinus edulis* Englem. en zonas semiáridas de Estados Unidos (Breshears et al. 1997a). Resultados obtenidos en la cuenca del Ventós sugieren la presencia de una importante toma de agua por parte de *P. halepensis* en los primeros 20 cm del suelo (Bellot et al. en revisión), aunque Koechlin et al. (1986) proponen que el consumo de agua por parte de esta especie tiene un impacto mínimo sobre el balance hídrico del suelo en los primeros 15 cm de profundidad. En

Orgegia, la eliminación de la interferencia por parte de *P. halepensis* tuvo escasos efectos en la humedad edáfica, así como en la supervivencia y la $F_v:F_m$ al alba, sugiriendo la ausencia de competencia directa por este recurso entre *P. halepensis* y *Pistacia lentiscus*.

Es interesante destacar los bajos valores de potencial hídrico registrados durante la primavera de 2001 en el microambiente PM. Contrariamente a lo observado en el resto de microambientes, los potenciales hídricos fueron más negativos en abril que en junio pese al aumento del estrés hídrico entre los dos muestreos. Estos resultados fueron inesperados, y pueden deberse a la presencia de cierta competencia por el agua entre las especies herbáceas (principalmente *B. retusum*) y *P. halepensis*. Si bien parece que *P. halepensis* facilita a *B. retusum*, es posible que entre ambas exista también cierto grado de competencia por el agua. Si ello ocurre, la muerte del primero en el microambiente PM puede estimular a corto plazo el desarrollo de *B. retusum* –cuya principal época de crecimiento en zonas semiáridas tiene lugar durante la primavera (Caturla et al. 2000)–, aumentando todavía más la competencia con los plantones introducidos. Para comprobar esta hipótesis, se evaluó el crecimiento en altura de *B. retusum* entre el 23 de enero y el 30 de abril de 2002. Diez microambientes PC y PM se seleccionaron al azar, y en cada uno de ellos se midió la altura de dos individuos de *B. retusum* en ambas fechas, obteniendo posteriormente la tasa de crecimiento relativo (TCR) conforme a la ecuación 3.14 (página 144). En cada microambiente se calculó la media de la TCR de los dos tallos, utilizando este valor para su análisis posterior mediante un ANOVA de un factor (microambiente). La TCR en el microambiente PM ($1.67 \cdot 10^{-2} \pm 2.07 \cdot 10^{-3}$ día^{-1}, media ± error estándar, $n = 10$) fue superior a la del microambiente PC ($1.13 \cdot 10^{-2} \pm 1.69 \cdot 10^{-3}$ día^{-1}, media ± error estándar, $n = 10$), aunque estas diferencias no fueron significativas (ANOVA de un factor, $F = 2.86$, gl =1,18, $P = 0.108$). Estos resultados no apoyarían la presencia de competencia entre *B. retusum* y *P. halepensis*, por lo que el comportamiento observado de los potenciales hídricos en el microambiente PM no podría ser fácilmente explicado con los datos disponibles hasta el momento. No obstante, es posible que la variable evaluada no tenga la sensibilidad suficiente, por lo que nuevas experiencias son necesarias para poder comprobar la hipótesis planteada.

El principal componente de la comunidad que se desarrolla debajo de la copa de *P. halepensis*, *B. retusum*, tiene un extensivo rizoma presente principalmente en los primeros 10 cm de suelo (Caturla et al. 2000). No obstante, observaciones visuales en Orgegia revelaron la existencia de raíces de esta especie en hoyos de plantación a profundidades de 15-20 cm, que es la principal zona de desarrollo radicular de *Pistacia lentiscus* durante los primeros meses

tras su implantación en el campo (Fonseca 1999). La eliminación del estrato herbáceo mejoró notablemente la supervivencia y la F_v:F_m de los plantones introducidos respecto al microambiente PC, sugiriendo que *B. retusum* está compitiendo fuertemente con *Pistacia lentiscus*. Aunque las diferencias no fueron significativas, la humedad en el microambiente PH fue superior a la del PC, sugiriendo que esta competencia fue principalmente por los recursos hídricos. La presencia de competencia entre especies herbáceas y arbustivas en zonas semiáridas ha sido ampliamente documentada en la bibliografía (Bush & Van Auken 1989, 1995, Aguiar & Sala 1992, Montaña et al. 1995) y puede ser especialmente importante durante las primeras fases del desarrollo de los arbustos, cuando la profundidad de enraizamiento coincide con la de las herbáceas (Montaña et al. 1995).

Los resultados del meta-análisis indicaron que la importancia de la competencia por parte de las especies herbáceas fue considerablemente mayor que la correspondiente a *P. halepensis*. Así pues, es probable que este mecanismo sea responsable de los resultados obtenidos con las plantaciones de 1998 y 1999. A la luz de los resultados presentados, la intensidad de la competencia incrementaría durante el verano tal como vaticinan los postulados de Tilman (1988), que predicen un aumento de la importancia de las interacciones competitivas subterráneas conforme lo hacen las condiciones de estrés ambiental.

Es importante señalar que el resultado neto de esta interacción no fue el mismo en todas las experiencias realizadas, lo que sugiere la importancia de las condiciones abióticas, principalmente la precipitación, en la dinámica de los mecanismos que regulan los efectos positivos y negativos que intervienen en la misma. Tal como se ha comprobado en el capítulo anterior, pequeños cambios en las condiciones de estrés ambiental pueden originar diferencias notables en la magnitud de los efectos negativos y positivos que intervienen en una interacción. En base a los resultados obtenidos, se propone la siguiente hipótesis sobre el resultado de la interacción entre *P. halepensis* y los arbustos introducidos. En años con precipitación abundante se produciría una disminución en la magnitud de la competencia entre las especies herbáceas y arbustivas, dando lugar a una interacción neta positiva, mientras que en años donde la precipitación sea escasa tendría lugar una intensa competencia entre ambas, dando como resultado una interacción neta negativa. De ser cierta esta hipótesis, existiría un umbral de precipitación a partir del cual se produce el tránsito de una interacción neta competitiva a una facilitativa entre *P. halepensis* y los arbustos.

En su conjunto, los resultados obtenidos sugieren la presencia de una interacción indirecta negativa entre *P. halepensis* y los plantones introducidos, mediada por las especies herbáceas que se desarrollan debajo de la copa de la primera. Dado que en zonas semiáridas

los años con escasa precipitación son relativamente comunes, es bastante probable que esta interacción pueda limitar el establecimiento de especies arbustivas en las repoblaciones de *P. halepensis* realizadas en estos ambientes. A pesar de que la importancia de las interacciones indirectas en la estructuración y dinámica de las comunidades naturales fue puesta de manifiesto hace varias décadas (Levine 1976), su papel está empezando a conocerse con claridad en la actualidad (Hobbs 1996, Morin 1999). Las interacciones indirectas entre plantas y animales han sido ampliamente descritas en numerosos ecosistemas durante la última década (e. g. Ritchie & Tilman 1993, Hobbs 1996, Hambaeck & Ekerholm 1997, Ishida 1997, Mueller & Godfray 1999), mientras que aquellas en las que intervienen sólo especies vegetales se han estudiado en campos abandonados (Miller 1994), zonas forestales templadas (Takahashi 1997), ecosistemas riparios (Levine 1999), ambientes costeros (Wilson & Keddy 1986), saladares (Callaway & Pennings 2000) y desiertos (Tielbörger & Kadmon 2000b, Veech 2000).

La dinámica temporal de los efectos que intervienen en la interacción entre dos especies vegetales rara vez ha sido evaluada (Greenle & Callaway 1996, Holzapfel & Mahall 1999, Tielbörger & Kadmon 2000a). Dado que en las experiencias realizadas no se manipularon los efectos positivos que intervienen en la interacción entre *P. halepensis* y *Pistacia lentiscus* (disminución de la radiación por el sombreo y fertilidad edáfica), su evolución temporal e importancia relativa frente a los efectos negativos estudiados todavía es desconocida. La dinámica conjunta de los efectos positivos y negativos debe explorarse a una escala espacio-temporal más amplia en futuras experiencias, con el fin de obtener un conocimiento más completo de la interacción entre *P. halepensis* y las especies arbustivas en zonas semiáridas.

4.4.4. Implicaciones para la dinámica y gestión de los pinares degradados de *Pinus halepensis* en zonas semiáridas

La mayor parte de la investigación sobre la dinámica de las formaciones de *P. halepensis* se ha centrado en los procesos sucesionales que tienen lugar después de un incendio (e. g. Ne´eman et. al. 1992, Ne´eman & Izhaki 1998, Izhaki et al. 2000), así como en los mecanismos implicados en la dispersión de las semillas (Acherar et al. 1984, Nathan et al. 1999, 2000). En presencia de incendios, estas formaciones pueden mostrar procesos autosucesionales que llevan a su propia regeneración en lugar de servir como un punto de inicio de la sucesión secundaria (Moravec 1990, Trabaud 1994, Barbéro et al. 2000). En

ausencia de perturbaciones, los mecanismos y procesos sucesionales que rigen la dinámica de las masas de *P. halepensis* son aún poco conocidos. Así, se ha sugerido que la sucesión natural sustituirá las masas de *P. halepensis* por otras dominadas por *Q. ilex* o *Q. pubescens* en zonas de ombroclima seco-subhúmedo (Retana et al. 1999, Zavala et al. 2000, Barbéro et al. 2000, Quézel 2000), aunque su dinámica bajo condiciones ambientales semiáridas es poco conocida (Barbéro et al. 2000, Quézel 2000).

En líneas generales, los resultados presentados en este capítulo contrastan con la facilitación entre plantones de *Q. ilex* y ejemplares adultos de *P. halepensis* observada en zonas mas mésicas de la Península Ibérica (Lookingbill & Zavala 2000) y sugieren que esta discrepancia está mediada por una interacción indirecta en la que intervienen las especies herbáceas que se desarrollan debajo de la copa de *P. halepensis*. Esta interacción puede tener una gran importancia para la dinámica de la vegetación en las repoblaciones realizadas con esta especie en zonas semiáridas, ya que puede limitar el establecimiento de especies arbustivas pertenecientes a la vegetación climácica de estas áreas. Sus efectos pueden verse aún incrementados con la elevada frecuencia de incendios que caracteriza a estas formaciones y por la dinámica autosucesional que suele tener lugar después de estas perturbaciones.

Los resultados obtenidos en la presente tesis tienen importantes implicaciones para la gestión de las repoblaciones de *P. halepensis* en zonas semiáridas y contribuyen al debate sobre la idoneidad de la utilización masiva de esta especie en la restauración de zonas semiáridas mediterráneas (Castroviejo et al. 1985, Ortuño 1990, Bellot et al. 1999, 2001). Tal como se ha comentado en la introducción, uno de los principales argumentos esgrimidos para su empleo en las actividades de restauración es que esta especie facilitaría la llegada de otras pertenecientes a etapas avanzadas de la sucesión vegetal. Los resultados de este estudio no apoyan esta hipótesis, y proporcionan la primera evidencia experimental de los mecanismos implicados en la interacción entre *P. halepensis* y especies arbustivas en zonas semiáridas.

El control de las especies herbáceas en las repoblaciones de *P. halepensis* a gran escala para facilitar la introducción de especies arbustivas resulta inviable en la práctica debido al coste económico que supondría y a los efectos ambientales negativos derivados del mismo. No obstante, utilizado en combinación con plantaciones de arbustos puede ser de gran utilidad para mejorar el estado y resiliencia de aquellas repoblaciones degradadas, con escasa capacidad reproductiva o situadas en zonas de alto riesgo de incendio o plagas, que tendrían pocas probabilidades de regenerarse por sí mismas después de una perturbación de estas características. Asimismo, conllevaría numerosas ventajas para el desarrollo a medio-largo plazo de las comunidades animales asociadas a las especies de matorral, por lo que puede

contemplarse su utilización como una actividad complementaria en zonas que alberguen repoblaciones de *P. halepensis* donde se necesite restaurar el hábitat de dichas comunidades.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

4.5. Conclusiones

1. *Pinus halepensis* mejora las condiciones microclimáticas y edáficas debajo de su copa en las repoblaciones analizadas, aunque este hecho apenas tiene efecto en la dinámica de la humedad edáfica. Los contenidos en materia orgánica y nutrientes no alcanzan a los existentes en formaciones naturales de matorral situadas en zonas de clima similar.
2. Se producen fenómenos relevantes de competencia por el agua entre los arbustos introducidos y las especies herbáceas existentes debajo de la cubierta de *P. halepensis*, cuyo desarrollo se ve facilitado por la mejora en las condiciones edáficas y microclimáticas existentes en este microambiente, que indican la presencia de una interacción indirecta negativa entre *P. halepensis* y dichos arbustos.
3. No se observa la presencia de interacciones competitivas o alelopáticas entre *P. halepensis* y los arbustos en las repoblaciones analizadas.
4. La importancia relativa de los efectos positivos y negativos que intervienen en la interacción entre *P. halepensis* y los plantones introducidos fluctúa en función de las condiciones ambientales.
5. La interacción indirecta descrita puede limitar la implantación de especies arbustivas en repoblaciones realizadas en zonas semiáridas.
6. Los resultados obtenidos tienen implicaciones directas para la gestión de estas repoblaciones, y pueden emplearse para mejorar su diversidad y resiliencia frente a perturbaciones como el fuego y las plagas.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Bloque III

Efectos de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala en el establecimiento de especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Capítulo 5

Respuesta espacio-temporal de la supervivencia de *Pistacia lentiscus* y su relación con la heterogeneidad espacial de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación a escala de parcela

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

5.1. Introducción

5.1.1. Heterogeneidad ambiental y restauración en zonas semiáridas

Numerosos estudios han puesto de manifiesto que las propiedades edáficas suelen presentar una distribución en forma de manchas detectables a diversas escalas (e. g. Webster 1985, Trangmar et al. 1985, Ettema & Wardle 2002). Este patrón espacial se relaciona con numerosos factores, entre los que se encuentran las características mineralógicas de la roca madre (Meredieu et al. 1996), la acción de los animales (Gosz 1984, Inouye et al. 1987), las perturbaciones históricas (Schlesinger et al. 1996), las prácticas selvícolas (Preston 1996) y la vegetación (Borman & Likens 1979, Kellman 1979, Hendricson & Robinson 1984, Tongway & Ludwig 1994, Finzi et al. 1998a, 1988b).

La heterogeneidad de las propiedades del suelo juega un papel relevante en la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas (Tilman 1988, Robertson & Gross 1994, Ludwig & Tongway 1995, Hutchings et al. 2000, Huber-Sannwald & Jackson 2001). Numerosos estudios han comprobado la estrecha relación que existe entre la distribución y productividad de las plantas y la variabilidad del suelo en una amplia variedad de ecosistemas, incluyendo agrosistemas (Bresler et al. 1981, Schueller 1992, Stein et al. 1997, Van Groeningen 1999), plantaciones forestales (Samra et al. 1992, Meredieu et al. 1996, Mou et al. 1995), bosques (González & Zak 1984, Payn et al. 1999, Lister et al. 2000), matorrales (Rubio & Escudero 2000, Kumar et al. 2002), pastizales (Hook et al. 1991, Schlesinger et al. 1996) y marjales (Pan et al. 1998). A escala de paisaje, el patrón espacial de las propiedades edáficas es uno de los factores que condiciona la distribución de las plantas vasculares (Austin & Austin 1980, Pan et al. 1998), mientras que a escalas más pequeñas es un factor clave en el desarrollo de interacciones bióticas como la facilitación y la competencia (Caldwell et al. 1985, Tilman 1988, Callaway 1995), así como en la distribución espacial y desarrollo de las raíces (Robinson 1994, Fitter et al. 2000).

Esta heterogeneidad es especialmente importante en las zonas semiáridas donde, tal como se ha expuesto en capítulos anteriores, la distribución discontinua de la vegetación provoca la presencia de patrones marcados en la distribución de numerosas propiedades edáficas. Bajo estas condiciones, la heterogeneidad es un elemento clave en la regeneración de la vegetación después de una perturbación (Whisenant 1995b, Harrington 1999, Steen 1999). No obstante, la estrecha relación entre la distribución de las propiedades edáficas y la

vegetación que caracteriza a los ambientes semiáridos ha sido largamente ignorada a la hora de acometer programas de restauración. Así, en la obra "Restauración hidrológico forestal de cuencas y control de la erosión" (López Cadenas 1998) pueden encontrarse manifestaciones como la siguiente (página 607): "Cuando el fin prioritario de la restauración es el protector interesa que la distribución [de la plantación] sea uniforme para asegurar una protección de toda la superficie". La utilización de repoblaciones monoespecíficas distribuidas regularmente, tradicionalmente empleadas para la revegetación de estos ambientes, ha llevado en ocasiones a importantes fracasos (Castroviejo et al. 1985, Chaparro & Esteve 1996). Frente al uso de este tipo de plantaciones, diversos autores han sugerido que una restauración basada en la introducción de plantones irregularmente espaciados (Grantz et al. 1998) o formando manchas que imiten la distribución de la vegetación natural (Harrington 1999) puede favorecer el desarrollo de las "islas de recursos", mejorar el banco de semillas y facilitar el reclutamiento de nuevas plantas (Whisenant 1999), acelerando así la dinámica sucesional (Allen 1988, West 1989).

La implantación de una estrategia de estas características puede mejorarse si se conoce la distribución espacial de aquellas propiedades ambientales que afectan a la supervivencia y crecimiento de los plantones introducidos (Whisenant 1999, Cortina & Vallejo en prensa). A una escala regional, la litología, el tipo de suelo y el clima influyen en el establecimiento de las plantaciones efectuadas en zonas semiáridas (Vilagrosa et al. 1997, Alloza & Vallejo 1999). A escalas más pequeñas, la disponibilidad de agua es un elemento fundamental que va a controlar la supervivencia de los plantones introducidos (Grantz et al. 1998, Whisenant 1999, Vallejo et al. 2000a). Tal como se ha puesto de manifiesto en el segundo capítulo de esta memoria, propiedades superficiales de los suelos, como la costra biológica y la compactación superficial, así como los fragmentos rocosos (Poesen & Lavee 1994), tienen un papel fundamental en los flujos de agua e infiltración, de gran importancia a la hora de definir el estado hídrico del suelo. Otras variables edáficas, como el contenido en materia orgánica y la textura, juegan un papel importante en la productividad y distribución de la vegetación en estos ambientes (Adler & Lauenroth 2000, Hook & Burke 2000). Junto con las características edáficas, factores relacionados con la técnica de plantación, como la profundidad del hoyo y la formación de microcuencas en la superficie de los hoyos, pueden influir notablemente en la supervivencia de los plantones (Whisenant et al. 1995, Shachack et al. 1998, Grantz et al. 1998, Yohannes et al. 1999). Así pues, es esperable que el patrón espacial de estos atributos sea un factor clave en el establecimiento de los plantones en zonas semiáridas degradadas. No obstante, existe una notable falta de conocimientos sobre la importancia relativa de estas

variables a la hora de controlar las variaciones a pequeña escala en la supervivencia y el desarrollo de los plantones introducidos en las actividades de restauración.

Son pocos los estudios han utilizado técnicas de análisis espacial para caracterizar la heterogeneidad en la supervivencia, crecimiento o estado de una plantación, siendo la geoestadística la principal herramienta utilizada en la mayor parte de casos. Así, Samra et al. (1989) utilizaron semivariogramas para analizar el patrón espacial del crecimiento en altura en una plantación de *Melia azedarach* en India. Por su parte, Meredieu et al. (1996) utilizaron semivariogramas para modelar la distribución espacial de la profundidad de suelo en una repoblación de *Quercus rubra* L. cerca de Burdeos (Francia), observando una relación positiva entre ésta y la supervivencia y el crecimiento de los árboles plantados. Kohl & Gertnar (1997) emplearon semivariogramas para evaluar la distribución espacial de la defoliación en distintas repoblaciones de Suiza, mientras que Payn et al. (1999) utilizaron semivariogramas y mapas obtenidos mediante "kriging" para estimar e interpretar el patrón espacial del crecimiento y contenido nutricional en una repoblación de Nueva Zelanda, relacionando posteriormente estas variables con la heterogeneidad edáfica.

La determinación de los patrones espaciales de supervivencia podría jugar un papel importante en la optimización de la restauración en zonas semiáridas. En ocasiones, los factores ambientales que afectan al establecimiento de los plantones pueden observarse claramente, tal como ocurre cuando aparecen cambios en la topografía, orientación y tipo de suelo en la zona a restaurar. Frecuentemente, estos factores no son aparentes y podría obtenerse información sobre ellos mediante el análisis espacial de la supervivencia de los plantones (Vallejo et al. 2000b, Cortina & Vallejo en prensa). Por otra parte, estudios de este tipo permiten la búsqueda de indicadores, y por ello fácilmente evaluables, de estas variables clave. Tal como se ha puesto de manifiesto en los dos primeros capítulos de la presente memoria, el método SADIE (Perry 1998, Perry et al. 1999) es especialmente idóneo para el análisis espacial de datos tomados en escalas semicuantitativas o binarias, por lo que podría ser apropiado para caracterizar la distribución espacial del establecimiento de los plantones tras su introducción en el campo.

5.1.2. Hipótesis experimental y objetivos

La hipótesis manejada en este capítulo es que, en ambientes donde no existe una cobertura vegetal desarrollada con una estructura espacial en mosaico, la heterogeneidad en la distribución de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación juega un papel fundamental

a la hora de definir el patrón espacial de la supervivencia de los plantones introducidos en una repoblación. Dado que el agua es el principal factor limitante para el establecimiento de los plantones en zonas semiáridas (Vilagrosa et al. 1997, Grantz et al. 1998, Alloza & Vallejo 1999), se espera que en aquellas zonas donde la distribución heterogénea de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación permita una mayor infiltración y almacenamiento de humedad disponible, así como una menor evapotranspiración, la supervivencia de los plantones sea mayor. Los principales objetivos del presente capítulo son los siguientes:

1) Analizar el patrón espacial de la supervivencia de una repoblación de *Pistacia lentiscus* a escala de parcela.
2) Evaluar la dinámica temporal de este patrón durante los primeros años tras la plantación.
3) Explorar el patrón espacial de las principales variables edáficas y del hoyo de plantación que *a priori* podrían afectar a la supervivencia de los plantones.
4) Identificar aquellas variables edáficas y del hoyo de plantación responsables de los patrones de supervivencia observados, así como su importancia relativa.
5) Evaluar la importancia de las variables medidas frente a otros factores bióticos y abióticos no evaluados en el control de la supervivencia de los plantones.

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Diseño experimental y seguimiento de los plantones

En diciembre de 1997 se plantaron 205 individuos de *P. lentiscus* de una savia de edad en una subparcela de 100 x 28 m situada en Crevillente, dando como resultado una plantación con una densidad de 732 plantones·ha^{-1} (Figura 5.1). Los plantones fueron introducidos en hoyos convencionales de 40 x 40 x 40 cm realizados mediante un pequeño tractor provisto de una barrena. Como variable de respuesta de los plantones se utilizó la supervivencia, que se midió cuatro veces durante el primer año (abril, julio, septiembre y noviembre de 1998), dos veces en el segundo año (marzo y noviembre de 1999) y tres veces en el tercero (abril, septiembre y diciembre de 2000). Durante este tiempo no se regó o fertilizó los plantones, transcurriendo la experiencia en condiciones estrictamente naturales.

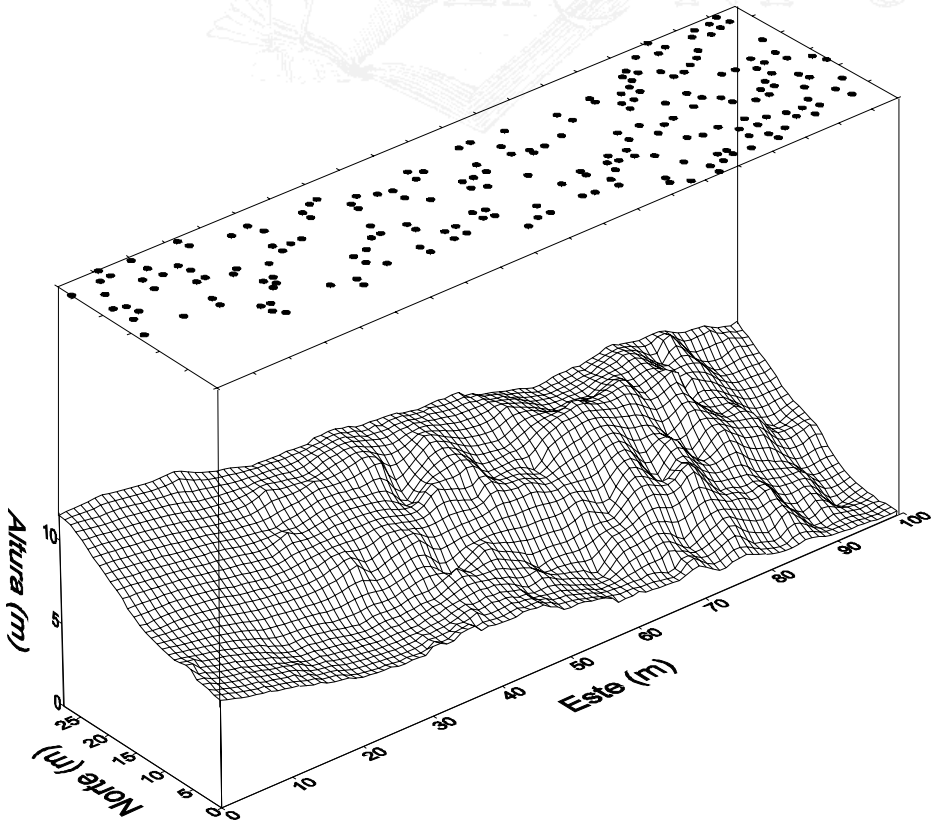


Figura 5.1. Mapa topográfico de la parcela experimental de Crevillente (gráfico inferior) y localización espacial de los plantones introducidos (gráfico superior). La posición de cada plantón está indicada por un punto negro. El mapa no está representado con su orientación real.

5.2.2. Muestreo de variables ambientales

En cada hoyo de plantación se evaluó durante otoño de 2000 las siguientes variables: topografía, porcentaje de suelo desnudo y cobertura de fragmentos rocosos superficiales, pendiente, compactación superficial, contenido en arena, contenido en materia orgánica y profundidad de la microcuenca formada al realizar el hoyo de plantación. Junto con estas variables, se determinó la humedad edáfica dos días después de una lluvia de 14 mm caída en Noviembre de 2000. Se seleccionó esta lluvia como representativa, ya que mas del 70 % del total de eventos lluviosos en la zona de estudio descargan una cantidad de agua comprendida entre los 5 y los 20 mm (periodo 1985-1993, Sánchez 1997).

La topografía se midió utilizando una estación total (modelo TC1101, Leica, Heerbrugg, Suiza), lo que permitió también la localización espacial precisa de los plantones. El porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de fragmentos rocosos se estimó mediante el método de muestreo puntual, utilizando un cuadrado de 0.25 m^2 (50 x 50 cm) centrado en cada plantón y muestreando los nodos de una malla de 5 x 5 cm (100 puntos). Los fragmentos rocosos se dividieron en tres clases de tamaño conforme a la clasificación presentada en Valentin (1994): gravas finas (2-20 mm), gravas medias (21-75 mm) y bloques (76-250 mm). Junto con el tamaño se consideró también su posición (embebidos en el suelo o libres en su superficie). La compactación superficial, medida como resistencia a la penetración, se evaluó *in situ* con un penetrómetro portátil (modelo 06.06, Eijkelkamp, Giesbeek, Holanda). Debido a la elevada variabilidad que presenta esta variable se tomaron seis medidas en cada hoyo, considerándose el valor medio para análisis posteriores. La pendiente dentro del hoyo de plantación fue medida para todos los plantones utilizando un clinómetro manual (modelo SLT-100, Tajima, Japón). Se consideró el valor como positivo cuando la pendiente en cada hoyo era en la misma dirección que la pendiente de la parcela, siendo negativo en caso contrario. La humedad edáfica fue determinada en noviembre de 2000 a dos profundidades (0-5 cm y 5-10 cm) mediante el método gravimétrico. El contenido en arena (0.05–2 mm) en los primeros 10 cm de profundidad se estimó mediante tamizado, previa eliminación de los cementos orgánicos en baño caliente con agua oxigenada concentrada (Archer & Marks 1977). El contenido de materia orgánica se estimó para la misma profundidad utilizando el método de pérdida de masa por combustión, manteniendo las muestras en la mufla a 550 ºC durante dos horas (Pelletier et al. 1999). La profundidad de la microcuenca formada en cada hoyo de plantación fue medida con una regla.

A pesar de que todos los plantones fueron introducidos en hoyos de la misma profundidad, se cuantificó esta variable con el fin de tener en cuenta las pequeñas variaciones asociadas al ahoyado y asentamiento posterior de los hoyos de plantación. La profundidad de hoyo fue evaluada mediante la técnica del georadar (en lo sucesivo GPR, "Ground Penetrating Radar"). Este método no destructivo se basa en el envío y recepción de ondas electromagnéticas de elevada frecuencia hacia el subsuelo (Davis & Annan 1989). Los cambios en la reflexión de las señales emitidas por el radar se asocian con discontinuidades ocasionadas por cambios en propiedades edáficas como la textura, la litología y la humedad (Truman et al. 1988). En el presente estudio se utilizaron las discontinuidades que originan los hoyos de plantación en la señal emitida por el GPR para estimar su profundidad. Debido a limitaciones logísticas, las mediciones con el GPR fueron realizadas en 110 hoyos seleccionados al azar. En cada hoyo se realizó un transecto de 1.5 m centrado en el plantón, tomándose medidas cada 2.5 cm. Se utilizó un GPR pulse Ekko 1442 equipado con una antena de 900 Mhz (Sensors and Software Inc., Mississauga, Ontario, Canada). A partir de los perfiles obtenidos en el campo, la profundidad de hoyo se estimó visualmente después de procesar las imágenes con el programa Ekko Tools 42 (Sensors and Software Inc., Mississauga, Ontario, Canada). El análisis de imagen consistió en extraer la traza media para cada imagen, lo que permitió identificar los bordes del hoyo de plantación. Estos bordes fueron trazados a mano, y se consideró la máxima profundidad de este perfil como la profundidad de hoyo para posteriores análisis (Figura 5.2).

5.2.3. Análisis estadísticos

5.2.3.1. Análisis espacio-temporal de la supervivencia

El patrón espacial de la supervivencia se caracterizó por separado para cada muestreo (9 en total) mediante el método SADIE, descrito ampliamente en el apartado 1.2.2.1 (páginas 39-42). Para ello se utilizaron los índices de agregación (I_a) y agrupación (v, con media V_i y V_j para las manchas y los claros respectivamente). En los análisis se utilizaron 2340 permutaciones con el software descrito en Perry et al. (1999), empleando como datos brutos los valores de supervivencia (variable binaria, n = 205). Los mapas de v se realizaron mediante interpolación lineal con el programa Surfer para Windows 5.0.

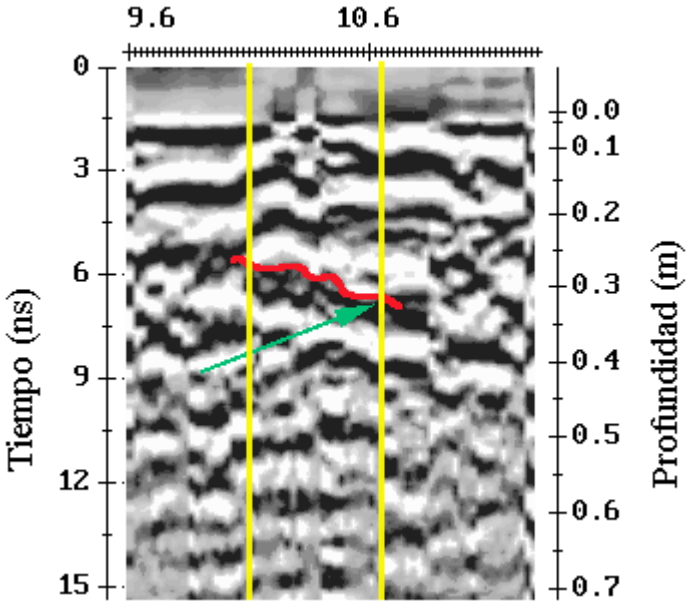


Figura 5.2. Obtención de la profundidad de hoyo utilizando las imágenes producidas por el GPR. Las líneas amarillas representan la anchura del hoyo en superficie, la línea roja representa la discontinuidad causada por el hoyo de plantación y la flecha verde la profundidad de hoyo utilizada para posteriores análisis.

Los cambios en el tiempo del patrón espacial de la supervivencia se evaluaron con un análisis de componentes principales (ACP) de los valores de *v* correspondientes a los diferentes muestreos. Este índice refleja para cada plantón su pertenencia a una mancha (zona de elevada supervivencia), a un claro (zona de baja supervivencia) o a una zona donde la supervivencia se distribuye de manera aleatoria. Así pues, cambios en el patrón espacial de la supervivencia de los plantones con el tiempo se verán reflejados en este índice. Los valores de *v* para todos los muestreos mostraron desviaciones significativas de la normalidad (test de Kolmogorov-Smirnoff, $P < 0.001$) y cierto grado de autocorrelación. No obstante, se realizó un ACP con rotación Varimax sin transformar los datos, ya que tanto las desviaciones de la distribución normal como la autocorrelación no afectan en gran medida a este análisis (Webster 2001). El ACP se realizó con el programa SPSS para Windows 9.0.

5.2.3.2. Análisis espacial de las variables edáficas y del hoyo de plantación

Para caracterizar el patrón espacial de las propiedades sedáficas y del hoyo de plantación, denominadas en lo sucesivo variables ambientales, se utilizaron técnicas geoestadísticas. Para cada una de las variables evaluadas se calculó el semivariograma utilizando el estimador descrito en la ecuación 1.10 (página 45), siendo $n = 205$ para todas las variables excepto para la profundidad de hoyo, donde $n = 110$. Estos semivariogramas se

ajustaron a modelos esféricos, penta-esféricos, circulares, exponenciales y doble-esféricos (Webster 1985, Webster & Oliver 1990) siguiendo la aproximación descrita en el apartado 2.2.2.2 (página 93). Los mapas de distribución espacial de las distintas variables dentro de la zona de estudio se obtuvieron mediante "kriging" (Burgess & Webster 1980). Todos los análisis geoestadísticos se realizaron con el programa Gstat 2.1.1 (Pebesma & Wellings 1998). Previamente a la estimación de los semivariogramas, los datos de resistencia a la penetración fueron transformados utilizando la función raíz cuadrada, mientras que los porcentajes de suelo desnudo, grava media superficial, bloques superficiales, grava media embebida y bloques embebidos se normalizaron con la transformación arcoseno (Legendre & Legendre 1998). El resto de variables presentaron una distribución normal o un valor de asimetría inferior a 0.5, por lo que no fueron transformadas (Webster 2001).

5.2.3.3. Importancia de las variables edáficas y del hoyo de plantación como controles de la supervivencia

Para evaluar la relación existente entre los patrones espaciales de la supervivencia y los de las variables ambientales se utilizó la regresión logística. Esta herramienta estadística estima la probabilidad de que la supervivencia ocurra en función de los valores que adopte el conjunto de variables ambientales (Hosmer & Lemeshow 1989). La formulación del modelo de regresión se establece en términos de la razón de probabilidades ("odds ratio"), que es el cociente entre la probabilidad del estado 1 (supervivencia) frente al estado 0 (mortalidad), tal como se presenta en la siguiente ecuación (Martínez Arias 1999):

$$\frac{P(Y=1)}{1-P(Y=1)} = \frac{e^{b0+\sum bjXij}/(1+e^{b0+\sum bjXij})}{1/(1+e^{b0+\sum bjXij})} = 1+e^{b0+\sum bjXij} \qquad (5.1)$$

donde b_0 es un término constante, b_j son los pesos de las variables predictoras incluidas en el modelo (j = 1, 2,...., p) y X_{ij} son los valores del individuo i-ésimo en el predictor j-ésimo. Si se transforman logarítmicamente los dos términos de esta ecuación, se obtiene un modelo similar al de la regresión lineal múltiple:

$$\ln [p/(1\text{-}p)] = b_0 + b_1 X_{i1} + b_2 X_{i2} + \ldots\ldots\ldots + b_p X_{ip} \qquad (5.2)$$

El modelo selecciona el conjunto de variables que predice de forma óptima los cambios en la razón de probabilidades, para lo cual utiliza el método de máxima verosimilitud ("maximum likelihood estimation"). Este método, en lugar de minimizar los errores al cuadrado como en el procedimiento de mínimos cuadrados, maximiza la verosimilitud de que un proceso, en este caso la supervivencia, ocurra.

Para evaluar la importancia de las variables ambientales como controles de la distribución espacial de la supervivencia de *P. lentiscus* en la zona de estudio, así como su importancia relativa frente a otras variables no evaluadas que pueden estar influyendo este patrón, se ha utilizado el método propuesto por Borcard et al. (1992). Esta aproximación considera a la localización espacial de los plantones, es decir, a sus coordenadas, como una variable sobre la que se pueden realizar análisis estadísticos. La idea subyacente a este tipo de análisis es que, cuando se estudian las causas de la variación de un determinado fenómeno ecológico, la supervivencia de los plantones en este caso, la estructura espacial de los datos puede actuar como una variable sintética de los procesos que la han generado (Borcard et al. 1992, Meot et al. 1998). Con este método se consigue una partición de la variación de la supervivencia de los plantones (variable dependiente) en dos matrices, una formada por las variables ambientales (matriz X) y otra constituida por variables espaciales derivadas de la combinación lineal de las coordenadas de los plantones (matriz W).

La aplicación de esta técnica permite dividir la variación de la supervivencia de los plantones en cuatro fracciones: variación explicada por las variables ambientales independientemente de la estructura espacial (a), variación explicada por la estructura espacial de las variables ambientales (b), variación explicada por las variables espaciales independientemente de las variables ambientales (c) y variación que no es explicada ni por las variables ambientales ni por las espaciales (d). La fracción c puede reflejar algunos procesos biológicos contagiosos carentes de un componente ambiental o sin relación con las variables ambientales evaluadas. Para calcular estas fracciones se realizaron los siguientes análisis (Legendre & Legendre 1998): una regresión logística de la supervivencia utilizando la matriz X como variables explicativas, que extrae la fracción $a + b$; una regresión logística de la supervivencia utilizando la matriz W como variables explicativas, que extrae la fracción $b + c$; y una regresión logística de la supervivencia utilizando las matrices X y W como variables explicativas, que extrae la fracción $a + b + c$. Para cuantificar la proporción de variación explicada por cada fracción se utilizó el estadístico R^2 de Nagelkerke (Nagelkerke 1991), que proporciona una información análoga al coeficiente de determinación de la regresión lineal

múltiple. Debido a que las distintas fracciones son aditivas, se obtuvieron de la siguiente forma (Legendre & Legendre 1998):

- Fracción *a*: $(a + b + c) - (b + c)$
- Fracción *b*: $(a + b) - (a)$
- Fracción *c*: $(a + b + c) - (a + b)$
- Fracción *d*: $1 - (a + b + c)$

Se realizaron dos conjuntos de análisis, uno incluyendo datos de todos los hoyos de plantación y todas las variables ambientales excepto la profundidad de suelo (matriz completa, 15 variables, $n = 205$), y otro incluyendo los datos de todas las variables ambientales donde se estimó la profundidad de hoyo (matriz reducida, 16 variables, $n = 110$). En ambos casos, la matriz *W* estaba formada por las coordenadas de los plantones y por todos los términos de un polinomio de tercer grado obtenidos a partir de estas coordenadas (9 variables en total). Esto permite que otros gradientes aparte de los lineales sean extraídos cuando se analizan los datos (Borcard et al. 1992). Previamente a la construcción de esta matriz, se centraron las coordenadas en sus respectivas medias, con el fin de reducir la multicolinealidad entre las variables (Legendre & Legendre 1998).

El ajuste de los modelos obtenidos mediante regresión logística se evaluó con el estadístico χ^2 (Norušis 1997), que compara la hipótesis nula de que todos los coeficientes obtenidos en la regresión excepto la constante son cero. Este estadístico sigue una distribución χ^2 con un número de grados de libertad igual a la diferencia en el número de parámetros que tiene el modelo examinado respecto al modelo que sólo tiene la constante (Hosmer & Lemeshow 1989). Con el fin de seleccionar las variables en función de su contribución significativa a explicar la supervivencia de los plantones, en cada muestreo se realizó una selección hacia delante de las variables ("stepwise selection") basada en el estadístico condicional (Norušis 1997). Para estimar la contribución de cada una de las variables seleccionadas se utilizó el estadístico *R*, que varía entre –1 y +1. Si *R* es positivo, conforme incrementa el valor de la variable lo hace también la probabilidad de que el plantón esté vivo, mientras que si *R* es negativo ocurre justo lo contrario. Valores de *R* cercanos a cero indican que la variable tiene una contribución parcial pequeña en el modelo (Norušis 1997).

A pesar de que la normalidad no es un requisito necesario para la regresión logística, los datos continuos se transformaron con el fin de conseguir soluciones más estables (Norušis 1997). Los datos de resistencia a la penetración fueron normalizados utilizando la raíz cuadrada, mientras que los porcentajes de suelo desnudo, grava media superficial, bloques

superficiales, grava media embebida y bloques embebidos fueron normalizados con la transformación arcoseno (Legendre & Legendre 1998). El resto de los datos presentaron una distribución normal o un valor de asimetría inferior a 0.5, por lo que no fueron transformados (Webster 2001).

Previamente a la regresión logística se realizó un análisis exploratorio para detectar la presencia de multicolinealidad entre las distintas variables incluidas en las matrices *X* y *W*. Para ello se realizaron regresiones múltiples por separado para cada variable ambiental, usando ésta como variable dependiente y al resto como independientes. El mismo procedimiento se aplicó a la matriz *W*. Se utilizó el factor de inflado de la varianza (FIV) entre las distintas variables como un indicador de multicolinealidad. Este estadístico es un indicador de la independencia de una variable con respecto a las otras variables independientes de la ecuación de regresión, calculándose con la siguiente ecuación (Etxeberría 1999):

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

$$\text{FIV} = \frac{1}{1 - R_i^2} \qquad (5.3)$$

donde R^2_i es el coeficiente de determinación múltiple entre la variable cuya multicolinealidad se está calculando y el resto de variables incluidas en la matriz. El FIV fue en todos los casos inferior a 4 y a 7 para las variables incluidas en las matrices *X* y *W* respectivamente, indicando la ausencia de una multicolinealidad importante (Chatterjee & Price 1991).

Todos los análisis estadísticos de este capítulo se realizaron con el programa SPSS 9.0 para Windows.

5.3. Resultados

5.3.1. Dinámica espacio-temporal de la supervivencia

La precipitación en el periodo 1998-2000 varió entre 142 y 181 mm, un 52-65 % de la precipitación media anual (Figura 5.3). Tal como se ha venido comentando en capítulos anteriores, años de escasa precipitación no son inusuales en la zona de estudio, ya que aproximadamente el 60 % de los años durante el periodo 1960-1990 presentan precipitaciones inferiores a la media (Pérez Cueva 1994). La supervivencia a los tres años tras la plantación fue del 36 % (Figura 5.3). A lo largo de todo el periodo se produjeron máximos importantes de mortalidad durante los veranos de 1998 y 2000, donde murieron el 32 y 11 % del total de plantones respectivamente.

Los valores de I_a no fueron estadísticamente significativos en abril y julio de 1998, indicando que la mortalidad durante este tiempo se produjo aleatoriamente (Tabla 5.1). A partir de septiembre de 1998 se produjo una desviación significativa de la aleatoriedad en el patrón espacial de la supervivencia. Los valores de I_a obtenidos reflejaron que éste fue agregado, mientras que los de V_i y V_j señalaron la formación de manchas y claros. Se encontró una tendencia general hacia un incremento de todos los índices SADIE con el tiempo, indicando un aumento del grado de agregación del patrón espacial de la supervivencia. Los mapas de v ilustran la distribución de las manchas y los claros dentro de la zona de estudio para los distintos muestreos (Figura 5.4). Antes del primer verano en el campo, únicamente dos manchas principales que cruzan la parcela de norte a sur en la parte derecha de la parcela pueden apreciarse claramente. Tras este periodo, en septiembre de 1998, se inicia un gran cambio en esta distribución, y varias manchas comenzaron a ser aparentes en esta parte derecha, a la vez que un claro hizo lo propio en el centro. Este patrón permaneció hasta diciembre de 2000 sin cambios importantes, al margen del aumento de tamaño del claro principal y del número y agregación de las manchas presentes a la derecha de la parcela.

Los tres primeros ejes del ACP explicaron un 72, 9 y 8 % de la variación en los datos de supervivencia respectivamente (89 % en total), y claramente discriminaron tres periodos: abril-julio 1998, septiembre 1998-abril 2000 y septiembre-diciembre 2000 (Figura 5.5). Estos cambios están relacionados con los principales incrementos de I_a, tal como ocurrió entre julio y septiembre de 1998 y entre abril y septiembre de 2000 (Tabla 5.1).

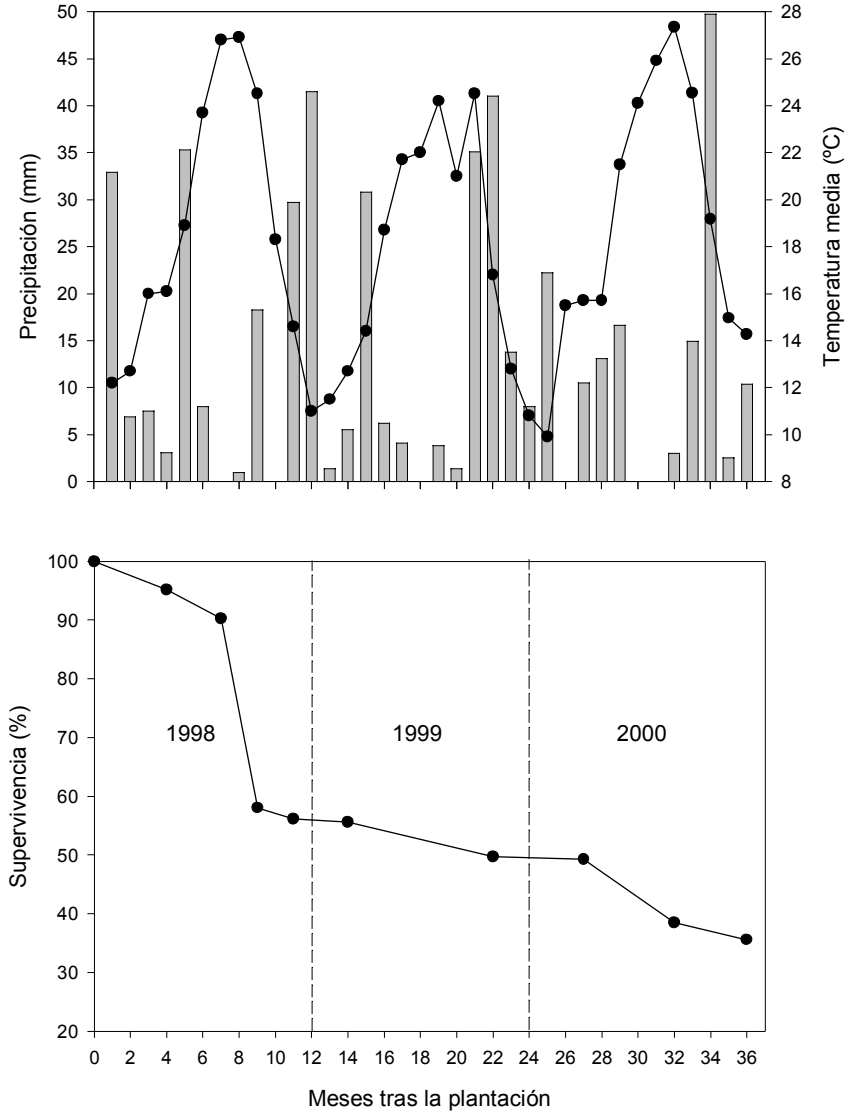


Figura 5.3. Evolución de las principales características climáticas (precipitación, barras, y temperatura, línea sólida) y de la supervivencia de los plantones durante los tres años posteriores a la plantación, realizada en diciembre de 1997. El número inicial de plantones fue 205. Los datos climáticos provienen de la estación meteorológica de Crevillente (38º13´N, 0º46´W).

Tabla 5.1. Resultados del análisis SADIE para los diferentes muestreos (n = 205). El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis. I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros. Los valores significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Fecha	I_a	V_i	V_j
Abril 1998	1.35 (0.127)	1.43 (0.092)	-1.23 (0.171)
Julio 1998	1.41 (0.102)	1.54 (0.055)	-1.23 (0.172)
Septiembre 1998	1.84 (**0.016**)	2.03 (**0.005**)	-1.63 (**0.033**)
Noviembre 1998	2.19 (**0.003**)	2.44 (**0.001**)	-1.91 (**0.007**)
Abril 1999	2.15 (**0.005**)	2.42 (**0.001**)	-1.90 (**0.010**)
Noviembre 1999	2.32 (**0.001**)	2.47 (**0.002**)	-2.07 (**0.005**)
Abril 2000	2.38 (**0.002**)	2.52 (**0.002**)	-2.10 (**0.006**)
Septiembre 2000	2.70 (**0.001**)	3.10 (**<0.001**)	-2.37 (**0.001**)
Diciembre 2000	2.69 (**0.001**)	3.12 (**0.001**)	-2.39 (**0.002**)

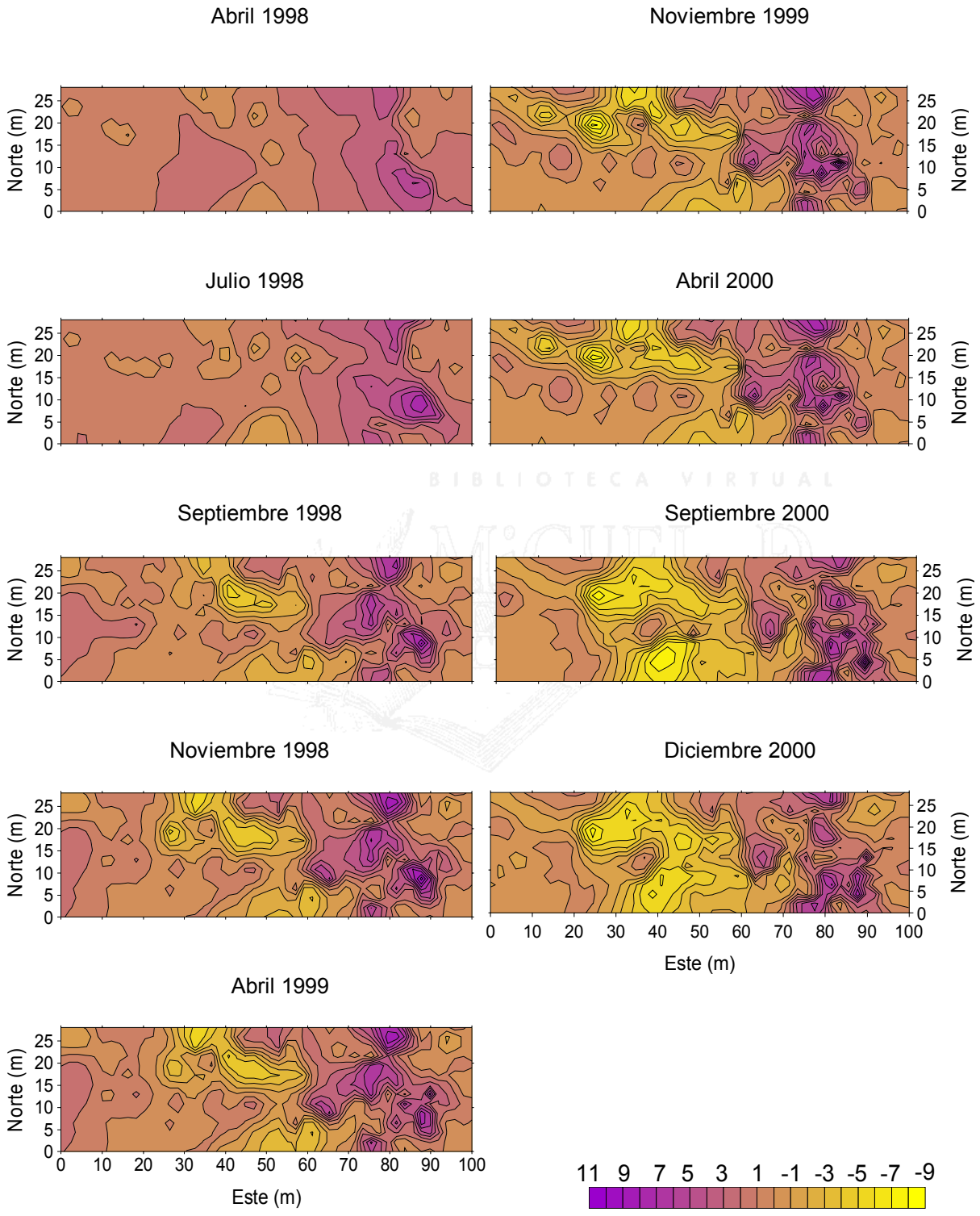


Figura 5.4. Mapas del índice de agregación (v) para la supervivencia de los plantones introducidos durante los tres años posteriores a la plantación. La distribución de las manchas (zonas de elevada supervivencia) y los claros (zonas de baja supervivencia) se muestra en violeta y amarillo respectivamente. Los valores de la escala no tienen unidades.

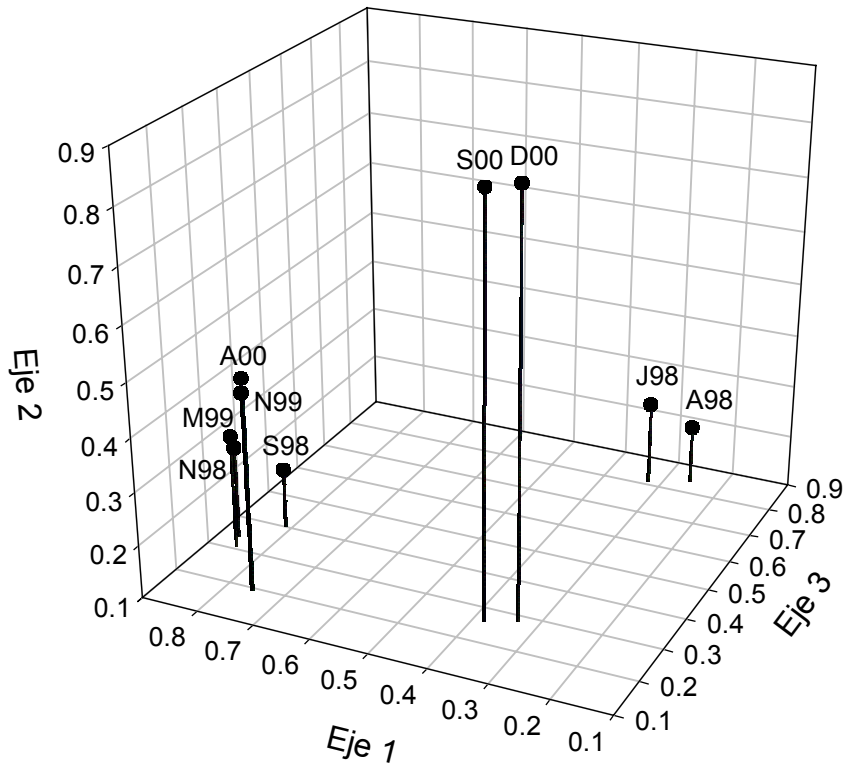


Figura 5.5. Análisis de componentes principales con rotación Varimax del índice de agregación (*v*) para los distintos periodos de muestreo (*n* = 205). A98 = abril 1998, J98 = julio 1998, S98 = septiembre 1998, N98 = noviembre 1998, A99 = abril 1999, N99 = noviembre 1999, A00 = abril 2000, y S00 = septiembre 2000.

5.3.2. Patrones espaciales de las variables edáficas y del hoyo de plantación

Las variables ambientales mostraron grandes diferencias en cuanto a su heterogeneidad dentro de la zona de estudio (Tabla 5.2). La profundidad de hoyo, la humedad edáfica, los contenidos en materia orgánica y arena, así como el porcentaje de gravas finas mostraron coeficientes de variación (CV) relativamente bajos, por debajo del 35 %. Por el contrario, los porcentajes de bloques superficiales y embebidos, así como el de gravas medias superficiales presentaron CV superiores al 79 %.

Los semivariogramas revelaron la presencia de importantes diferencias en el patrón espacial de las variables ambientales (Figura 5.6, Tabla 5.3). Así, la dependencia espacial (DPE) fluctuó entre el 9 % del total de la varianza para la pendiente dentro del hoyo de plantación y y el 90 % para el porcentaje de suelo desnudo. El porcentaje de suelo desnudo y de bloques embebidos, así como la humedad a 5-10 cm de profundidad, presentaron dos

rangos. Los rangos de las variables autocorrelacionadas a una escala variaron notablemente, oscilanado entre los 5 y 31 m. La topografía fue la única variable que no presentó un rango bien definido, reflejando claramente el gradiente en altura existente en la zona de estudio.

Tabla 5.2. Resumen de las variables ambientales evaluadas (n = 205, excepto cuando se indica). S = desviación estándar, CV = coeficiente de variación (en porcentaje).

Variable	Unidades	Media	S	CV
Suelo desnudo	%	22.9	15	65.5
Grava fina superficial	%	28.6	9.3	32.5
Grava media superficial	%	9.9	7.9	79.6
Bloques superficiales	%	8.1	8.9	109.9
Grava fina embebida	%	12.1	5.7	46.9
Grava media embebida	%	9.6	5.5	57.3
Bloques embebidos	%	8.8	7.3	82.3
Resistencia a la penetración	KPa	453.6	265	58.4
Humedad a 0-5 cm	%	7.5	2.1	28.2
Humedad a 5-10 cm	%	10.7	2.6	24.7
Contenido en arena	%	54.4	10.3	19
Materia orgánica	%	2.7	0.7	24.6
Topografía	m	6	2.7	45.6
Pendiente en el hoyo de plantación	Grados			
Positiva (n = 158)		5.5	3.5	62.5
Negativa (n = 48)		-4.1	3.2	78.6
Profundidad de hoyo (n = 110)	cm	44.6	5.6	12.6
Profundidad de microcuenca	cm	6.7	2.9	42.9

Los mapas obtenidos evidenciaron complejos patrones espaciales para la mayor parte de variables (Figura 5.7). La topografía mostró un claro gradiente en la dirección SE-NW. Los porcentajes de suelo desnudo y las distintas fracciones de fragmentos rocosos, excepto las gravas finas embebidas, se caracterizaron por presentar numerosas zonas de elevada y baja cobertura. Igualmente, la resistencia a la penetración mostró una distribución donde alternaron zonas de valores altos y bajos. Los patrones espaciales de la humedad edáfica a las dos profundidades evaluadas fueron bastante similares. La distribución espacial de los contenidos en arena y materia orgánica fue bastante similar pero opuesta, coincidiendo bastante bien las zonas de elevada concentración de una variable con las de baja de la otra. Las características del hoyo de plantación también mostraron complejas distribuciones espaciales, presentando la profundidad de hoyo una distribución más agregada que la profundidad de microcuenca.

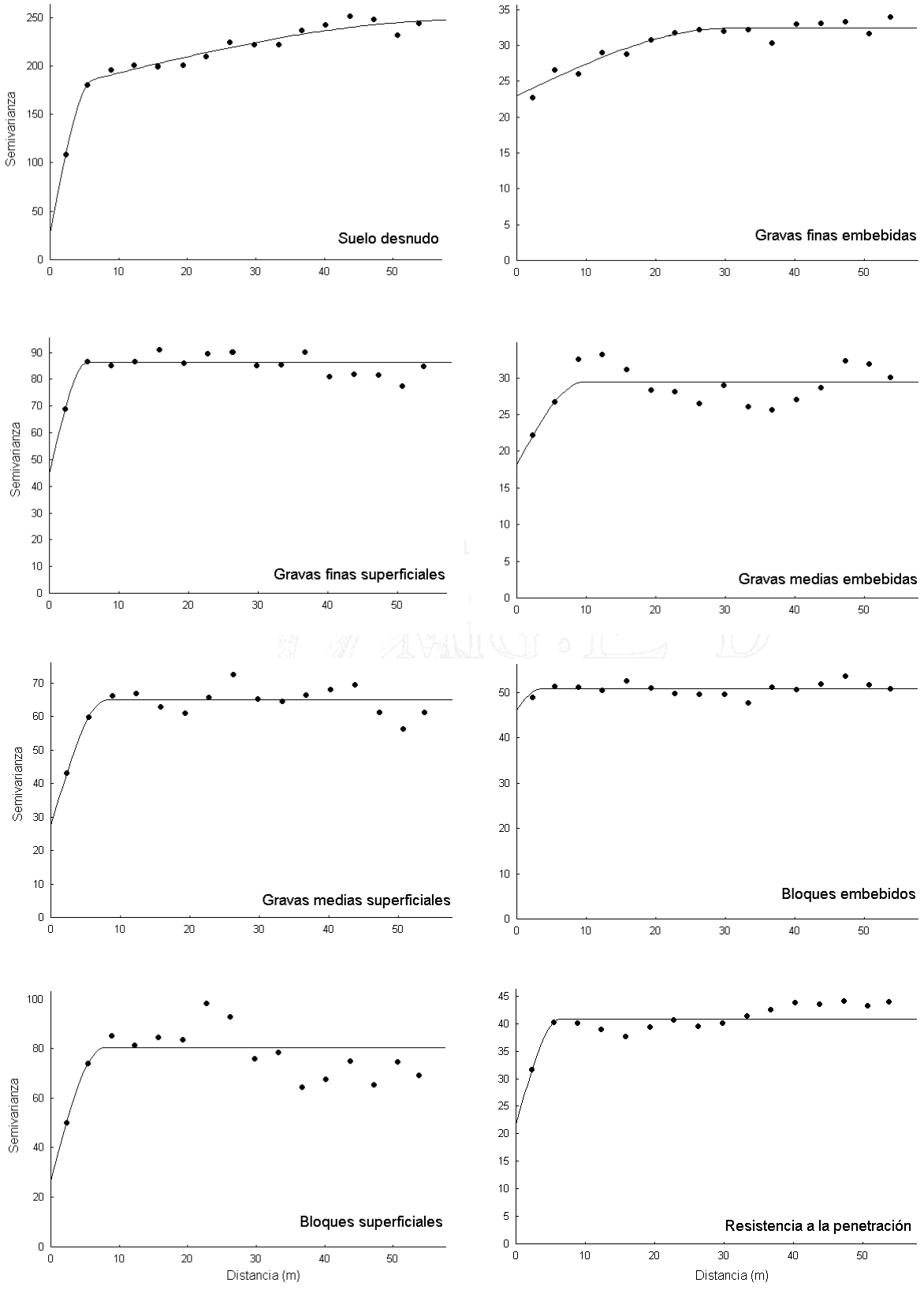


Figura 5.6. Semivariogramas experimentales (puntos) y modelos ajustados (línea sólida) para las variables ambientales evaluadas dentro de la zona de estudio. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 294 y 1607, excepto para la profundidad de hoyo, donde fluctuó entre 54 y 458. Las características de los modelos ajustados se detallan en la Tabla 5.3.

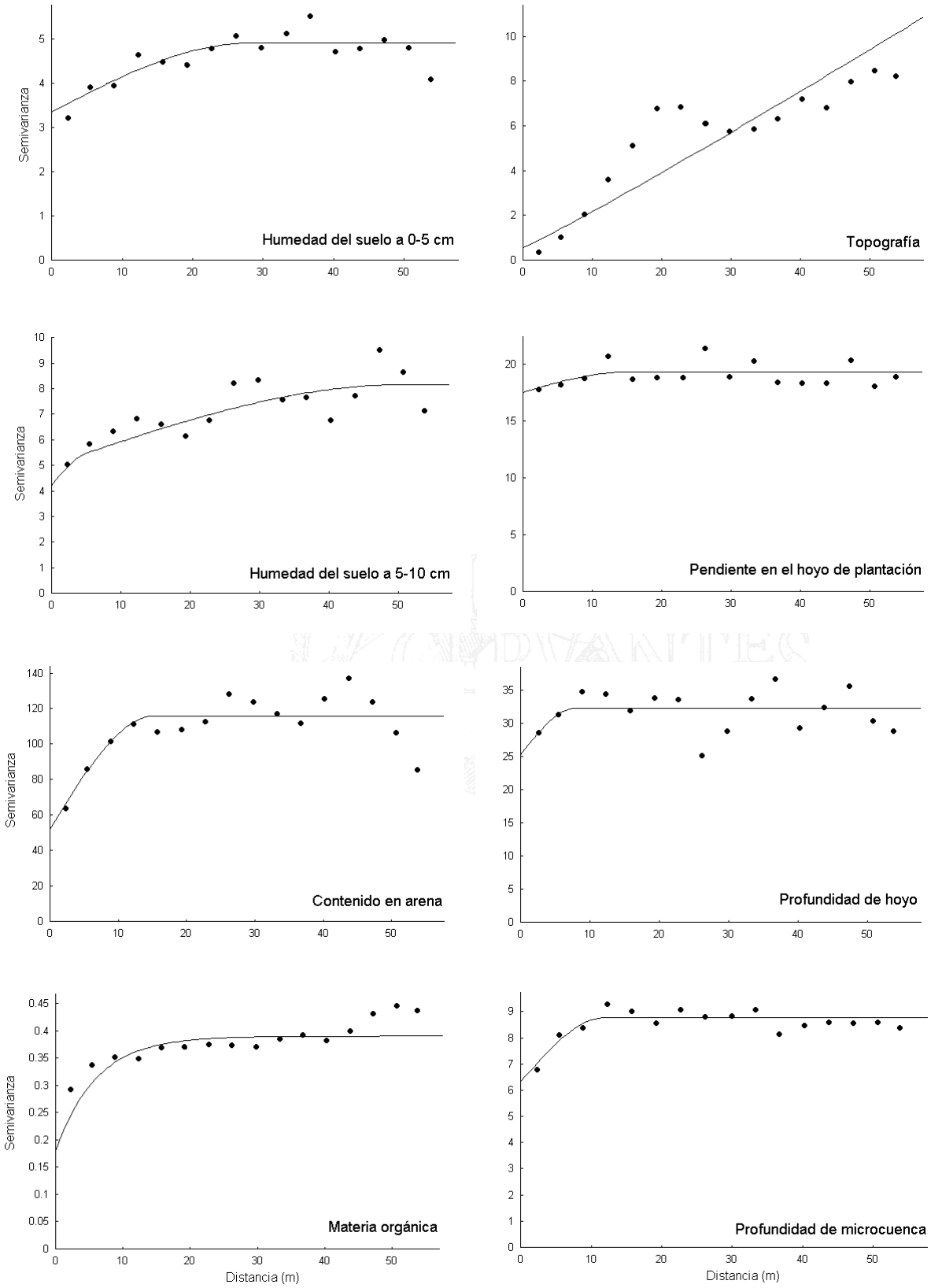


Figura 5.6. Continuación.

Tabla 5.3. Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas de las variables ambientales evaluadas. C_0 = "nugget", a_1 = primer rango (m), a_2 = segundo rango (m), C_1 = varianza estructural para el rango corto, C_2 = varianza estructural para el rango largo y DPE = dependencia espacial (%).

Variable	Modelo	C_0	C_1 †	C_2	a_1 ††	a_2	DPE ‡
Suelo desnudo	Doble esférico ‡‡	28.0	147.1	72.5	6.3	60.9	88.7
Gravas finas superficiales	Esférico ¶	44.4	41.7	-	5.4	-	48.4
Gravas medias superficiales	Esférico	27.5	37.5	-	8.0	-	57.7
Bloques superficiales	Esférico	26.9	53.3	-	7.7	-	66.5
Gravas finas embebidas	Esférico	22.9	9.4	-	30.7	-	29.1
Gravas medias embebidas	Esférico	18.2	11.2	-	9.6	-	38.1
Bloques embebidos *	Doble esférico	0.01	0.005	0.004	7.5	55.0	47.4
Resistencia a la penetración **	Esférico	21.7	19.1	-	6.3	-	46.8
Humedad a 0-5 cm	Esférico	3.3	1.6	-	28.1	-	32.7
Humedad a 5-10 cm	Doble esférico	4.2	0.8	3.1	5.0	50.9	48.2
Contenido en arena	Esférico	51.9	63.8	-	15.2	-	55.1
Materia orgánica	Exponencial §	0.18	0.21	-	6.02		53.8
Topografía	Potencial ¶¶	0.6	0.1	-	1.1	-	-
Pendiente en el hoyo de plantación	Esférico	17.5	1.8	-	14.9	-	9.3
Profundidad de hoyo	Esférico	25.3	7.0	-	7.9	-	21.7
Profundidad de microcuenca	Esférico	6.3	2.5	-	11.9		28.4

* Variable transformada por el arcoseno.
** Variable transformada por la raíz cuadrada.
† En los modelos esférico y exponencial representa el único valor de varianza estructural existente.
†† En los modelos esférico y exponencial representa el único rango existente.
‡ Definida en la ecuación 1.13 (página 48).
‡‡ Definido en la ecuación 1.12 (página 47).
¶ Definido en la ecuación 1.11 (página 47).
§ Definido en la ecuación 2.2 (página 102).
¶¶ Calculado conforme a la siguiente ecuación (Webster & Oliver 1990):

$$\gamma(0) = 0 \qquad (5.4a)$$

$$\gamma(h) = wh^{\alpha} \quad \text{para } h > 0 \qquad (5.4b)$$

donde $0 < \alpha < 2$. Si $\alpha = 1$ esta ecuación corresponde a una función lineal; si $\alpha > 1$ la forma de la función es una curva que es cóncava y si $\alpha < 1$ la forma de la curva es convexa. Este modelo no tiene "sill" y rango. En este caso, a_1 indica el valor de α y C_1 el de w. Para este modelo no se calculó la dependencia espacial.

5.3.3. Partición de la variación en la supervivencia de los plantones

La supervivencia de los plantones durante el periodo de estudio mostró una relación significativa con X y W (excepto en julio de 1998 para la matriz completa, y en abril y julio de 1998 para la matriz reducida), así como con la combinación de ambas (Tablas 5.4 y 5.5). Los modelos de regresión logística que incluían a las variables ambientales fueron altamente significativos para todas las fechas analizadas, aunque su ajuste mejoró notablemente para las fechas posteriores al primer verano en el campo. Las relaciones altamente significativas entre la supervivencia y la matriz de coordenadas espaciales observada después del primer verano en el campo confirmó la presencia de complejos patrones espaciales sugerida previamente por SADIE.

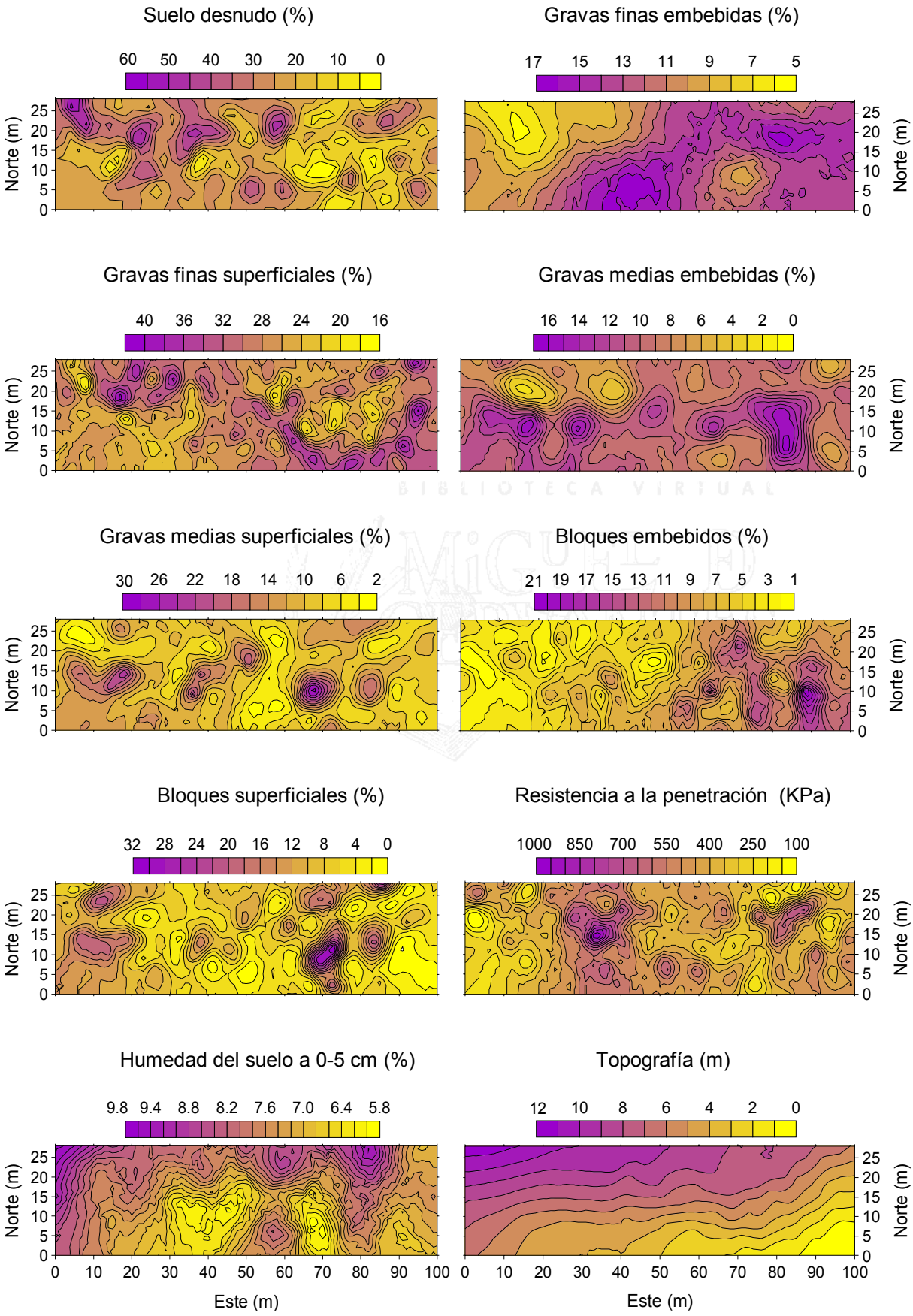


Figura 5.7. Mapas de distribución de las variables ambientales evaluadas dentro de la zona de estudio.

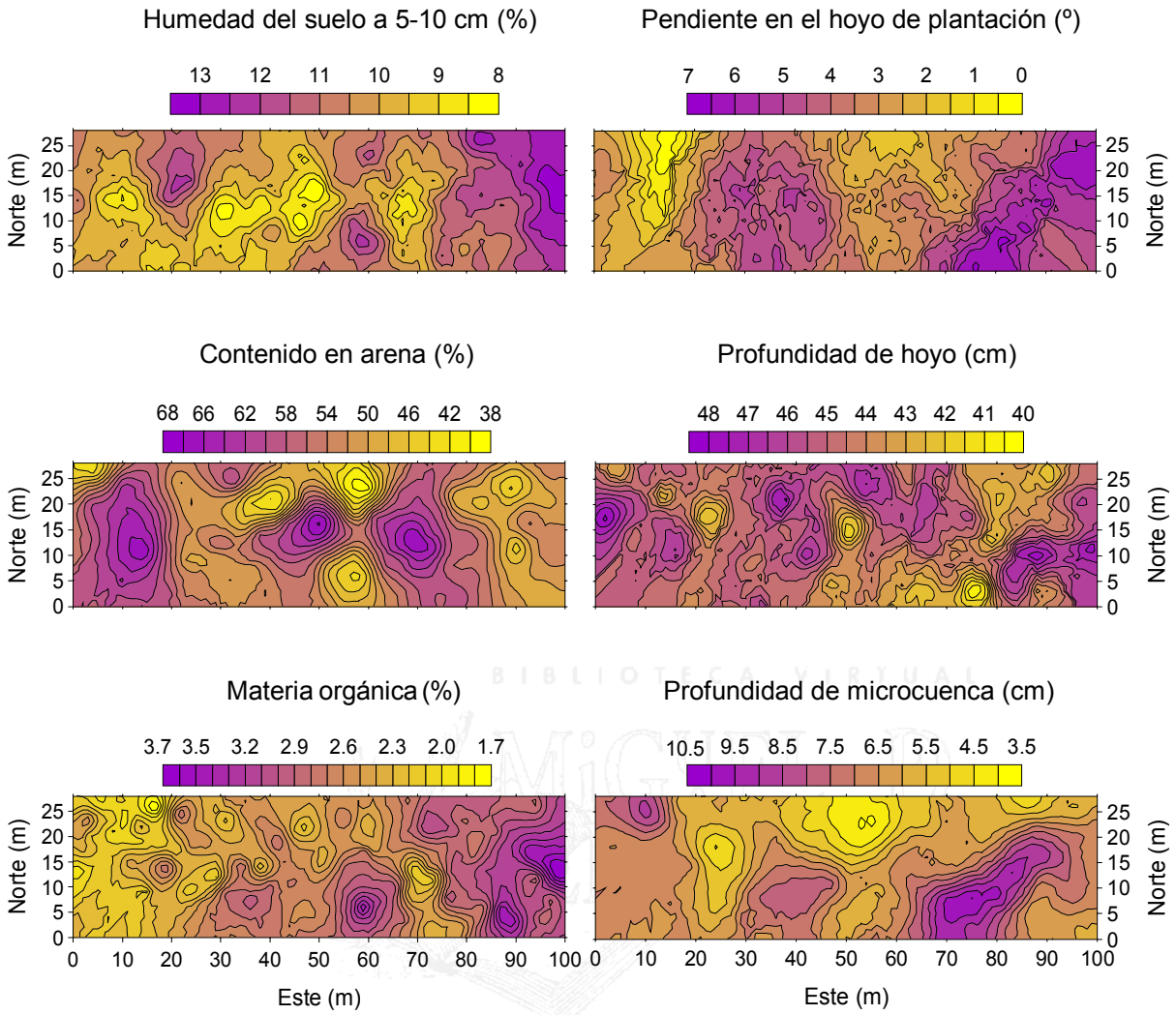


Figura 5.7. Continuación.

Tabla 5.4. Resultados de los análisis de regresión logística y de la partición de la variación de la matriz completa (n = 205). Amb = variables ambientales (fracción a + b); Esp = variables espaciales (fracción b + c); R^2 = estadístico de Nagelkerke. A98 = abril de 1998, J98 = julio de 1998, S98 = septiembre de 1998, N98 = noviembre de 1998, A99 = abril de 1999, N99 = noviembre de 1999, A00 = abril de 2000, S00 = septiembre de 2000 y D00 = diciembre de 2000. Los valores significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Fracción de variación		Muestreo								
		A98	J98	S98	N98	A99	N99	A00	S00	D00
Amb	χ^2	26.02	35.13	91.07	120.36	102.31	124.57	140.13	90.14	81.74
	gl	4	4	4	5	5	4	5	6	3
	P	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
	R^2	0.37	0.33	0.48	0.55	0.53	0.61	0.66	0.48	0.45
Esp	χ^2	4.57	*	33.96	37.86	35.93	28.76	30.97	30.78	26.93
	gl	1		4	4	4	4	4	3	3
	P	**0.032**		**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
	R^2	0.07		0.21	0.23	0.22	0.18	0.19	0.19	0.17
Amb + Esp	χ^2	26.02	35.13	107.38	121.55	117.59	124.57	140.13	98.13	101.10
	gl	4	4	6	7	7	4	5	6	6
	P	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
	R^2	0.37	0.33	0.55	0.56	0.58	0.61	0.66	0.52	0.54

*Ninguno de los términos fue seleccionado en el análisis de regresión logística.

Tabla 5.5. Resultados de los análisis de regresión logística y de partición de la variación de la matriz reducida (n = 110). Amb = variables ambientales (fracción $a + b$); Esp = variables espaciales (fracción $b + c$); R^2 = estadístico de Nagelkerke. A98 = abril de 1998, J98 = julio de 1998, S98 = septiembre de 1998, N98 = noviembre de 1998, A99 = abril de 1999, N99 = noviembre de 1999, A00 = abril de 2000, S00 = septiembre de 2000 y D00 = diciembre de 2000. Los valores significativos ($P < 0.05$) se indican en negrita.

Fracción de variación		Muestreo								
		A98	J98	S98	N98	A99	N99	A00	S00	D00
Amb	χ^2	20.12	25.51	53.65	71.68	71.68	85.89	97.79	50.11	55.77
	gl	3	3	3	5	5	6	5	3	4
	P	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
	R^2	0.48	0.45	0.53	0.65	0.65	0.73	0.74	0.49	0.54
Esp	χ^2	*	*	33.40	32.73	32.73	11.79	12.58	20.13	29.37
	gl			4	4	4	1	1	3	5
	P			**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**0.001**	<0.001	**<0.001**	**<0.001**
	R^2			0.36	0.35	0.35	0.14	0.15	0.22	0.32
Amb + Esp	χ^2	20.12	25.51	71.03	78.56	78.76	85.89	97.79	54.33	55.68
	gl	3	3	5	6	6	6	5	4	4
	P	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
	R^2	0.48	0.45	0.65	0.70	0.70	0.73	0.74	0.52	0.53

*Ninguno de los términos fue seleccionado en el análisis de regresión logística.

Si se considera la matriz completa, la cantidad de variación en la supervivencia explicada por las distintas fracciones cambió durante el periodo de estudio (Tabla 5.4, Figura 5.8). La variación explicada por la matriz de variables ambientales (fracción $a + b$) fluctuó entre el 33 y el 66 %, mientras que la matriz de variables espaciales (fracción $b + c$) lo hizo entre el 0 y el 23 %. La fracción b, que representa la variación asociada a la estructura espacial de las variables ambientales, osciló entre el 0 y el 23 %. Excepto en julio de 1998, entre el 17 y el 40 % de la variación explicada por las variables ambientales pudo también ser explicada por la fracción b, sugiriendo que los patrones espaciales de la supervivencia y de las variables ambientales mostraron una buena relación. La variación explicada por las variables espaciales que no puede ser relacionada con las variables ambientales (fracción c) fue muy baja, inferior al 9 % en todos los muestreos. La cantidad de variación no explicada (fracción d) fue bastante alta en todas las fechas de muestreo, especialmente antes de que el patrón espacial de la supervivencia quedara claramente establecido. Los resultados obtenidos con la matriz reducida (Tabla 5.5, Figura 5.8) mostraron la misma tendencia pero, en general, la cantidad de variación explicada por las variables ambientales y por la combinación de las variables ambientales y espaciales (fracción $a + b + c$) fue mayor que la obtenida utilizando la matriz completa, llegando en algunos muestreos a explicar el 74 % del total de la variación. Asimismo, la fracción b incrementó su importancia después del primer verano en el campo en comparación con la matriz completa, ya que osciló entre el 19 y el 61 % del total de la variación explicada por las variables ambientales. En conjunto, el análisis de partición de

variación indicó que la heterogeneidad en la supervivencia de los plantones durante el periodo de estudio estuvo controlada principalmente por las variables ambientales consideradas.

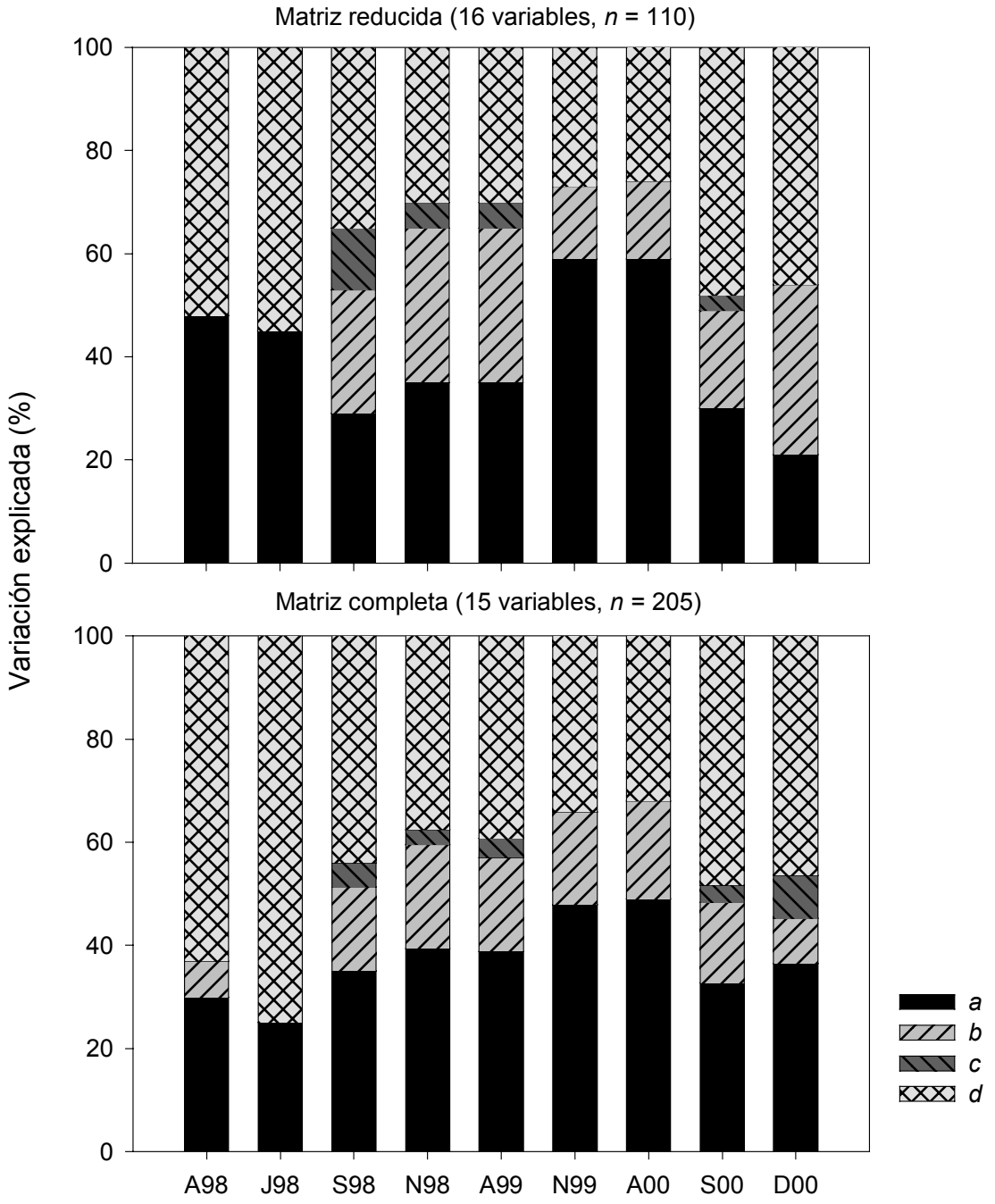


Figura 5.8. Partición de la variación en la supervivencia de *Pistacia lentiscus* durante el periodo de estudio. *a* = variación explicada por las variables ambientales independientemente de la estructura espacial, *b* = variación explicada por la estructura espacial de las variables ambientales, *c* = variación explicada por las variables espaciales independientemente de las variables ambientales y *d* = variación que no es explicada ni por las variables ambientales ni por las espaciales. A98 = abril de 1998, J98 = julio de 1998, S98 = septiembre de 1998, N98 = noviembre de 1998, A99 = abril de 1999, N99 = noviembre de 1999, A00 = abril de 2000, S00 = septiembre de 2000 y D00 = diciembre de 2000.

En los análisis realizados con la matriz completa, el porcentaje de suelo desnudo fue la única variable incluida en todos los muestreos (Tabla 5.6). El porcentaje de gravas medias superficiales, la humedad a 5-10 cm de profundidad, la pendiente dentro de cada hoyo y el contenido en materia orgánica no fueron seleccionadas en ningún muestreo. La heterogeneidad en la supervivencia antes de septiembre de 1998 estuvo controlada principalmente por la topografía, el porcentaje de suelo desnudo y el contenido en arena, que mostraron una relación negativa con la misma. Desde septiembre de 1998 hasta septiembre de 2000 las tres variables más importantes que determinaron la supervivencia de los plantones fueron (en orden de importancia) el porcentaje de suelo desnudo, el contenido en arena y la resistencia a la penetración. Todas ellas mostraron valores negativos de *R*. El valor de este estadístico para el porcentaje de suelo desnudo fue siempre superior a los del resto de variables incluidas en los modelos excepto en abril de 1998, donde lo fue el del contenido en arena. Los valores obtenidos para el contenido en arena y la resistencia a la penetración fueron muy similares. La profundidad de microcuenca y los fragmentos rocosos embebidos mostraron una relación positiva con la supervivencia, mientras que los fragmentos rocosos superficiales mostraron en la mayoría de casos una relación negativa. Cuando fueron seleccionadas, la profundidad de microcuenca y los fragmentos rocosos presentaron valores de *R* inferiores a los obtenidos para la resistencia a la penetración.

Tabla 5.6. Valores del estadístico *R* para cada una de las variables ambientales seleccionadas durante los análisis de regresión logística de la matriz completa (fracción de variación $a + b$, $n = 205$). A98 = abril 1998, J98 = julio 1998, S98 = septiembre 1998, N98 = noviembre 1998, A99 = abril 1999, N99 = noviembre 1999, A00 = abril 2000 y S00 = septiembre 2000.

Variable	Muestreo								
	A98	J98	S98	N98	A99	N99	A00	S00	D00
Suelo desnudo	-0.15	-0.33	-0.37	-0.38	-0.38	-0.34	-0.34	-0.29	-0.40
Grava fina superficial			-0.13	-0.14	-0.10				
Bloques superficiales	0.23				-0.09				-0.19
Grava fina embebida							0.10	0.09	
Grava media embebida						0.18	0.19	0.09	
Bloques embebidos								0.14	
Resistencia a la penetración		-0.14	-0.22	-0.22	-0.22	-0.21	-0.23	-0.15	
Humedad a 0-5 cm									0.19
Contenido en arena	-0.31	-0.22	-0.21	-0.23	-0.24	-0.25	-0.25	-0.13	
Topografía	-0.12								
Profundidad microcuenca		0.17		0.09	0.09				

Los resultados obtenidos con la matriz reducida fueron bastante similares (Tabla 5.7). La profundidad de hoyo fue introducida por los modelos de regresión logística en cuatro ocasiones, indicando que esta variable es importante a la hora de definir la supervivencia de

los plantones, lo cual es remarcable dada la escasa variación de esta propiedad del suelo (Tabla 5.2). Cuando se incluyó, sus valores de *R* fueron generalmente inferiores a los obtenidos para el porcentaje de suelo desnudo, el contenido en arena y la resistencia a la penetración.

Tabla 5.7. Valores del estadístico *R* para cada una de las variables ambientales seleccionadas durante los análisis de regresión logística de la matriz reducida (fracción de variación *a* + *b*, *n* = 110). A98 = abril 1998, J98 = julio 1998, S98 = septiembre 1998, N98 = noviembre 1998, A99 = abril 1999, N99 = noviembre 1999, A00 = abril 2000 y S00 = septiembre 2000.

Variable	Muestreo								
	A98	J98	S98	N98	A99	N99	A00	S00	D00
Suelo desnudo	-0.33	-0.34	-0.35	-0.32	-0.32	-0.36	-0.31	-0.34	-0.37
Grava fina superficial						-0.23			
Bloques superficiales						-0.14			-0.24
Grava fina embebida									
Grava media embebida							0.20	0.09	
Bloques embebidos				0.15	0.14		0.16	0.17	
Resistencia a la penetración	-0.23		-0.31	-0.29	-0.28	-0.23	-0.30	-0.18	-0.15
Humedad a 0-5 cm									0.13
Contenido en arena	-0.34	-0.26	-0.20	-0.17	-0.17	-0.26	-0.21		
Profundidad hoyo		0.27		0.12	0.12	0.14			

5.4. Discusión

Los resultados presentados en este capítulo han mostrado que el patrón espacial de la supervivencia de *P. lentiscus* durante los primeros años posteriores a la plantación no es aleatorio. Su distribución comienza a ser definida durante los primeros meses tras la plantación, llegando a establecerse claramente después del principal episodio de mortalidad ocurrido durante el primer verano en el campo. El método de partición de la variación empleado permite explorar la importancia del conjunto de variables ambientales evaluadas como factores que controlan la supervivencia de los plantones, así como seleccionar las variables individuales que mejor la explican. Atendiendo al porcentaje de variación explicado, se sugiere que la heterogeneidad observada en la supervivencia está controlada principalmente por propiedades como la proporción de suelo desnudo en el hoyo, el contenido en arena, la profundidad de hoyo, la resistencia a la penetración y la cobertura de fragmentos rocosos.

5.4.1. Dinámica espacio-temporal de la supervivencia y su utilidad en la restauración

Tal como se ha discutido en capítulos anteriores, en zonas áridas y semiáridas la disponibilidad de agua es el principal factor que condiciona el establecimiento de los plantones introducidos en las actividades de restauración (Grantz et al. 1998, Whisenant 1999). En las repoblaciones efectuadas en estas áreas, se ha sugerido que la supervivencia de los plantones introducidos está relacionada con la duración de la sequía estival (Alloza & Vallejo 1999, Vallejo et al. 2000a). Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan esta hipótesis, ya que los principales episodios de mortalidad tuvieron lugar durante los veranos de 1998 y 2000, dos periodos donde sólo se recogieron 27 y 18 mm de lluvia entre junio y septiembre, respectivamente. El verano de 1999 se caracterizó por unas mejores condiciones climáticas, con una precipitación de 40 mm durante el mismo periodo de tiempo y temperaturas más bajas (22 ºC de media entre junio y septiembre frente a los 26 ºC registrados en 1998 y 2000).

La evolución del patrón espacial de la supervivencia de los plantones estuvo marcada por dos características principales: el incremento en el grado de agregación con el tiempo y un fuerte grado de consistencia entre los diferentes muestreos que hizo que, una vez definido, el patrón se mantuviera pese a los distintos episodios de mortalidad. La inexistencia de un patrón espacial durante los primeros meses tras la plantación sugiere que el "shock" de

transplante tiene poca relación con las propiedades del suelo y del hoyo de plantación y, por lo tanto, estaría más relacionado con las características del plantón y de su manipulación durante la plantación, factores que se asumen como espacialmente aleatorios. El gradual incremento en el grado de agregación contrasta con observaciones de campo y simulaciones, realizadas en comunidades arbustivas de zonas áridas y semiáridas, que muestran una tendencia hacia la formación de un patrón espacial regular con el paso del tiempo como consecuencia de un aumento de la competencia intraespecífica (e. g. Barbour 1973, Schlesinger & Gill 1978, Brisson & Reynolds 1997). Debido al lento crecimiento de *P. lentiscus* en la zona de estudio y a la relativamente escasa duración de esta experiencia, no se espera la presencia de este tipo de interacciones entre los plantones introducidos. No obstante, es probable que a largo plazo algunos individuos empiecen a competir entre sí, dando lugar a la formación de una distribución espacial más regular a esta escala. La continuación de las observaciones en el tiempo se hace necesaria para poder contrastar esta afirmación.

La coherencia en la distribución espacial de la supervivencia después del primer verano en el campo sugiere que los primeros meses tras la plantación son fundamentales para delimitar espacialmente las principales áreas de supervivencia. Esta consistencia, junto con la elevada mortalidad registrada durante el primer verano, sugiere que el seguimiento de los plantones debería centrarse en los primeros meses después de la plantación. Los resultados obtenidos aquí concuerdan con otros estudios que resaltan la importancia de este periodo de tiempo a la hora de definir el éxito de una plantación (Vilagrosa et al. 1997, Grantz et al. 1998). Por otro lado, es obvio que incluso la vegetación establecida puede ser sensible a periodos de extrema sequía (Reynolds et al. 1999).

El establecimiento de programas de seguimiento para evaluar el éxito de una repoblación es una parte fundamental de las actividades de restauración (Harris et al. 1998, Holl & Howarth 2000, Comín 2002). La información sobre la dinámica espacio-temporal de la supervivencia de los plantones introducidos puede ser utilizada para mejorar la gestión y diseñar programas efectivos de seguimiento tras la plantación. Una de las actividades fundamentales dentro del cuidado post-plantación, especialmente en zonas de clima semiárido donde la mortalidad inicial es elevada, es la reposición de marras (Serrada 1997, López Cadenas 1998). Los mapas de *v* pueden ser utilizados para optimizar esta actividad. Como los claros mostrados en estas representaciones pueden entenderse como zonas con una baja probabilidad de supervivencia de los plantones, estas zonas no deberían ser seleccionadas para reponer las marras, a no ser de que se aplique alguna medida encaminada a corregir las causas que originan dicha mortalidad. Una selección previa de las zonas donde se deben reponer

marras utilizando este tipo de cartografía podría reducir el coste económico de esta actividad y mejorar su eficiencia. Por otra parte, el marcado contraste en la supervivencia en zonas relativamente cercanas y aparentemente homogéneas contribuye a explicar las diferencias en el éxito de las plantaciones realizadas en zonas con propiedades topográficas, climáticas, edáficas y bióticas relativamente homogéneas (Fonseca 1999).

5.4.2. Importancia de las variables ambientales evaluadas

Los resultados de este estudio indican que, incluso a la escala de parcela, la mortalidad no ocurre al azar, y que junto a las características morfológicas y el estado ecofisiológico de los plantones, la heterogeneidad espacial de las propiedades ambientales juega un papel fundamental en el éxito de la plantación. La eficiencia de las actividades de restauración podría mejorar sustancialmente si las áreas de elevada supervivencia pudieran ser descubiertas con antelación, por lo que la identificación de los factores ambientales asociados con las manchas de mortalidad debería considerarse como una prioridad dentro de las actividades de restauración de los ecosistemas semiáridos degradados. En primer lugar porque su conocimiento permitiría el desarrollo de tecnologías adecuadas que ayuden a minimizar las limitaciones de la implantación de los plantones. En segundo lugar, porque éstos u otros factores asociados pueden ser utilizados como indicadores para diferenciar aquellos lugares adecuados para realizar la plantación.

En los últimos años se han realizado numerosos estudios que han identificado las principales variables ambientales que afectan al establecimiento y crecimiento de las plantas en ecosistemas semiáridos (e. g. Aguilera & Lauenroth 1995, Brown & Archer 1999, Weltzin & McPherson 1999, Bashan et al. 2000). No obstante, falta información cuantitativa sobre la importancia relativa de los distintos factores ambientales que controlan la supervivencia de los plantones de especies arbustivas utilizadas en las repoblaciones, especialmente durante las primeras fases tras la plantación (Vilagrosa et al. 1997, Grantz et al. 1998).

Según los resultados de este estudio, la proporción de suelo desnudo presenta una relación negativa con la supervivencia de los plantones. En zonas semiáridas, las superficies desnudas muestran mayores temperaturas que aquellas sombreadas por la vegetación (Breshears et al. 1998) o protegidas por la hojarasca y los fragmentos rocosos (Danalatos et al. 1995, Facelli et al. 1999). Este aumento de la temperatura puede promover una mayor evapotranspiración y la presencia de mayor velocidad de secado después de una lluvia (Breshears et al. 1998), procesos que tienen gran importancia en la disponibilidad hídrica y en

el estado fisiológico de las plantas (Callaway 1992b). En estas superficies es más probable la formación de costras físicas, ya que este fenómeno está favorecido por el impacto directo de las gotas de lluvia (Morin & Winkel 1996). Este tipo de costras presenta una baja infiltración (Moore & Singer 1990) y puede promover la formación de escorrentía (Valentin 1994), dos factores que reducen la cantidad de agua disponible para las plantas. Los valores de resistencia a la penetración obtenidos, también relacionados negativamente con la supervivencia, reflejaron claramente la formación de estas costras en las zonas desnudas.

La presencia de fragmentos rocosos en superficie juega un importante papel en la hidrología de las zonas secas y semiáridas debido a su influencia en la generación de escorrentía, la infiltración y la evapotranspiración (e. g. Poesen & Lavee 1994, Brakensiel & Rawls 1994, Valentin 1994, Danalatos et al. 1995). A la hora de hablar de los efectos de los fragmentos rocosos en la infiltración debe tenerse en cuenta su posición en la superficie. Se ha sugerido que los fragmentos embebidos reducen la infiltración, mientras que aquellos libres en la superficie la favorecen (Poesen & Lavee 1994). Si bien los resultados obtenidos no permiten establecer conclusiones firmes al respecto, la mayor importancia de los fragmentos embebidos frente a los superficiales observada sugiere que el efecto de los fragmentos rocosos en la supervivencia podría venir dado por su papel en la reducción de la evapotranspiración mas que por sus efectos sobre la infiltración. No obstante, hay que tener en cuenta que, aunque se considera que la cobertura total de fragmentos rocosos es muy estable durante este tiempo, la proporción fragmentos embebidos/superficiales podría haber incrementado ligeramente como consecuencia de la deposición de sedimentos en los hoyos desde el momento que se realizó la plantación hasta que se muestrearon. El efecto positivo de los fragmentos rocosos encontrado en esta investigación concuerda con otros estudios que reflejan la presencia de una relación positiva entre esta variable y el desarrollo de la vegetación (Kadmon et al. 1989, Kosmas et al. 1994, Winkel et al. 1995). También proporciona base científica para la tradicional costumbre de colocar diversos fragmentos rocosos de gran tamaño rodeando los plantones introducidos en la plantación.

El contenido en arena mostró una relación negativa con la supervivencia de los plantones. Este resultado fue esperado, ya que un incremento del valor de esta variable reduce el volumen de agua disponible después de una lluvia (Ward & Robinson 1990), originando una disminución de la cantidad de agua disponible para las plantas. A escala de paisaje, las diferencias en la textura del suelo influyen notablemente en la retención de la humedad y la dinámica de carbono y nitrógeno en ecosistemas semiáridos (Hook & Burke 2000). A escalas más pequeñas, el patrón espacial de esta variable puede estar relacionado con el de la

vegetación (Adler & Lauenroth 2000). Tal como se ha visto en capítulos anteriores, variaciones a pequeña escala en la retención de la humedad después de una lluvia pueden influir notablemente en el establecimiento de los plantones. Resulta notable la importancia del contenido en arena que se ha observado en este estudio a pesar de su reducida variabilidad en la zona. Ello sugiere que pequeños cambios en la textura a la escala estudiada y, por consiguiente, en la capacidad de retención y almacenamiento de agua, pueden tener una gran influencia en la supervivencia de los plantones.

Cuando se incluyó en los análisis de regresión logística, la profundidad del hoyo de plantación mostró una relación positiva con la supervivencia. La importancia que esta variable puede tener para el establecimiento de los plantones en ecosistemas semiáridos degradados es conocida (Vallejo et al. 2000a), pero muy pocas veces se ha comprobado experimentalmente (Blomquist & Lyon 1995, Grantz et al. 1998). El crecimiento de las raíces durante las primeras etapas de desarrollo de los plantones tras su implantación en el campo es un proceso clave para su establecimiento (Burdett 1990). Dado que durante este periodo las raíces se desarrollan fundamentalmente dentro del hoyo de plantación (Fonseca 1999), hoyos más profundos permiten una mayor acumulación de agua, proporcionando así reservas adicionales a los plantones capaces de alcanzar dichas profundidades. Es interesante remarcar la escasa variabilidad que la profundidad de hoyo mostró en la zona de estudio, sugiriendo que un mayor rango de variación en esta variable podría incluso haber mostrado una mayor influencia en los patrones de supervivencia de los plantones. Los resultados obtenidos concuerdan con los de Meredieu et al. (1996), quienes mostraron cómo cambios a pequeña escala (en una parcela de 100 x 250 m) en la profundidad de suelo claramente determinaban la supervivencia de una repoblación de *Q. rubra* realizada en los alrededores de Burdeos (Francia). Cortina (1992) obtuvo una relación positiva entre la profundidad de suelo y el crecimiento de los árboles en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don durante los primeros años tras su plantación.

La relación positiva encontrada entre la supervivencia y la profundidad de microcuenca, a pesar de su baja importancia, está de acuerdo con otros estudios que han demostrado cómo la elaboración de microcuencas en los hoyos de plantación mejora el establecimiento de especies leñosas en zonas semiáridas (Whisenant et al. 1995, Shachack et al. 1998, Yohannes et al. 1999). La topografía y la humedad edáfica a 0-5 cm de profundidad sólo fueron seleccionadas una vez como variables explicativas. La primera mostró una relación negativa con la supervivencia en abril de 1998. La baja mortalidad registrada durante este periodo de tiempo, unida al hecho de que estas variables no fueron seleccionadas durante

el resto de periodos muestreados, sugiere que su importancia a la hora de determinar la supervivencia de los plantones fue escasa bajo las condiciones en las que se desarrolló la presente experiencia. En esta fecha la cobertura de piedras superficiales fue la única variable que mostró una relación positiva con la supervivencia de los plantones. La inclusión de la humedad edáfica en un único muestreo fue bastante sorprendente. Estos resultados sugieren que, a pesar de que se eligió un evento lluvioso representativo, no se ha conseguido reflejar la variabilidad espacial presente en esta variable. No obstante, también es posible que la capacidad de almacenamiento de agua -que está estrechamente relacionada con el contenido en arena- pueda ser más relevante para la supervivencia que la humedad existente justo después de una lluvia. La humedad edáfica en zonas semiáridas se ve afectada por numerosas variables, por lo que pequeños cambios temporales en las mismas pueden modificar su distribución espacial incluso a escala de parcela (Ryel et al. 1996).

Entre las variables que no fueron seleccionadas en ningún momento como explicativas de la supervivencia, el caso más destacable es el del contenido en materia orgánica (MO). Esta variable tiene un importante papel en la fertilidad edáfica, la capacidad de almacenamiento de agua y el desarrollo de la vegetación (Paul & Collins 1997), y la ausencia de importancia sugerida por los análisis de regresión logística fue inesperada. El contenido en MO observado en la zona de estudio es superior al de suelos agrícolas (1.13-1.92 %, López Bermúdez et al. 1996), pero considerablemente inferior al de matorrales (5.02-6.30 %, López Bermúdez et al. 1996) situados en zonas semiáridas. Aunque esta variable mostró en la zona de estudio una distribución espacial muy estructurada, el rango de variación de los valores medidos fue muy bajo, y puede que insuficiente para influir de forma determinante en el patrón de supervivencia.

5.4.3. Idoneidad de la metodología utilizada

SADIE detectó la presencia de patrones espaciales no aleatorios en la supervivencia, y en este estudio se ha revelado como una herramienta prometedora para este tipo de análisis. Las principales ventajas y atractivos de esta técnica se han comentado en los dos primeros capítulos (paginas 77 y 111-112), por lo que no se va a incidir aquí en ello.

Dado que en los análisis de partición de la variación se han incluido variables cuya importancia para la dinámica de la humedad en zonas semiáridas ha sido ampliamente demostrada, es esperable que los resultados obtenidos en este estudio puedan ser aplicados en zonas climáticamente similares y con un nivel de degradación parejo. La aproximación

utilizada en este estudio debería ser útil para explicar los patrones de distribución de la supervivencia en estas regiones, a la vez que puede ser fácilmente extrapolable a escalas mayores. Ello sólo requeriría algún cambio en el tamaño de las unidades muestrales, como el paso de los plantones individuales a pequeñas parcelas diseminadas a lo largo del paisaje, y en la herramienta estadística, regresión linear con el porcentaje de supervivencia por parcela en lugar de la regresión logística con los valores de supervivencia de los plantones individuales. Algunas variables que suelen mostrar una variación a mayor escala y que no han sido tenidas en cuenta en este estudio, como el uso previo del suelo, la orientación y el tipo de suelo, deberían ser incluidas en los análisis a estas escalas.

No obstante, la metodología empleada no está exenta de problemas y limitaciones. La regresión logística produce un cierto sesgo cuando uno de los grupos de la variable dependiente presenta más casos que el otro (Hosmer & Lemeshow 1989). Esto podría haber influido la precisión de los resultados cuando existen grandes diferencias en cuanto a número de plantones vivos frente a los muertos, tal como ocurrió durante los primeros y últimos muestreos, que fueron precisamente los que registraron mayores porcentajes de variación no explicada. Aunque no se detectaron problemas de colinealidad entre las variables ambientales utilizadas, las relaciones entre ellas podrían haber influenciado su selección por parte del proceso de selección automática de variables utilizado durante los análisis de regresión logística (Legendre & Legendre 1998), especialmente en el caso de aquellas variables que muestran dentro de la zona de estudio una distribución espacial muy parecida u opuesta entre ellas.

Una cuestión que requiere más discusión es el relativamente elevado porcentaje de variación no explicada encontrado a lo largo del periodo de estudio. Ello puede deberse a la combinación de mortalidad aleatoria de los plantones y a otros factores bióticos y abióticos no evaluados. Es reseñable que en otros estudios que han utilizado el método de partición de variación empleado en este trabajo se han obtenido resultados similares (Belgrano et al. 1995, Pinel et al. 1995, Pan et al. 1998, Meot et al. 1998, Pelletier et al. 1999). Algunas variables que no se han considerado en este estudio y que podrían contribuir a reducir el porcentaje de variación no explicado son aquellas relacionadas con las características morfo-fisiológicas de los plantones. Atributos como el tamaño, la relación biomasa subterránea:biomasa aérea y el estado ecofisiológico de los plantones son de gran importancia a la hora de determinar su supervivencia en zonas semiáridas (Vilagrosa et al. 1997, Fonseca 1999, Rubio et al. 2001, Cortina et al. en prensa), por lo que sería interesante considerarlos en futuros estudios.

5.4.4. Recomendaciones para la restauración de ecosistemas semiáridos degradados

Buena parte de la innovación tecnológica en el campo de la restauración de zonas semiáridas degradadas se enfoca en la disminución del estrés hídrico de especies arbustivas y arbóreas mediante la utilización de técnicas de recolección y almacenamiento de agua de lluvia (Whisenant et al. 1995, Wilson & Witkowski 1998, Shachack et al. 1998, Yohannes 1999), la creación de perturbaciones artificiales, como montículos y pequeñas depresiones para facilitar la colonización natural de especies herbáceas (Boeken & Shachack 1994, Tongway & Ludwig 1996, Ludwig & Tongway 1996), la mejora de las propiedades fisico-químicas del suelo mediante la adición de enmiendas orgánicas (e. g. Roldán et al. 1996a, 1996b, Díaz et al. 1997, Querejeta et al. 1998, García et al. 1998, Díaz & Roldán 2000, Valdecantos 2001), el aumento de la capacidad de los plantones para captar agua y nutrientes mediante su micorrización (e. g. Herrera et al. 1993, Roldán & Albaladejo 1994, Díaz & Honrubia 1995, Valdecantos 2001, Caravaca et al. 2002b) y el endurecimiento de los plantones en el vivero para mejorar su resistencia a la sequía (Rubio et al. 2001, Vilagrosa et al. en prensa, Cortina et al. en prensa).

La heterogeneidad de las propiedades edáficas superficiales ha sido escasamente utilizada en los programas de restauración de las zonas semiáridas degradadas, a pesar de ser un componente fundamental en el funcionamiento del ecosistema. Los resultados obtenidos en el presente estudio resaltan su importancia para el establecimiento de los plantones en zonas semiáridas. Este tipo de información presenta un gran interés, ya que no sólo resulta de utilidad para diseñar proyectos de restauración que incorporen esta heterogeneidad, sino que permite desarrollar herramientas ecotecnológicas que potencien aquellos factores ambientales relacionados con la mejora de la supervivencia de las plantas introducidas.

En zonas semiáridas de escasa cobertura vegetal, las actividades de restauración podrían ejecutarse de una manera más eficiente evitando las zonas inadecuadas para el establecimiento de los plantones, realizando para ello un análisis previo de la distribución espacial de aquellas propiedades edáficas que condicionan el desarrollo de la vegetación a implantar. Desde el punto de vista de la gestión, si no es posible realizar estudios previos para explorar la heterogeneidad espacial de la zona a ser restaurada, ésta puede ser creada artificialmente en el momento de la plantación, y debería enfocarse a reducir la cantidad de suelo desnudo en el hoyo de plantación.

5.5. Conclusiones

1. En los primeros años tras la plantación y en las condiciones estudiadas, la supervivencia de *P. lentiscus* a escala de parcela sigue una distribución espacial agregada. Este patrón es consistente en el tiempo después del primer verano tras la plantación.
2. La mayoría de propiedades edáficas y del hoyo de plantación evaluadas exhiben complejos patrones espaciales dentro de la zona de estudio.
3. La heterogeneidad espacial de la supervivencia de *P. lentiscus* está determinada fundamentalmente por la de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación (proporción de suelo desnudo, contenido en arena, compactación superficial, profundidad de hoyo y fragmentos rocosos).
4. La proporción de suelo desnudo es la variable más influyente en los patrones de supervivencia observados.
5. Los primeros meses tras la plantación son clave para definir el patrón espacial de la supervivencia, por lo que el seguimiento de las repoblaciones en zonas semiáridas podría abordarse con un protocolo centrado en este periodo de tiempo, siendo el verano un momento clave.
6. El análisis espacial de la supervivencia puede ayudar a establecer programas efectivos de seguimiento de una repoblación y a reducir su coste.
7. La consideración de la heterogeneidad espacial de los factores ambientales a la hora de diseñar actividades de restauración puede mejorar el establecimiento de los plantones en zonas semiáridas, permitiendo el desarrollo de plantaciones heterogéneas que imitarían a la vegetación natural agregada propia de estas zonas.
8. De cara a crear la heterogeneidad artificialmente en el momento de la plantación, se destaca el beneficio potencial de reducir la cantidad de suelo desnudo en el hoyo de plantación.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Conclusiones generales

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

La restauración exitosa de un ecosistema alterado es la prueba de fuego de nuestra comprensición de ese ecosistema
A. D. Bradshaw

Los dos primeros capítulos de la presente memoria han puesto de manifiesto que las distintas especies que componen los espartales evaluados se distribuyen el espacio de forma estructurada y que el patrón espacial de *Stipa tenacissima* juega un papel fundamental en la distribución de las propiedades edáficas superficiales a escala de individuo y parcela. Los patrones espaciales encontrados pueden tener importantes implicaciones para el funcionamiento y dinámica de estos ecosistemas semiáridos mediterráneos.

El estudio de la covariación espacial entre las distintas especies muestra una clara divergencia entre los patrones espaciales de *Globularia alypum* y los del resto de especies, sugiriendo la presencia de una relación de interferencia que puede estar mediada por factores alelopáticos. También se ha detectado una clara asociación entre las distribuciones espaciales de *Anthyllis cytisoides* y *Brachypodium retusum* que podría deberse a una interacción positiva entre ambas. Este fenómeno resulta de gran interés debido a la importancia de estas especies en ambientes mediterráneos y a su posible utilización en las actividades de restauración de zonas degradadas. Los análisis realizados no han permitido detectar una clara asociación entre el patrón espacial de *S. tenacissima* y el del resto de especies.

La utilización de varias técnicas de análisis espacial y mallas de muestreo es una aproximación efectiva a la hora de analizar en detalle el patrón espacial de la vegetación en zonas semiáridas de cobertura vegetal discontinua. Las tres técnicas evaluadas permiten caracterizar de manera satisfactoria esta distribución espacial y aprovechar las capacidades de almacenamiento y tratamiento de la información que proporcionan los sistemas de información geográfica, siendo recomendable la utilización de una u otra en función de los objetivos de dicha caracterización. Si se centran en una comparación entre el patrón espacial de la vegetación de distintas zonas o en una evaluación de los cambios temporales en una zona, el método de Burguess & Webster es una excelente alternativa a la variedad de técnicas existentes dada su sencillez de uso e interpretación, así como a la escasa intensidad de muestreo que requiere. Si se pretende una caracterización más detallada del patrón espacial de las especies que componen una comunidad y de sus interacciones, la utilización de la geoestadística y de SADIE es preferible. SADIE debería utilizarse cuando el objetivo principal sea la determinación estadística de los patrones espaciales de las distintas especies, así como la representación mediante mapas de las manchas (“patches”) y los claros (“gaps”), que en numerosas ocasiones no pueden detectarse únicamente con un mapa de la vegetación.

Por el contrario, la geoestadística es recomendable cuando el interés se centre en evaluar los cambios en el patrón espacial de las especies individuales y de sus interacciones con la escala.

Las propiedades edáficas superficiales muestran complejos patrones espaciales en los espartales estudiados, tanto a escala de parcela como de individuo. En ambos casos, el desarrollo de *S. tenacissima* condiciona la distribución espacial de la mayor parte de ellas, siendo este patrón de gran importancia a la hora de definir la dinámica de los flujos de escorrentía e infiltración. Las diferencias en la composición relativa de los componentes de las costras biológicas promovidas por la presencia de *S. tenacissima* fomentan la generación de escorrentía en las zonas desnudas y el aumento de la infiltración en el microambiente generado por esta especie, favoreciendo así el tránsito de los flujos de agua desde las zonas desnudas a las manchas vegetadas.

Los resultados presentados en el segundo bloque de capítulos resaltan la importancia de la distribución heterogénea de la vegetación en el establecimiento de plantones de especies arbustivas en zonas semiáridas degradadas, así como su potencial para mejorar la restauración de estos ambientes. También ponen de manifiesto la transcendencia de la variabilidad espacio-temporal en las condiciones abióticas y de las interacciones indirectas a la hora de predecir el resultado de la interacción entre dos especies. De cara a incorporar la facilitación en las actividades de gestión y restauración de la vegetación es necesario tener un buen conocimiento sobre la ecología y los factores que intervienen en la interacción entre las especies a utilizar. En el futuro se debe poner un énfasis especial en el estudio de la dinámica espacio-temporal de los efectos netos, positivos y negativos a una escala mayor que la utilizada en la presente investigación.

En los espartales evaluados existe una relación de facilitación entre *S. tenacissima* y las especies arbustivas introducidas. Esta interacción es la suma de efectos positivos (mejora en las condiciones microclimáticas y edáficas y captación de agua de escorrentía) y negativos (competencia por el agua) de distinta magnitud, siendo la mejora del microclima en los alrededores de *S. tenacissima* el principal mecanismo responsable de la facilitación observada. La dinámica de estos efectos se caracteriza por un aumento de su magnitud conforme lo hacen las condiciones climáticas adversas en un gradiente espacio-temporal de estrés hídrico, y están de acuerdo con las hipótesis planteadas por Bertness & Callaway (1994). Los resultados presentados en la presente memoria suponen el primer intento experimental de analizar estas cuestiones en zonas semiáridas y proporcionan información de interés para comprender el

funcionamiento y dinámica de los espartales e incorporar este conocimiento en la restauración de estos ambientes.

En los pinares semiáridos de *Pinus halepensis* existe una interacción indirecta negativa entre esta conífera y las especies arbustivas introducidas mediada por las especies herbáceas, fundamentalmente *B. retusum*, que se desarrollan debajo de su copa. Si bien el número de experiencias realizadas no fue lo suficientemente numeroso como para establecer conclusiones firmes al respecto, los resultados obtenidos sugieren que la importancia relativa de los efectos positivos y negativos que intervienen en esta interacción es dependiente de las condiciones ambientales, fundamentalmente de la precipitación. Al limitar el establecimiento de especies arbustivas en las repoblaciones semiáridas de *P. halepensis*, la interacción indirecta descrita puede tener notables consecuencias para la llegada de especies sucesionales tardías en estos ambientes. También contribuyen al debate existente sobre la idoneidad de la utilización masiva de esta conífera en la restauración en estos lugares y proporcionan información de interés para establecer medidas de gestión encaminadas a incrementar la diversidad y resiliencia de estas repoblaciones.

En el tercer bloque de la tesis se ha puesto de manifiesto cómo la heterogeneidad de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación condiciona el establecimiento de los plantones de *Pistacia lentiscus* en una zona semiárida degradada con escasa cobertura vegetal. Así, la supervivencia de esta especie presenta una distribución espacial agregada en los tres primeros años tras la plantación. Junto a esta agregación, la característica más destacable del patrón espacial es su persistencia en el tiempo después del primer verano en campo. La heterogeneidad en la supervivencia está controlada principalmente por variables como la cobertura de suelo desnudo, el contenido en arena, la compactación, la cobertura de fragmentos rocosos embebidos y la profundidad de hoyo, siendo la primera la que tiene una mayor importancia.

Los resultados presentados en esta memoria suponen un primer intento de evaluar, mediante técnicas de análisis espacial cuantitativas, la evolución espacio-temporal de la supervivencia de los plantones de especies leñosas introducidos durante las actividades de restauración, y sugieren que SADIE es una herramienta apropiada para este fin. Este tipo de análisis puede ser utilizado para optimizar la reposición de marras. Las observaciones recogidas resaltan la importancia que puede tener un estudio previo de la heterogeneidad de las variables edáficas para evitar la introducción de los plantones en zonas desfavorables y proporcionan valiosa información sobre cómo crear artificialmente y de manera eficiente

dicha heterogeneidad, contribuyendo así a mejorar el éxito de la restauración en zonas semiáridas degradadas.

Buena parte de los estudios realizados para evaluar de manera cuantitativa las implicaciones de la heterogeneidad edáfica en la supervivencia, crecimiento o estado fisiológico de las plantas han sido realizados a escala de individuo, es decir, a distancias situadas dentro del alcance del sistema radicular de plantas individuales, utilizando en la mayor parte de casos especies herbáceas de rápido crecimiento y notable plasticidad radicular (véase la revisión de Robinson 1994). Estudios donde estas cuestiones se hayan evaluado con especies leñosas, en zonas semiáridas, y a una escala como la utilizada en la presente memoria son menos numerosos (Rubio & Escudero 2000). La identificación y caracterización de los mecanismos que gobiernan las relaciones recíprocas entre la heterogeneidad edáfica y la vegetación a escalas superiores a la del individuo ha sido identificada como una de las áreas que es necesario desarrollar en el futuro (Huber-Sannwald & Jackson 2001). Los resultados obtenidos permiten avanzar en esta dirección en el caso de los ecosistemas semiáridos mediterráneos, y pueden servir de base para futuros estudios encaminados a analizar con más detalle los mecanismos que gobiernan las relaciones encontradas.

En conjunto, los resultados presentados en la presente memoria han puesto de manifiesto que la heterogeneidad de los factores bióticos y abióticos, y las interacciones facilitativas y competitivas, juega un papel fundamental en la implantación de las especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados. También resaltan su gran potencial para mejorar las actividades de gestión y restauración de la cubierta vegetal. La incorporación de la heterogeneidad ambiental en estas tareas permite aprovechar el propio funcionamiento de los ecosistemas, acelerar el proceso natural de sucesión ecológica y facilitar la restitución de distintas propiedades de los ecosistemas que se ven seriamente alteradas cuando la cubierta natural es degradada. Asimismo, posibilitaría reducir los impactos ambientales y visuales, así como los costes económicos, asociados a técnicas de uso tradicional basadas en la utilización de maquinaria y plantaciones monoespecíficas distribuidas de forma regular. Para que esta incorporación pueda ser una realidad es necesario incrementar la transferencia de información entre ecológos y gestores, tal como abogan numerosos autores (Terradas, 2001, Zamora 2002, Jordano et al. 2002, Cortina & Vallejo en prensa).

Se espera que el conjunto de resultados presentado en esta tesis haya contribuido en algo a demostrar la importancia que la heterogeneidad ambiental tiene en la implantación de especies arbustivas autóctonas en zonas semiáridas, y que pueda ser utilizado en un futuro

próximo para desarrollar herramientas ecotecnológicas que permitan a los gestores mejorar las actividades de gestión, conservación y restauración de la cubierta vegetal en estos ambientes.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Bibliografía

Abbadie, L., A. Mariotti & J. C. Menaut. 1992. Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. Ecology **73**: 608-613.

Aber, J. D., K. J. Nadelhoffer, P. Steudler & J. M. Melillo. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. Bioscience **39**: 378-386.

Abrahams, A. D. & A. J. Parsons. 1991. Relation between infiltration and stone cover on a semiarid hillslope, southern Arizona. Journal of Hydrology **122**: 46-59.

Abrahams A. D., A. J. Parsons & J. Wainwright. 1994. Resistance to overland flow on semi-arid grassland and shrubland hillslopes, Walnut Gulch, Southern Arizona. Journal of Hydrology **156**: 431-446.

Acherar, M., J. Lepart & M. Debussche. 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) en Languedoc mediterraneen. Acta Oecologica **5**:179-189.

Adler, P. B. & W. K. Lauenroth. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. Applied Vegetation Science **3**:213-222.

Adler, P. B., D. A. Raff & W. K. Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia **128**:465-479.

Agee, J.K., 2000. Fire and pine ecosystems. Páginas 193-218 *en* D. M. Richardson, editor. Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Agresti, A. 1990. Categorical data analysis. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.

Aguiar, M. R., A. Soriano & O. E. Sala. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. Functional Ecology **6**: 66-70.

Aguiar, M. R. & O. E. Sala 1994 Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. Oikos **70**: 26-34.

Aguiar, M. R. & O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. Trends in Ecology and Evolution **14**: 273-277.

Aguilera, M. O. & W. K. Lauennroth. 1993. Seedling establishment in adult neighborhoods-intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*. Journal of Ecology **81**: 253-261.

Aguilera, M. O. & W. K. Lauennroth. 1995. Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. Journal of Ecology **83**: 87-89.

Alcántara, J. M., P. J. Rey, F. Valera, A. M. Sánchez-Lafuente & J. E. Gutiérrez. 1997. Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. Oikos **79**: 291-300.

Alcaraz, F. J. 1984. Flora y vegetación del NE de Murcia. Secretariado de publicaciones de la Universidad de Murcia, Murcia.

Allen, E. 1995. Restoration ecology: limits and possibilities in arid and semiarid lands. Páginas 113-135 *en* B. A. Roundy, E, D. McArthur, J. S. Haley and D. K. Mann, compilers. Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium. Intermountain Research Station. Forest Service. U. S. Department of Agriculture.

Allen, M. F. 1988. Belowground structure: A key to reconstructing a productive arid ecosystem. Páginas 113-135 *en* E. B. Allen, editor. The reconstruction of disturbed arid lands. Westview Press, Boulder, Colorado, Estados Unidos.

Alloza, J. A. & V. R. Vallejo. 1999. Relación entre las características meteorológicas del año de plantación y los resultados de las repoblaciones. Ecología **13**: 173-187.

Anderson, D. J. 1971. Pattern in desert perennials. Journal of Ecology **59**: 555-560.

Andreu, V., J. L. Rubio & R. Cerni. 1994. Use of a shrub (*Medicago arborea*) to control water erosion on steep slopes. Soil Use and Management **10**: 95-99.

Andreu, V., J. L. Rubio, E. Gimeno-García & J. V. Llinares. 1998. Testing three mediterranean shrub species in runoff reduction and sediment transport. Soil and Tillage Research **45**: 441-454.

Angers, D. A. & J. Caron. 1998. Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. Biogeochemistry **42**: 55-72.

Anisko, A., D. S. Nesmith & O. M. Lindstrom. 1994. Time-domain reflectometry for measuring water content of organic growing media in containers. HortScience **29**: 1511-1513.

Anselin, L. 1995. Local indicators of spatial association-LISA. Geographical Analysis **27**: 93-115.

Ara, P. 2001. El segundo inventario forestal nacional. Foresta **13**: 84-89.

Archer, J. R. & M. J. Marks. 1977. Techniques for measuring soil physical parameters. ADAS Advisory paper No. 18. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Londres, Reino Unido.

Archer, S. R., C. J. Scifres, C. R. Bassham & R. Maggio. 1988. Autogenic sucession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. Ecological Monographs **58**: 111-127.

Arevalo J. R., J. A. Carreira & F. X. Niell. 1993. Kinetic parameters of phosphatase activity along a xeric dolomitic soil chronosequence related to wildfires. Geomicrobiology Journal **11**: 235-245.

Armengot, R. & A. Pérez. 1990. El Clima. Páginas 461-490 *en* Sanchís, director. Guía de la Naturaleza de la Comunidad Valenciana, Vol. II. Editorial Prensa Alicantina. Alicante.

Armstrong, A. J. & H. J. Van Hensbergen. 1996. Impacts of afforestation with pines on assemblages of native biota in South Africa. South African Forestry Journal **175**: 35-42.

Aronson, J., C. Floret, E. LeFloc´h, C. Ovalle & R. Pontanier. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid lands. I. A view from the south. Restoration Ecology **1**: 8-17.

Ashby, E. 1948. Statistical Ecology. II. A reassessment. The Botanical Review **14**: 222-234.

Attiwill, P. M. 1994 The disturbance of forest ecosystems: The ecological basis for conservative management. Forest Ecology and Management **63**:247-300.

Austin, M. P. & B. O. Austin. 1980. Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. Journal of Ecology **68**: 891-918.

Ayres, M. P. & M. J. Lombardero. 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. Science of the Total Environment **262**:263-286.

Bachelier, G. 1963. La vie animale dans les sols. ORSTOM, Paris, Francia.

Baeza, M. J., A. Pastor, J. Martín & M. Ibáñez. 1991. Mortalidad post-implantación en repoblaciones de *Pinus halepensis*, *Quercus ilex*, *Ceratonia siliqua* y *Tetraclinis articulata* en la provincia de Alicante. Studia Oecologica **VIII**: 139-146.

Baker W. L. & P. J. Weisberg. 1997. Using GIS to model tree population parametres in the Rocky mountain national park forest-tundra ecotone. Journal of Biogeography **24**: 513-526.

Balaguer, L. 2002. Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. Ecosistemas **2002/1** (URL: http://aeet.org/ecosistemas/021/revisionesb1.htm).

Barber, A., M. R. Cabrera & I. Guardiola. 1997. Sobre la cultura de l´espart al territori valencià. Fundación Bancaja. Valencia.

Barbéro, M., R. Loisel, P. Quézel, D. M. Richardson & F. Romane. 2000. Pines of the Mediterranean Basin. Páginas 153-170 *en* D. M. Richardson, editor. Ecology and Biogeography of *Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Barbour, M. G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. Ecology **50**: 679-685.

Barbour, M. G. 1973. Desert dogma reexamined: root-shoot production and plant spacing. American Midland Naturalist **89**: 41-57.

Bárdossy, A. & W. Lehmann. 1998. Spatial distribution of soil moisture in a small catchment. Part I: geostatistical analysis. Journal of Hydrology **206**: 1-15.

Barnes, J. M., C. R. Trinidad, T. Orum, V, G. R. Felix & M. R. Nelson. 1999. Landscape ecology as a new infrastructure for improved management of plant viruses and their insect vectors in agroecosystems. Ecosystem Health **5**: 26-35.

Barnes, P. W. & S. Archer. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: Competition or facilitation?. Journal of Vegetation Science **10**: 525-536.

Bashan, Y, E. A. Davis, A. Carrillo-García & R. Linderman. 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. Applied Soil Ecology **14**: 165-175.

Bashkin, M.A. & D. Binkley. 1998. Changes in soil carbon following afforestation in Hawaii. Ecology **79**: 828-833.

Bastien, Y., G. Aussenac & H. Frochot. 2000. Les changements climatiques: Consequences pour la sylviculture. Revue Forestiere Francaise **52**: 129-138.

Batjes, N. H. 1998. Mitigation of atmospheric CO_2 concentrations by increased carbon sequestration in the soil. Biology and Fertility of Soils **27**: 230-235.

Battle, I. & J. Tous. 1994. Importancia ecológica y económica del algarrobo en Andalucía. Quercus **101**: 11-14.

Bautista, S. 1999. Regeneración post-incendio de un pinar (*Pinus halepensis*, Miller) en ambiente semiárido. Erosión del suelo y medidas de conservación a corto plazo. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.

Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematics **10**: 351-371.

Bell, E. D. 1998. Spatio-temporal dynamics of UK moths. Tesis Doctoral, Universidad de Leicester, Reino Unido.

Bellot, J., A. Bonet, J. R. Sánchez & E. Chirino. 2001. Likely effects of land use changes on the runoff and aquifer recharge in a semiarid landscape using a hydrological model. Landscape and Urban Planning **55**: 41-53.

Bellot, J. & A. Escarré. 1991. Chemical characteristics and temporal variations of nutrients in throughfall and stemflow of three species in Mediterranean holm oak forest. Forest Ecology and Management **41**: 125-135.

Bellot, J., F. T. Maestre, N. Hernández & J. Ortiz de Urbina. Afforestation with *Pinus*

halepensis reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. Forest Ecology and Management (en revisión).

Bellot, J., J. R. Sánchez, E. Chirino., N. Hernández, F. Abdelli & J. M. Martínez. 1999. Effect of different vegetation type cover on the soil water balance in semi-arid areas of southeastern Spain. Physics and Chemistry of the Earth (B) **24**: 353-357.

Belgrano, A., P. Legendre, J. M. Dewarumez & S. Frontier. 1995. Spatial structure and ecological variation of meroplankton on the French-Belgian coast of the North Sea. Marine Ecology Progress Series **128**: 43-50.

Belnap, J. 1996. Soil surface disturbances in cold deserts: effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crusts. Biology and Fertility of Soils **23**: 362-367.

Belnap, J. & J. S. Gardner. 1993. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. Great Basin Naturalist **53**: 40-47.

Belnap, J. & D. A. Gillete. 1998. Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the influences of crust development, soil texture and disturbance. Journal of Arid Environments **39**: 133-142.

Belnap, J. & K. T. Harper. 1995. Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. Arid Soil Research and Rehabilitation **9**: 107-115.

Belnap, J., J. H. Kaltenecker, R. Rosentreter, J. Williams, S. Leonard & D. Eldridge. 2001. Biological soil crusts: Ecology and management. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center. Denver, Estados Unidos.

Bellehumeur, C., P. Legendre & D. Marcotte. 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. Plant Ecology **130**: 89-98.

Belsky, A. J., S. M. Mwonga, R. G. Admuson, J. M. Duxbury & A. R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall savannas. Journal of Applied Ecology **30**: 143-155.

Belsky, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. Ecology **75**: 922-932.

Berkowitz, A. R., C. D. Canham & V. R. Kelly. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. Ecology **76**: 1156-1168.

Bertness, M. D. 1991. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. Ecology **72**: 125-137.

Bertness, M. D. & R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution **9**: 191-193.

Bertness, M. D. & S. D. Hacker. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. American Naturalist **144**: 363-372.

Beymer, R. J. & J. M. Klopatek. 1991. Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon-juniper woodlands. Arid Soil Research and Rehabilitation **5**: 187-198.

Bilger, W., U. Schreiber & M. Bock. 1995. Determination of the quantum efficience of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia **102**: 425-432.

Binet, F. & R. C. Le Bayon. 1999. Space-time dynamics in situ of earthworm casts under temperate cultivated soils. Soil Biology & Biochemistry **31**: 85-93.

Binkley, D. & C. Giardina. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. Biogeochemistry **42**: 89-106.

Biondi, F., D. E. Myers & C. C. Avery. 1994. Geostatistically modelling stem size and increment in an old-growth forest. Canadian Journal of Forest Research **24**: 1354-1368.

Birkkett, M. A., K. Chamberlain, A. M. Hooper & J.A. Pickett. 2001. Does allelophaty offer real promise for practical weed management and for explaining rhizosphere interactions involving higher plants?. Plant and Soil **232**:31-39.

Björkman, O. & B. Demmig. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. Planta **170**: 489-504.

Blackman, G. E. 1935. A study by statistical methods of the distribution of species in grassland. Annals of Botany **49**: 749-777.

Blomquist, K. W. & G. E. Lyon. 1995. Effects of soil quality and depth on seed germination and seedling survival at the Nevada Test Site. Páginas 57-62 *en* B. A. Roundy, E, D. McArthur, J. S. Haley and D. K. Mann, editores. Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Odgen, Estados Unidos.

Boaler, S. B. & C. A. H. Hodge. 1962. Vegetation stripes in Somaliland. Journal of Ecology **50**: 465-474.

Bochet, E., J. L. Rubio & J. Poesen. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. Catena **38**: 23-44.

Boeken, B. & M. Shachak. 1994. Changes in desert plant communities in human-made patches in and their implications for the management of desertified landscapes. Ecological Applications **4**: 702-716.

Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology **73**: 1045-1055.

Borman, F. H. & G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag Co. Nueva York, Estados Unidos.

Boyle, J. R. 1999. Planted forests: views and viewpoints. New Forests **17**: 5-9.

Bradshaw, A. D. 1983. The reconstruction of ecosystems. Journal of Applied Ecology **20**: 1-17.

Brakensiek, D. L. & W. J. Rawls. 1994. Soil containing rock fragments: Effects on infiltration. Catena **23**: 99-110

Brandt, C. J. & J. B. Thornes, editores. 1996. Mediterranean desertification and land use. John Wiley & Sons, Chichester.

Braun-Blanquet, J. J. 1979. Fitosociología. Editorial Blume, Madrid.

Bremner, J. M. & C. S. Mulvaney. 1982. Nitrogen-total. Páginas 595-624 *en* A. L. Page, R. H. Miller & D. R. Keeney, editores. Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. Madison, Estados Unidos.

Breshears, D. D., O. B. Myers, S. R. Johnson, C. W. Meyer & S. N. Martens. 1997a. Differential use of spatially heterogeneous soil moisture by two semiarid woody species: *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. Journal of Ecology **85**: 289-299.

Breshears, D. D., J. W. Nyhan, C. E. Heil & B. P. Wilcox. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: Soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. International Journal of Plant Sciences **159**: 1010-1017.

Breshears, D. D., P. M. Rich, F. J. Barnes & K. Campbell. 1997b. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. Ecological applications **7**: 1201-1215.

Bresler, E., S. Dasberg, D. Russo & G. Dagan. 1981. Spatial variability of crop yield as a stochastic soil process. Soil Science Society of America Journal **45**: 600-605.

Brisson, J. & J. F. Reynolds. 1997. Effects of compensatory growth on population processes: A simulation study. Ecology **78**: 2378-2384.

Bromley, J., J. Brouwer, T. Barker, S. Gaze & C. Valentin. 1997. The role of surface water redistribution in an area of patterned vegetation in a semi-arid environment, south west Niger. Journal of Hydrology **198**: 1-29.

Broncano, M. J., M. Riba & J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. Plant Ecology **138**: 17-26.

Brooker, R. W. & T. V. Callaghan. 1998. The balance between positive and negative plant

interactions and its relationship to environmental gradients: a model. Oikos **81**: 196-207.

Brooks, C. N. & A. M. Merenlender. 2001. Determining the pattern of oak woodland regeneration for a cleared watershed in Northwest California: a neccessary first step for restoration. Restoration Ecology **9**: 1-12.

Brown, D., R. G. Hallman, C. H. Lee, J. G. Skogerboe, R. A. Price, N. R. Page, M. Clark, R. Kort, & H. Hopkins. 1986. Reclamation and vegetative restoration of problem soils and disturbed lands. Noyes Data Corporation. New Jersey.

Brown, J. R. & S. Archer. 1999. Shrub invasion of grassland: Recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. Ecology **80**: 2385-2396.

Brugam R. B. & J. Patterson. 1996. Application of a gis to mapping presettlement vegetation in southwestern illinois. Transactions of the Illinois State Academy of Science **89**: 125-141.

Bruno, J. F. 2000. Facilitation of cobble beach communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. Ecology **81**: 1179-1182.

Bruno, J. F. & C. W. Kennedy. 2000. Patch-size dependent habitat modification and facilitation on New England cobble beaches by *Spartina alterniflora*. Oecologia **122**: 98-108.

Buck, C. M. Langmaack & S. Schrader. 2000. Influence of mulch and soil compaction on earthworm cast properties. Applied Soil Ecology **14**: 223-229.

Burdett, A. N. 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. Canadian Journal of Forest Research **20**: 415-427.

Burgess, T. M. & R. Webster. 1980. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil propierties II. Block kriging. Journal of Soil Science **31**: 333-341.

Burgess, T. M. & R. Webster. 1984. Optimal sampling strategies for mapping soil types. I. Distribution of boundary spacings. Journal of Soil Science **35**: 641-654.

Burgess, T. M. & R. Webster. 1986. computer program for evaluating risks in constructing choropleth maps by point sampling along transects. Computers & Geosciences **12**: 107-127.

Burke, I. C., W. K. Lauenroth, R. Riggle, P. Brannen, B. Madigan & S. Beard. 1999. Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. Ecosystems **2**: 422-438.

Burke, I. C., W. K. Lauenroth, M. A. Vinton, P. B. Hook, R. H. Kelly, H. E. Epstein, M. R. Aguiar, M. D. Robles, M. O. Aguilera, K. L. Murphy & R. A. Gill. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. Biogeochemistry **42**:121-143.

Burrough, P. A. 1986. Principles of geographical information systems for land resources assesment. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

Bush, J. K. & O. W. Van Auken. 1989. Soil resource levels and competition between a woody and herbaceous species. Bulletin of the Torrey Botanical Club **116**: 22-30.

Bush, J. K. & O. W. Van Auken. 1991. Importance of time of germination and soil depth on growth of *Prosopis glandulosa* (Leguminosae) seedlings in the presence of a C-4 grass. American Journal of Botany **78**: 1732-1739.

Bush, J. K. & O. W. Van Auken. 1995. Woody plant growth related to planting time and clipping of a C-4 grass. Ecology **76**: 1603-1609.

Busso, C. A. 1997. Towards an increased and sustainable production in semi-arid rangelands of central Argentina: two decades of research. Journal of Arid Environments **36**: 197-210.

Caldwell, M. M., D. M. Eissenstat, J. H. Richards & M. F. Allen. 1985. Competition for Phosphorus: differential uptake from dual-isotope-labeled soil interspaces between shrub and grass. Science **229**: 384-386.

Caldwell, M. M., J. H. Manwaring & S. L. Durham. 1991. The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. Functional Ecology **5**: 765-772.

Callaway, R. M. 1992a. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology **73**: 2118-2128.

Callaway, R. M. 1992b. Morphological and physiological responses of three California oak species to shade. International Journal of Plant Sciences **153**: 434-441.

Callaway, R. M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. Ecology **75**: 681-686.

Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. The Botanical Review **61**: 306-349.

Callaway, R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. Oecologia **112**: 143-149.

Callaway, R. M. 1998. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. Oikos **82**: 561-573.

Callaway, R. M. & C. M. D´Antonio. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in Central California. Madroño **38**: 158-169.

Callaway, R. M., E. H. DeLucia, D. Moore, R. Nowak & W. H. Schlesinger. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. Ecology **77**: 2130-2141.

Callaway, R.M., Z. Kikvidze & D. Kikodze. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. Oikos **89**:275-282.

Callaway, R. M., N. M. Nadkarni & B. E. Mahall. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in Central California. Ecology **72**: 1484-1499.

Callaway, R. M., B. Newingham, C. A. Zabinski & B. E. Mahall. 2001. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. Ecology Letters **4**: 429-433.

Callaway, R. M. & S. C. Pennings. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: Indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. American Naturalist **156**: 416-424.

Callaway, R. M. & F. I. Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. Páginas 623-648 *en* F. I. Pugnaire and F. Valladares, editors. Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc., Nueva York, Estados Unidos.

Callaway, R. M. & L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology **78**: 1958-1965.

Cammeraat, L. H. & A. C. Imeson. 1999. The evolution and significance of soil-vegetation patterns following land abandonment and fire in Spain. Catena **37**: 107-127.

Campbell, S. E., J. S. Seeler & S. Golubic. 1989. Desert crust formation and soil stabilization. Arid Soil Research and Rehabilitation **3**: 217-228.

Caravaca, F., C. García, M. T. Hernández & A. Roldán. 2002a. Aggregate stability changes after organic amendment and mycorrhizal inoculation in the afforestation of a semiarid site with *Pinus halepensis*. Applied Soil Ecology **19**:199-208.

Caravaca, F., J. M. Barea, D. Figueroa & A. Roldán. 2002b. Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for enhancing reafforestation with *Olea europaea* subsp. *sylvestris* through changes in soil biological and physical parameters. Applied Soil Ecology **20**: 107-118.

Caravaca, F., J. M. Barea & A. Roldán. Synergic influence of an arbuscular mycorrhizal fungus and organic amendment on *Pistacia lentiscus* L. seedlings afforested in a degraded soil. Soil Biology & Biochemistry (en prensa).

Cargill, S. M. & F. S. Chapin III. 1987. Application of successional theory to tundra restoration: A review. Artic, Antartic and Alpine Research **19**: 366-372.

Carrillo-García, A., Y. Bashan & G. J. Bethlenfalvay. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. Plant and Soil **218**: 207-214.

Carlsson, B. A. & T. V. Callaghan. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. Journal of Ecology **79**: 973-983.

Casper, B. B. 1996. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and plant size. Oecologia **106**: 144-152.

Casper, B. B. & R. B. Jackson. 1997. Plant competition underground. Annual Review of Ecology and Systematics **28**: 545-570.

Castillo, V. M., M. Martínez-Mena & J. Albaladejo. 1997. Runoff and soil loss response to vegetation removal in a semiarid environment. Soil Science Society of America Journal **61**: 1116-1121.

Castro, J. 2000. Dinámica de la regeneración de los pinares autóctonos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L. var *nevadensis* Christ) de Sierra Nevada y Sierra de Baza. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

Castro, J. R. Zamora, J. A. Hódar & J. M. Gómez. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. Restoration Ecology (en prensa).

Castroviejo, S., M. A. García Dory, S. Martínez & F. Prieto. 1985. Política forestal en España (1940-1985). Quercus **19**: 1-51.

Caturla, R. N., J. Raventós, R. Guàrdia & V. R. Vallejo. 2000. Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.) in old fields of the Valencia region (eastern Spain). Acta Oecologica **21**: 1-12.

Ceballos, L. 1938. Regresión y óptimo de la vegetación en los montes españoles. Significación de los pinares. Ávila.

Ceballos, L. 1945. Los matorrales españoles y su significación. Escuela Especial de Ingenieros de Montes. Madrid.

Ceballos, L. 1959. Pasado y presente del bosque en la región mediterránea. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.

Cerdà, A. 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. Journal of Arid Environments **36**: 37-51.

Cerdà, A. 1998. Soil aggregate stability under different Mediterranean vegetation types. Catena **32**: 73-86.

BIBLIOTECA VIRTUAL MIGUEL DE CERVANTES

Cerdà, A. 2001. La erosión del suelo y sus tasas en España. Ecosistemas **2001/3** (URL: www.aeet.org/ecosistemas/013/revision1.htm).

Chaparro, J. 1994. Consecuencias ambientales de repoblaciones forestales mediante aterrazamientos en ambientes semiáridos. Tesis de licenciatura. Universidad de Murcia.

Chaparro, J. & M. A. Esteve. 1996. Criterios para restaurar la vegetación en ambientes mediterráneos semiáridos. Quercus **121**: 14-17.

Chapela, I. H., L. J. Osher, T. R. Horton & M. R. Henn. 2001. Ectomycorrhizal fungi introduced with exotic pine plantations induce soil C depletion. Soil Biology & Biochemistry **33**: 1733-1740

Chapin, F. S. III, L. R. Walker, C. L. Fastie & L. C. Sharman. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. Ecological Monographs **64**: 149-175.

Charley, J. L. & N. E. West. 1975. Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semidesert ecosystems of Utah. Journal of Ecology **63**: 945-964.

Chatterjee, S. & B. Price. 1991. *Regression Analysis by Example*. 2nd edition. Wiley, Nueva York, Estados Unidos..

Choi, Y. D. & M. K. Wali. 1995. The role of *Panicum virgatum* (switch grass) in the revegetation of iron-mine tailings in northern New York. Restoration Ecology **3**: 123-132.

Claphan, A. R. 1936. Over-dispersion in grassland. Journal of Ecology **24**: 232-251.

Clements, F. E., J. E. Weaver & H. C. Hanson. 1929. Plant competition: an analysis of community functions. Carnegie Institution of Washington, Washington D.C., Estados Unidos.

Comín, F. 2002. Restauración ecológica: teoría versus práctica. Ecosistemas **2002/1** (URL: www.aeet.org/ecosistemas/021/opinion1.htm).

Conesa, J. A.. 1997. Tipologia de la vegetació: anàlisi i caracterització. Universidad de Lleida, Lleida.

Coomes, D.A., M. Rees & L. Turnbull. 1999. Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. Ecology **80**:554-565.

Cooper, S. D., S. Diehl, K. Kratz & O. Sarnelle. 1988. Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. Australian Journal of Ecology **23**: 27-40.

Corlett, R. T. 2000. Environmental heterogeneity and species survival in degraded tropical landscapes. Páginas 333-356 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Cornell, H. V. & J. H. Lawton. 1992. Species interaction, local and region processes, and limits to the richness of ecological communities-review. Journal of Animal Ecology **61**: 1-12.

Cortina, J. 1992. Efectes de les plantacions de *Pinus radiata* D. Don sobre la fertilitat del sòl. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Cortina, J., J. Bellot, A. Vilagrosa, R. Caturla, F. T. Maestre, E. Rubio, J. M. Martínez & A. Bonet. Restauración en semiárido. *En*: V. R. Vallejo & J. A. Alloza, editores. Restauración de Ecosistemas Degradados. CEAM y Conselleria de Medio Ambiente (en prensa).

Cortina, J., A. Valdecantos, D. Fuentes, G. Casanova, V. R. Vallejo, J. M. Díaz Bertrana, F. Llavador & R. Ruano. 2001. El uso de biosólidos en el sector forestal valenciano. Foresta **13**: 64-69.

Cortina, J. & V. R. Vallejo. 1999. Restoration of Mediterranean ecosystems. Páginas 479-490 *en* A. Farina, editor. Perspectives in Ecology. A glance from the VII International Congress of Ecology. Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.

Cortina, J. & V. R. Vallejo. Restoration ecology. *En*: Encyclopedia of Life Suport Systems (EOLSS). UNESCO (en prensa).

Costa, M. 1973. Datos ecológicos y fitosociológicos sobre los espartales de la provincia de Madrid. Anales del Instituto Botánico Cavanilles **30**: 233-255.

Costa, M. 1999. La Vegetación y el Paisaje en las Tierras Valencianas. Editorial Rueda, Madrid.

Couteron, P. 2001. Using spectral analysis to confront distributions of individual species with an overall periodic pattern in semi-arid vegetation. Plant Ecology **156**: 229-243.

Couteron, P. & O. Lejeune. 2001. Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. Journal of Ecology **89**: 616-628.

Cressie, N. E. 1985. Fitting variogram models by weighted least squares. Mathematical Geology **17**: 563-586.

Cumming, J.R. 1993. Growth and nutrition of nonmycorrhizal and mycorhizal pitch pine (*Pinus rigida*) seedlings under phosphorus limitation. Tree Physiology **13**: 173-187.

Cyr, L., F. Bonn & A. Pesant. 1995. Vegetation indices derived from remote sensing for an estimation of soil protection against water erosion. Ecological Modelling **79**: 277-285.

Dale, M. R. T. 1995. Spatial pattern in communities of crustose saxicolous lichens. Lichenologist **27**: 495-503.

Dale, M. R. T. 1999. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Dale, M. R. T. & D. J. Blundon. 1990. Quadrat variance analysis and pattern development during primary succession. Journal of Vegetation Science **1**: 153-164.

Dale, M. R. T. & D. A. MacIsaac. 1989. Two new methods for the analysis of spatial pattern in vegetation. Journal of Ecology **77**: 78-91.

Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty & R. P. Neilson. 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. Science of the Total Environment **262**:201-204.

Damesin, C. & S. Rambal. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. New Phytologist **131**: 159-167.

Damesin, C., S. Rambal & R. Joffre. 1998. Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}C$ in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. Functional Ecology **12**: 778-785.

Danalatos, N. G., C. S. Kosmas, N. C. Moustakas & N. Yassoglou. 1995. Rock fragments. II. Their impact on soil physical properties and biomass production under Mediterranean conditions. Soil Use and Management **11**:121-126.

Danin, A. 1991. Plant adaptations in desert dunes. Journal of Arid Environments **21**: 193-212.

Davis, J. L. & A. P. Annan. 1989. Ground-penetrating radar for high-resolution mapping of soil and rock stratigraphy. Geophysical Prospecting **37**: 531-551.

De Angelis, D. L., W. M. Posts & C. C. Travis. 1986. Positive Feedback in Natural Systems. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.

Debouzie, D., A. Bendjedid, T. Bensid & N. Gautier. 1996. *Stipa tenacissima* aerial biomass estimated at regional scale in an Algerian steppe, using geostatistical tools. Vegetatio **124**: 173-181.

Debazac, E. F. 1983. Temperate broad-leaved evergreen forests of the Mediterranean region and Middle East. Páginas 107-124 *en* J. D. Ovignon, editor. Ecosystems of the world, vol 10. Temperate broad-leaved evergreen forests. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.

DeFalco, L. A., J. K. Detling, C. Richard Tracy & S. D. Warren. 2001. Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbiotic crusts in the Mojave Desert. Plant and Soil **234**:1-14.

De Jong, T. J. & P. G. L. Klinkhamer. 1988. Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand-dune area. Journal of Ecology **73**: 147-167.

De la Torre, A. & L. J. Alías. 1996. Suelos y vegetación en el Alto Vinalopó. Universidad de Alicante, Alicante.

De Luis, M. 2000. Estudio espacial y temporal de las tendencias de lluvia en la Comunidad Valenciana (1961-1990). Geoforma Ediciones e Instituto Alicantino de Cultural Juan Gil-Albert, Zaragoza.

De Luis, M., J. Raventós, J. Cortina, M. J. Moro & J. Bellot. 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an even-aged *Pinus nigra* stand. New Forests **15**: 223-242.

De Soyza, A. G., W.G. Whitford, J. E. Herrick, W. Van Zee Justin & K. M. Havstad. 1998. Early warning indicators of desertification: Examples of tests in the Chihuahuan Desert. Journal of Arid Environments **39**: 101-112.

De Stevens, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. Ecology **72**: 1076-1088.

Desender, K. & R. Bosmans. 1998. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on set-aside fields in the Campine region and their importance for nature conservation in Flanders (Belgium). Biodiversity and Conservation **7**: 1485-1493.

Deutsch, C. V. & A. G. Journel. 1998. GSLIB. Geostatistical software library and user´s guide. Oxford University Press, Nueva York.

Díaz, E., A. Roldán, V. Castillo & J. Albaladejo. 1997. Plant colonization and biomass production in a xeric torriorthent amended with urban solid refuse. Land Degradation & Development **8**: 245-255.

Díaz, E. & A. Roldán. 2000. Effects of reafforestation techniques on the nutrient content, photosynthetic rate and stomatal conductance of *Pinus halepensis* seedlings under semiarid conditions. Land Degradation & Development **8**: 475-486.

Díaz, G. & M. Honrubia. 1995. Effect of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of *Lygeum spartum* and *Anthyllis cytisoides*. Biologia Plantarum **37**: 121-129.

Dickie, I. A., R. T. Koide & A. C. Fayish. 2001. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. New Phytologist **151**: 257-264.

Dietz, H., T. Steinlein, P. Winterhalter & I. Ullmann. 1996. Role of allelopathy as a possible factor associated with the rising dominance of *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae) in some native plant assemblages. Journal of Chemical Ecology **22**: 1797-1811

Diggle, P. J. 1983. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. Academic Press, Londres, Reino Unido.

Doak, D. F., P. C. Marino & P. M. Kareiva. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. Theoretical Population Biology **41**: 315-336.

Domingo, F., P. R. Van Gardingen & A. J. Brenner. 1996. Leaf boundary layer conductance of two native species in southeast Spain. Agricultural and Forest Meteorology **81**: 179-199.

Drew, M. C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. New Phytologist **75**: 479-490.

Dutilleul, P. 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. Biometrics **49**: 305-314.

Dutilleul P. & P. Legendre. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. Oikos **66**: 152-171.

Eastman, J. R. 1997. Idrisi for Windows User´s Guide, version 2.0. Clark University, Worcester, Reino Unido.

Eccles, N. S., K. J. Esler & R. M. Cowling. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: Evidence for general positive interactions. Plant Ecology **142**: 71-85.

Eckert, R. E., E. F. Peterson M. S. Meurisse & J. L. Stephens. 1986. Effects of soil-surface morphology on emergence and survival of seedlings in big sagebrush communities. Journal of Range Management **39**: 414-420.

Egerton, J. J. G., J. C. G. Banks, A. Gibson, R. B. Cunningham & M. C. Ball. 2000. Facilitation of seedling establishment: Reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. Ecology **81**: 1437-1449.

Ehleringer, J. R. & C. B. Osmond. 1991. Stable isotopes. Páginas 281-300 *en* R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel, editores. Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.

Ehrenfeld, J. G., X. Han, W. F. J. Parsons & W. Zhu. 1997. On the nature of environmental gradients. Temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey Pineland. Journal of Ecology **85**: 785-798.

Eldridge D. J. 1996. Distribution and floristics of terricolous lichens in soil crusts in arid and semi-arid New South Wales, Australia. Australian Journal of Botany **44**:581-599.

Eldridge D. J. 1999. Distribution and floristics of moss- and lichen-dominated soil crusts in a patterned *Callitris glaucophylla* woodland in eastern Australia. Acta Oecologica **20**:159-

170.

Eldridge, D. J. & R. S. B. Greene. 1994. Microbiotic soil crusts: A review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. Australian Journal of Soil Research **32**: 389-415.

Eldridge, D. J. & T.B. Koen. 1998. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. Plant Ecology **137**:101-114.

Eldridge, D. J. & R. Rosentreter. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. Journal of Arid Environments **41**: 11-25.

Eldridge D. J. & M. E. Tozer. 1996. Distribution and floristics of bryophytes in soil crusts in semi-arid and arid eastern Australia. Australian Journal of Botany **44**: 223-247.

Eldridge D. J. & M. E. Tozer. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous Byrophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. Bryologist **100**:28-39.

Eldridge, D. J., M. E. Tozer & S. Slangen. 1997. Soil hydrology is independent of microphytic crust cover: further evidence from a wooded semiarid australian rangeland. Arid Soil Research and Rehabilitation **11**: 113-126.

Eldridge, D. J., E. Zaady & M. Shachak. 2000a. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. Catena **40**: 323-336.

Eldridge, D. J., W. S. Semple & T. B. Koen. 2000b. Dynamics of cryptogamic soil crusts in a derived grassland in south-eastern Australia. Austral Ecology **25**:232-240.

El Khatib, A. A. 2000. The ecological significance of allelopathy in the community organization of *Alhagi graecorum* Boiss. Biologia Plantarum **43**: 427-431.

Eltrop, L. & H. Marschner. 1996. Growth and mineral nutrition of non-mycorrhizal and mycorrhizal Norway spruce (*Picea abies*) seedlings grown in semi-hydroponic sand culture. I. Growth and mineral nutrient uptake in plants supplied with different forms of nitrogen. New Phytologist **133**: 469-478.

Epron, D. & E. Dreyer. 1992. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: photosystem II efficiency, photochemical and non photochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. Tree Physiology **10**: 273-284.

Escudero, A., J. M. Iriondo, J. M. Olano, A. Rubio & R. C. Somolinos. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophyte: The case of *Lepidium subulatum* (Brassicaceae). American Journal of Botany **87**: 861-871.

Escudero, A., M. J. Albert, J. M. Pita & F. Pérez-García. 2000. Inhibitory effects of *Artemisia herba-alba* on the germination of the gypsophyte *Helianthemum squamatum*. Plant Ecology **148**: 71-80.

Espelta, J. M., M. Riba & J. Retana. 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. Journal of Vegetation Science **6**: 465-472.

Esteve, M. A., D. Ferrer, L. Ramírez-Díaz, J. F. Calvo, M. L. Suárez & M. R. Vidal-Abarca. 1990. Restauración de la vegetación en ecosistemas áridos y semiáridos: algunas reflexiones ecológicas. Ecología, Fuera de Serie número **1**: 497-510.

Ettema, C. H., D. C. Coleman, G. Vellidis, R. Lowrance & S. L. Rathbun. 1998. Spatiotemporal distributions of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. Ecology **79**: 2721-2734.

Ettema, C. H. & D. A. Wardle. 2002. Spatial soil ecology. Trends in Ecology and Evolution **17**: 177-183.

Etxeberria, J. 1999. Regresión múltiple. Editorial La Muralla y Editorial Hespérides, Madrid.

Evans, R. D. & J. Belnap. 1999. Long-term consequenes of disturbance on nitrogen dynamics in an arid ecosystem. Ecology **80**: 150-160.

Evans, R. D. & J. R. Ehleringer. 1993. A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from δ^{15} N of soils. Oecologia **93**: 314-317.

Facelli, J. M., R. Williams, S. Fricker & B. Ladd. 1999. Establishment and growth of seedlings of *Eucalyptus obliqua*: Interactive effects of litter, water, and pathogens. Australian Journal of Ecology **24**: 484-494.

Fang, J., A. Chen, C. Peng, S. Zhao, & L. Ci. 2001. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. Science **292**: 2320-2322.

FAO. 1994. The road from Rio: Moving forward in forestry. FAO, Roma.

Farquhar, G. D. & R. A. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of Plant Physiology **11**: 539-552.

Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to sucession. Páginas 103-114 en A. J. Gray, M. J. Crawley & P. J. Edwards, editores. Colonization, sucession and stability. Blackwell, Oxford, Reino Unido.

Ferguson, A. W., Z. Klukowski, B. Walczak, J. N. Perry, M. A. Mugglestone, S. J. Clark & I. H. Williams. 2000. The spatio-temporal distribution of adult *Ceutorhynchus assimilis* in a

crop of winter oilseed rape in relation to the distribution of their larvae and that of the parasitoid *Trichomalus perfectus*. Entomologia Experimentalis et Applicata **95**: 161-171.

Ferrán, M. 1997. SPSS para Windows. Programación y análisis estadístico. McGraw-Hill, Madrid.

Figueroa, M. E., L. Fernandez-Baco, T. Luque & A. J. Davy 1997 Chlorophyll fluorescence, stress and survival in populations of Mediterranean grassland species. Journal of Vegetation Science **8**: 881-888.

Finzi, A. C., C. D. Canham & N. Van Breeman. 1998a. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. Ecological Applications **8**: 447-454.

Finzi, A. C., C. D. Canham & N. Van Breeman. 1998b. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. Ecological Applications **8**: 440-446.

Fitter, A., A. Hodge & D. Robinson. 2000. Plant response to patchy soils. Páginas 71-90 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, UK.

Flannigan, M. D., B. J. Stocks & B. M. Wotton. 2000. Climate change and forest fires. Science of the Total Environment **262**:221-229.

Flexas, J., J. Gulías, S. Jonasson, H. Medrano & M. Mus. 2001. Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. Acta Oecologica **22**:33-43.

Fonseca, D. E. 1999. Manipulación de las características morfoestructurales de plantones de especies mediterráneas producidas en vivero. Máster. CIHEAM, Zaragoza.

Ford, E. D. & E. Renshaw. 1984. The interpretation of process from pattern using two-dimensional spectral analysis: modelling single species patterns in vegetation. Vegetatio **56**: 113-123.

Fortin, M. J., P. Drapeau & P. Legendre. 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. Vegetatio **83**: 209-222.

Fortin, M. J. & Gurevitch, J. 2001. Mantel tests: Spatial structure in field experiments. Páginas 308-326 *en* S. M. Scheiner & J. Gurevitch, editores. Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.

Fowler, N. L. 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. American Midland Naturalist **115**: 131-145.

Franco, A. C. & P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat growth of cacti. Journal of Ecology **77**: 870-886.

Franco-Pizaña, J., T. E. Fulbright, D. T. Gardiner & A. R. Tipton. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. Journal of Vegetation Science **7**: 257-264.

Fransen, B., M. De Boer, M. Terlou, H. During & W. Dijkman. 1998. Using image-analysis to quantify the horizontal vegetation pattern in two multi-species savanna grasslands. Plant Ecology **138**: 231-237.

Fresnillo, F. D. E., O. A. Fernández & C. A. Busso. 1995. The effect of water stress on top and root growth in *Medicago minima*. Journal of Arid Environments **29**: 47-54.

Friedman, J. 1987. Allelophaty in desert ecosystem. Páginas 118-128 *en* G. Waller, editor. Allelochemicals: Role in agriculture and forestry, American Chemical Society, Washington, Estados Unidos.

Fulbright, T. E., J. O. Kuti, & A. R. Tipton. 1995. Effects of nurse-plant canopy temperatures on shrub seed germination and seedling growth. Acta Oecologica **16**: 621-632.

Gadgil, P. D. & J. Bain. 1999. Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. New Forests **17**: 227-238.

Galán, P., R. Gamarra & J. I. García. 1998. Árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Ediciones Jaguar. Madrid.

Gallardo, A. & W. H. Schlesinger. 1992. Carbon and nitrogen limitations of soil microbial biomass in desert ecosystems. Biogeochemistry **18**: 1-17.

Gallardo, A., J. J. Rodríguez-Sacucedo, F. Covelo & R. Fernández-Ales. 2000. Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. Plant and Soil **222**:71-82.

Galle, S., M. Ehrmann & C. Peugeot. 1999. Water balance in a banded vegetation pattern: A case study of tiger bush in western Niger. Catena **37**:197-216.

Garbaye, J. 2000. The role of ectomycorrhizal symbiosis in the resistance of forests to water stress. Agriculture **29**: 63-69.

García, C. & T. Hernández. 1996. Organic matter in bare soils of the Mediterranean region with semiarid climate. Arid Soil Research and Rehabilitation **10**: 31-41.

García, C., T. Hernandez, J. Albaladejo, V. Castillo & A. Roldán. 1998. Revegetation in semiarid zones: Influence of terracing and organic refuse on microbial activity. Soil Science Society of America Journal **62**: 670-676.

García, D., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez & J. Castro. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. Biological Conservation **95**: 31-38.

García Abril, A., F. Galiana & I. Torrecilla. 1990. Puntos de referencia en la naturaleza para la reconstrucción y aprovechammiento de los montes. Ecología Fuera de Serie **1**: 463-468.

García-Fayos, P. & M. Gasque. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of *Stipa tenacissima* L. Journal of Arid Environments (en prensa).

García-Moya, E. & C. M. McKell. 1970. Contribution of shurbs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. Ecology **51**: 81-88.

Garner, W. & Y. Steinberger. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in the desert ecosystem. Journal of Arid Environments **16**: 257-262.

Gass, L. & P. W. Barnes. 1998. Microclimate and understory structure of live oak (*Quercus fusiformis*) clusters in central Texas, USA. Southwestern Naturalist **43**: 183-194.

Gauquelin, T., G. Jalut, M. Iglesias, F. Valle, F. Fromard & J. J. Deboubat. 1996. Phytomass and carbon storage in the *Stipa tenacissima* steppes of the Baza basin, Andalusia, Spain. Journal of Arid Environments **34**: 277-286.

Gauquelin, T., G. Jalut, M. Iglesias, F. Valle. 1998. Phytomass and carbon storage in the steppes of eastern Andalusia, Spain. Ambio **27**: 99-103.

Gil, L. & M. Aránzazu. 1993. Los pinos como especies básicas en la restauración forestal en el medio mediterráneo. Ecología **7**: 113-125.

Gil Mascarell, M., T. F. Glick, A. Furió, M. Ardit & C. García Monerris, editores. 1991. Història del País Valencià. Papers Bàsics 3i4. Valencia.

Gill, D. S. & P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York (USA). Ecological Monographs **61**: 183-206.

Gobbi, M. & T. Schlichter. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. Forest Ecology and Management **111**: 137-146.

Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pages 27-49 en J. Grace & D. Tilman, editores. Perspectives in plant competition. Academic Press, San Diego, California, Estados Unidos.

Gómez, F. J. 1999. Example of desertification mitigation: integra forest fire prevention in the Comunidad Valenciana (Spain). Páginas 361-364 *en* P. Balabanis, D. Peter, A. Ghazi & M. Tsogas, editores. Mediterranean Desertification. Research results and policy implications. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Gómez, L., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez & J. Castro. 2001. Facilitation of tree seedlings by shrubs in Sierra Nevada (SE Spain): Disentangling the mechanisms. Páginas 395-400 *en* K. Radoglou, editor. Proceedings of the International Conference: Forest

Research: A Challenge For an Integrated European Approach. NAGREF, Forest Research Institute, Thessaloniki, Grecia.

Gómez Manzaneque, F. (Coord). 1997. Los bosques ibéricos. Editorial Planeta, Barcelona.

González Bernáldez, F. 1990. Consideraciones ecológico-políticas acerca de la conservación y regeneración de la cubierta vegetal en España. Ecología, Fuera de Serie 1: 439-445.

González, O. J. & D. R. Zak. 1994. Geostatistical analysis of soil properties in a secondary tropical dry forest, St. Lucia, West Indies. Plant and Soil **163**: 45-54.

Goodall, D. W. & N. E. West. 1979. A comparison of techniques for assessing dispersion patterns. Vegetatio **40**: 15-27.

Goodchild, M. F. 1994. Integrating GIS and remote sensing for vegetation analysis and modelling: methodological issues. Journal of Vegetation Science **5**: 615-626.

Goovaerts, P. 1992. Factorial kriging analysis: a useful tool for exploring the structure of multivariate spatila soil information. Journal of Soil Science **43**: 597-619.

Goovaerts, P. 1997. Geostatistics for natural resources evaluation. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.

Goovaerts, P. 1999. Geostatistics in soil science: state-of-the-art and perspectives. Geoderma **89**: 1-45.

Goovaerts, P. & R. Webster. 1994. Scale-dependent correlation between topsoil copper and cobalt concentrations in Scotland. European Journal of Soil Science **45**: 79-95.

Gordo, J. & L. Gil. 1990. Los bosques españoles en el Catálogo de Montes de Utilidad Pública. Ecología, Fuera de Serie número **1**: 113-128.

Gosz, J. R. 1984. Biological factors influencing nutrient supply in forest soils. Pages 79-117 en G. D. Bowen & E. K. S. Nambiar, editores. Nutrition of plantation forests. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.

Goulard, M & M. Voltz. 1992. Linear corregionalization model: tools for estimation and choice of cross-variogram matrix. Mathematical Geology **24**: 269-286.

Grantz, D. A., D. L. Vaughn, R. J. Farber, B. Kim, L. Ashbaugh, T. Van Curen, R. Campbell, D. Bainbridge & T. Zinck. 1998. Transplanting native plants to revegetate abandoned farmland in the Western Mojave desert. Journal of Environmental Quality **27**: 960-967.

Greenlee, J. T. & R. M. Callaway. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. American Naturalist **148**: 386-396.

Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist **111**: 1169-1194.

Groome, H. 1989. Las sugerencias nunca atendidas del plan forestal español. Quercus **44**: 30-34.

Gross, K. L., A. Peters & K.S. Pregitzer. 1993. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species. Oecologia **95**: 61-64.

Guillet, B. & J. Rouiller. 1982. Particle size analysis. Páginas 261-267 *en* M. Bonneau & B. Souchier, editores. Constituents and propierties of soil. Academic Press, Londres, Reino Unido.

Guo, Q. P. W. Rundel & D. W. Goodall. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes and implications. Journal of Arid Environments **38**: 465-478.

Gurevitch, J. & L. V. Hedges. 2001. Meta-analysis: Combining the results of independent experiments. Páginas 347-369 *en* S. M. Scheiner & J. Gurevitch, editores. Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.

Gurevitch, J., J. A. Morrison & L. V. Hedges. 2000. The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. American Naturalist **155**: 435-453.

Gurevitch, J., L. L. Morrow, A. Wallace & J. S. Walsh. 1992. A meta-analysis of field experiments on competition. American Naturalist **140**: 539-572.

Gutiérrez, J. R., P. L. Meserve, L. C. Contreras, H. Vásquez & F. M. Jaksic. 1993. Spatial distributions of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shurbs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. Oecologia **95** : 347-352.

Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley´s *K*-Function: Introduction and methods of edge correction. Journal of Vegetation Science **6**: 575-582.

Haase, P. 2001. Can isotropy vs. anisotropy in the spatial association of plant species reveal physical vs. biotic facilitation? Journal of Vegetation Science **12**: 127-136.

Haase, P., F. I. Pugnaire, S. C. Clarck & L. D. Incoll. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. Journal of Vegetation Science **7**: 527-534.

Haase, P., F. I. Pugnaire, S. C. Clarck & L. D. Incoll. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. Journal of Vegetation Science **8**: 627-634.

Haase, P., F. I. Pugnaire, S. C. Clarck & L. D. Incoll. 1999. Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass *Stipa tenacissima*. Plant Ecology **145**: 327-339.

Hacker, S. D. & M. D. Bertness. 1999. Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England salt marsh. Ecology **80**: 2064-2073.

Hacker, S. D. & S. D. Gaines. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. Ecology **78**: 1990-2003.

Halpern, C. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. Ecology **69**: 1703-1715.

Halvorson, J. J., J. L. Smith & E. H. Franz. 1991. Lupine influence on soil carbon, nitrogen and microbial activity in developing ecosystems at Mount St. Helens. Oecologia **87**: 162-170.

Halvorson, J. J., H. Bolton, J. L. Smith & R. E. Rossi. 1994. Geostatistical analysis of resource islands under *Artemisia tridentata* in the shrub-steppe. Great Basin Naturalist **54**: 313-328.

Halvorson, J. J., J. L. Smith, H. Bolton & R. E. Rossi. 1995. Evaluating shrub-associated spatial patterns of soil properties in a shrub-steppe ecosystem using multiple-variable geostatistics. Soil Science Society of America Journal **59**: 1476-1487.

Halvorson, W. L. & D. T. Patten. 1975. Productivity and flowering of winter ephemerals in relation to Sonoran desert shrubs. American Midland Naturalist **93**: 311-319.

Hambaeck, P. A. & P. Ekerholm. 1997. Mechanisms of apparent competition in seasonal environments: An example with vole herbivory. Oikos **80**: 276-288.

Handley, L. L., R. Azcón, J. M. Ruíz Lozano & C. M. Scrimgeour. 1999. Plant $\delta^{15}N$ associated with arbuscular mycorrhization, drought and nitrogen deficiency Rapid Communications in Mass Spectrometry **13**: 1320-1324

Harper, J. L., J. T. Williams & G. R. Sagar. 1965. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. Journal of Ecology **53**: 273-286.

Harper, K.T. & J. Belnap. 2001. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. Journal of Arid Environments **47**: 347-357.

Harrington, C. A. 1999. Forests planted for ecosystem restoration or conservation. New Forests **17**: 175-190.

Harrington, G. N. 1991. Effects of soil moisture on shrub seedling survival in a semi-arid grassland. Ecology **72**: 1138-1149.

Harris, J. A., P. Birch & J. Palmer. 1998. Land restoration and reclamation. Longman, Harlow, Reino Unido.

Harrison, S. 1997. How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in californian serpentine chaparral. Ecology **78**: 1898-1906.

Hedges L. V. & I. Olkin. 1985. Statistical methods for meta-analysis. Academic Press, Londres, Reino Unido.

Henig-Sever, N., A. Eshel, & G. Ne'Eman. 2000. Regulation of the germination of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) by nitrate, ammonium, and gibberellin, and its role in post-fire forest regeneration. Physiologia Plantarum **108**: 390-397.

Hernández, N. 1998. Efecto de la cubierta vegetal sobre la evolución temporal de la humedad del suelo. Tesis de Licenciatura. Universidad de Alicante.

Herrera, M. A., C. P. Salamanca & J. M. Barea. 1993. Inoculation of woody legumes with selected arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia to recover desertified Mediterranean ecosystems. Applied Environmental Microbiology **59**: 129-133.

Herrera, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology **73**: 773-785.

Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plantas and their interactions in Mediterranean scrublands. Ecological Monographs **54**: 1-23.

Herrero, J. J. & J. L. Rubio. 1994. Impacto de las técnicas forestales de repoblación sobre los procesos erosivos y la fertilidad del suelo en condiciones ambientales mediterráneas. Conselleria de Agricultura, Pesca y Alimentación, Valencia.

Hilaire-Lisa, R. S. & D. J. Leopold. 1995. Conifer seedling distribution in relation to microsite conditions in a central New York forested minerotrophic peatland. Canadian Journal of Forest Research **25**: 261-269.

Hillerislambers, R., M. Rietkerk, F. Van den Bosch, H. H. T. Prins & H. De Kroon. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. Ecology **82**: 50-61.

Hirobe, M., N. Ohte, N. Karasawa, G. Zhang, L. Wang & K. Yoshikawa. 2001. Plant species effect on the spatial patterns of soil properties in the Mu-us desert ecosystem, Inner Mongolia, China. Plant and Soil **234**:195-205.

Hobbs, N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. Journal of Wildlife Management **60**: 695-713.

Holl, K. D. & R. B. Howarth. 2000. Paying for restoration. Restoration Ecology **8**: 260-267.

Holland, J. M., J. N. Perry & L. Winder. 1999. The within-field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. Bulletin of Entomological Research **89**: 499-513.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics **4**: 1-23.

Holling, C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. Ecosystems **4**: 390-405.

Holmgren, M., M. Scheffer & M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. Ecology **78**: 1966-1975.

Holmgren, M. & M. Scheffer. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. Ecosystems **4**: 151-159.

Holzapfel, C. & B. E. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. Ecology **80**: 1747-1761.

Honrubia, M., P. Torres, G. Díaz & A. Morte. 1995. Biotecnología Forestal: Micorrización y micropropagación de plantas. Universidad de Murcia, Murcia.

Hook, P. B. & I. C. Burke. 2000. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: Control by topography, soil texture, and microclimate. Ecology **81**: 2686-2703.

Hook, P. B., I. C. Burke & W. K. Lauenroth. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American short grass steppe. Plant and Soil **138**: 247-256.

Hook, P. B. & W. K. Lauenroth. 1994. Root system response of a perennial bunch-grass to neighborhood-scale soil water heterogeneity. Functional Ecology **8**: 738-745.

Hook, P. B., W. K. Lauenroth & I. C. Burke. 1994. Spatial patterns of roots in a semi-arid grassland: abundance of canopy openings and regeneration gaps. Journal of Ecology **82**: 485-494.

Hosmer, D. W. & S. Lemeshow. 1989. Applied logistic regression. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.

Huang, Z. & Y. Gutterman. 1998. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: Effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. Journal of Arid Environments **38**: 27-43.

Huber-Sannwald, E. & R. B. Jackson. 2001. Heterogeneous soil-resource distribution and plant responses-from individual-plant growth to ecosystem functioning. Progress in Botany **62**:451-476.

Huenneke, L. F. & R. R. Sharitz. 1986. Microsite abundance and distribution of woody seedlings in a South Carolina cypress-tupelo swamp. American Midland Naturalist **115**: 328-335.

Humphrey, J. W. & G. S. Patterson. 2000. Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. Journal of Applied Ecology **37**: 986-996.

Hunter, A. F. & L. W. Aarssen. 1988. Plants helping plants. Bioscience **38**: 34-40.

Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores). 2000. The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Huttermann, A., M. Zommorodi & K. Reise. 1999. Addition of hydrogels to soil for prolonging the survival of *Pinus halepensis* seedlings subjected to drought. Soil and Tillage Research 295-304.

Hüttl, R. F., B. U. Schneider & E. P. Farrell. 2000. Forests of the temperate region: gaps in knowledge and research needs. Forest Ecology and Management **132**: 83-96.

IGME. 1978a. Mapa geológico de España, escala 1 : 50000. Alicante (872). Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. Madrid.

IGME. 1978b. Mapa geológico de España, escala 1 : 50000. Elda (871). Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. Madrid.

IGME. 1978c. Mapa geológico de España, escala 1 : 50000. Castalla (846). Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. Madrid.

Inouye, R.S., N. J. Huntly, D. Tilman & J. R. Tester. 1987. Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation and soil nitrogen along a successional sere in east central Minessota. Oecologia **72**: 178-184.

Isaaks, E. H. & M. R. Srivatsava. 1989. An Introduction to Applied Geostatistics. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos..

Ishida, A. 1997. Seed germination and seedling survival in a colony of the common cormorant, *Phalacrocorax carbo*. Ecological Research **12**: 249-256.

Izhaki, I., N. Henig-Sever & G. Ne´Eman. 2000. Soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests: the effect of heat, cover and ash on seedling emergence. Journal of Ecology **88**: 667-675.

Jackson, R. B. & M. M. Caldwell. 1993a. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. Ecology **74**: 612-624.

Jackson, R. B. & M. M. Caldwell. 1993b. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. Journal of Ecology **81**: 683-692.

Jarrell, W. M. & R. A. Virginia. 1990. Soil cation accumulation in a mesquite woodland: sustained production and long-term estimates of water use and nitrogen fixation. Journal of Arid Environments **18**: 51-56.

Jeltsch, F., S. J. Milton, W. R. J. Dean & N. van Rooyen. 1997. Simulated pattern formation around artificial waterholes in the semi-arid Kalahari. Journal of Vegetation Science **8**: 177-188.

Jenkins, M. B., R. A. Virginia & W. M. Jarrell. 1987. Rhizobial ecology of the woody legume mesquite (*Prosopis glandulosa*) in a Sonoran Desert arroyo. Plant and Soil **105**: 113-120.

Joffre, R. & S. Rambal. 1993. How tree cover influence the water balance of Mediterranean rangelands. Ecology **74**: 570-582.

Jonsson B.G. & J. Moen. 1998. Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. Journal of Vegetation Science 9: 327-332.

Jordano, P., R. Zamora, T. Marañón & J. Arroyo. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. Ecosistemas **2002/1** (URL: www.aeet.org/ecosistemas/021/revisionesb2.htm).

Journel, A. G. & C. J. Huijbregts. 1978. Mining geostatistics. Academic Press, Londres, Reino Unido.

Kadmon, R., A. Yair & A. Danin. 1989. Relationship between soil properties, soil moisture, and vegetation along loess-covered hillslopes, northern Negev, Israel. Catena Supplement **14**: 43-57.

Kaiser, H. 1983. Small-scale spatial heterogeneity influences predation success in an unexpected way. Model experiments on the functional response of predatory mites (*Acarina*). Oecologia **56**: 249-256.

Kameyama, Y., N. Nakagoshi & K. Nehira. 1999. Safe site for seedlings of *Rhododendron metternichii* var. *hondoense*. Plant Species Biology **14**: 237-242.

Kang, B.T. & A. Ojo. 1996. Nutrient availability of earthworm casts collected from under selected woody agroforestry species. Plant and Soil **178**: 113-119.

Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. Nature **326**: 388-390.

Keddy, P. A. 1989. Competition. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.

Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. Journal of Ecology **67**: 565-577.

Kellner, K. & O. J. H. Bosch. 1992. Influence of patch formation in determining the stocking rate for southern African grasslands. Journal of Arid Environments **22**: 99-105.

Kennington, J. L. & R. V. Helgarson. 1980. Algorithms for Network Programming. Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.

Kikvidze, Z. & G. Nakhutsrishvili. 1998. Facilitation in subnival vegetation patches. Journal of Vegetation Science **9**: 216-264.

Kinvig, R. G. & M. J. Samways. 2000. Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. Odonatologica **29**:195-208.

Knoop, W. T. & B. H. Walker. 1985. Interaction of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. Journal of Ecology **67**: 565-577.

Koechlin, B., S. Rambal & M. Debussche. 1986. Effects of pioneer trees on soil moisture content in Mediterranean old fields. Acta Oecologica **7**: 177-190.

Kohl, M. & G. Gertner. 1997. Geostatistics in evaluating forest damage surveys: Considerations on methods for describing spatial distributions. Forest Ecology and Management **95**: 131-140.

Kolasa, J. & D. C. Rollo. 1991. The heterogeneity of heterogeneity: a glossary. Páginas 1-23 *en* J. Kolasa & S. T. Pickett, editores. Ecological heterogeneity. Springer, Nueva York, Estados Unidos.

Korie, S., J. N. Perry, M. A. Mugglestone, S. J. Clark, C. F. G. Thomas & M. N. Mohamad-Roff. 2000. Spatiotemporal associations in beetle and virus count data. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics **5**: 214-239.

Kosmas, C., N. Moustakas, N. G. Danalatos & N. Yassoglou. 1994. The effect of rock fragments on wheat biomass production under highly variable moisture conditions in Mediterranean environments. Catena **23**: 191-198.

Ksontini, M., P. Louguet, D. Laffray & M. N. Rejeb. 1998. Comparaison des effets de la contrainte hydrique sur la croissance, la conductance stomatique et la photosynthèse de jeunes plants de chênes méditerranéens (*Quercus suber*, *Quercus faginea*, *Quercus coccifera*) en Tunisie. Annales des Sciences Forèstieres **55**: 477-495.

Kumar, L., M. Rietkerk, F. van langevelde, J. Van De Koppel, J. Van Andel, J. Hearne, N. de Ridder, L. Stoosnijder, A. K. Skidmore & H. H. T. Prins. 2002. Relationship between vegetation growth rates at the onset of the wet season and soil type in the Sahel of Burkina Faso: implications for resource utilisation at large scales. Ecological Modelling **149**: 143-152.

Kutiel, P. & Z. Naveh. 1987. Soil properties beneath *Pinus halepensis* and *Quercus calliprinos* trees on burned and unburned mixed forest on Mt. Carmel, Israel. Forest Ecology and Management **20**: 11-24.

Kyparissis, A., P. Drilias & Y. Manetas. 2000. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. Australian Journal of Plant Physiology **27**: 265-272.

Laguna, E. (Coord.). 1994. Flora vascular rara, endémica o amenazada de la Comunidad Valenciana. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient. Valencia.

Lajtha, K. & W. H. Schlesinger. 1986. Plant response to variations in nitrogen availability in a desert shrubland community. Biogeochemistry **2**: 29-37.

Lajtha, K. K. & J. D. Marshall. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Páginas 1-21 *en* K. Lajtha & R. H. Michener, editores. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell, Londres, Reino Unido.

Lajtha, K. & R. H. Milchener (editores). 1994. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Sciences. Blackwell, Londres, Reino Unido.

Lange, O. L., G. J. Kidron, B. Buedel, A. Meyer, E. Kilian & A. Abeliovich. 1992. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the "biological soil crusts" covering sand dunes in the western Negev Desert. Functional Ecology **6**: 519-527.

Lange, O. L., J. Belnap, H. Reichenberger & A. Meyer. 1997. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature response of CO_2 exchange. Flora **192**: 1-15.

Lawrey, J. D. 1991. Biotic interactions in lichen community development: A review. Lichenologist **23**: 205-214.

Lapitan, R. L. & W. J. Parton. 1996. Seasonal variabilities in the distribution of the microclimatic factors and evapotranspiration in a shortgrass steppe. Agricultural and Forest Meteorology **79**: 113-130.

Larsen, J. B. 1995. Ecological stability of forests and sustainable silviculture. Forest Ecology and Management **73**:85-96.

Lechowicz, M. J. & G. Bell. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants, part 2. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. Journal of Ecology **79**: 687-696.

Lefever, R. & O. Lejeune. 1997. On the origin of tiger bush. Bulletin of Mathematical Biology **59**: 263-294.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation – trouble or new paradigm. Ecology **74**: 1659-1673.

Legendre, P. & M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio **80**: 107-138.

Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Second english edition. Elsevier Publishers, Amsterdam, Holanda.

Le Houérou, H. N. 1981. Impacts of man and his animals on mediterranean vegetation. Páginas 479-522 *en* F. di Castri, F., D. W. Goodall & R. Specht, editores. Ecosystems of the world, vol 11. Mediterranean-type shrublands. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.

Le Houérou, H. N. 1986. The desert and arid zones of Northern Africa. Páginas 104-147 *en*

M. Evenari, I. Noy-Meir & D. W. Goodall, editores. The ecosystems of the world, vol. 12 B. Hot Deserts and Arid Shrublands. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.

Le Houerou, H. N. 2000. Restoration and Rehabilitation of Arid and Semiarid Mediterranean Ecosystems in North Africa and West Asia: A Review. Arid Soil Research and Rehabilitation **14**:3-14.

Le Houérou, H. N. 2001. Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. Journal of Arid Environments **48**: 103-128.

Levin, S. A. 1992. The problem of Pattern and scale in Ecology. Ecology **73**:1943-1967.

Levine, S.H., 1976. Competitive interactions in ecosystems. American Naturalist **110**: 903-910.

Levine, J. M. 1999. Indirect facilitation: Evidence and predictions from a riparian community. Ecology **80**: 1762-1769.

Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses, Vol II. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.

Li, H. & J. F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. Oikos **73**:280-284.

Liebhold, A. M., R. E. Rossi & W. P. Kemp. 1993. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. Annual Review of Entomology **38**: 303-327.

Lister, A. J., P. P. Mou, R. H. Jones & R. J. Mitchell. 2000. Spatial patterns of soil and vegetation in a 40-year-old slash pine (*Pinus elliottii*) forest in the Coastal Plain of South Carolina, U.S.A. Canadian Journal of Forest Research **30**: 145-155.

Lloret F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. Journal of Vegetation Science **9**: 417-430.

Lloret, F. & M. Vilà. 1997. Clearing of vegetation in Mediterranean garrigue: Response after a wildfire. Forest Ecology and Management **93**: 227-234.

Long, S. P., S. Humphries & P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **45**: 633-662.

Lonsdale, W. M. & D. G. Abrecth. 1988. Seedling mortality in *Mimosa pigra*, an invasive tropical shrub. Journal of Ecology **77**: 371-385.

López Bermúdez, F., A. Romero, J. Martínez & J. Martínez. 1996. The El Ardal field site: soil and vegetation cover. Páginas 169-188 *en* C. J. Brandt and J. B. Thornes, editores. Mediterranean desertification and land use. John Wiley & Sons, Chichester.

López Cadenas, F. (director) 1998. Restauración hidrológico forestal de cuencas y control de la erosión. Tragsa, Tragsatec, Ministerio de Medio Ambiente y Ediciones Mundi Prensa, Madrid.

López González, G. 1993. La guía de incafo de los árboles y arbustos de la Península Ibérica. 3ª Edición. Editorial Incafo. Madrid.

Lookingbill, T. R. & M. A. Zavala. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. Journal of Vegetation Science **11**: 607-612.

Ludwig, J. A. & D. J. Tongway. 1995. Spatial organization of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. Landscape Ecology **10**: 51-63.

Ludwig, J. A. & D. J. Tongway. 1996. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. II. Restoring vegetation patches. Restoration Ecology **4**: 398-406.

Maestre, F. T. 2000. El medio ambiente en Sax. Estado actual y propuestas de gestión. Universidad de Alicante y Ayuntamiento de Sax, Alicante.

Mahall, B. E. & R. M. Callaway. 1991. Root communication among desert shrubs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **88**: 874-876.

Mallik, A.U., R. J. Hobbs & A. A. Rahman. 1988. Seed-bed substrates and revegetation of *Calluna* heathlands following burning. Journal of Environmental Management **27**: 379-398.

Martens, S. N., D. D. Breshears, C. W. Meyer & F J. Barnes. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semiarid woodland detected from spatial pattern. Journal of Vegetation Science **8**: 655-664.

Martiniello, P., G. Baviello & N. Lamascese. 1994. Phenotypic variability for morphological and yield parameters in woody forage accessions of saltbush (*Atriplex halimus* L.) and tree-medic (*Medicago arborea* L.). Journal of Genetics and Breeding **48**: 175-182.

Martínez Arias, R. 1999. El análisis multivariable en la investigación científica. Editorial La Muralla y Editorial Hespérides, Madrid.

Martínez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J. M. Chico & E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. Tree Physiology **20**: 131-138.

Martínez-Sánchez, J. J., M. Casares-Porcel, J. Guerra, L. Gutiérrez-Carretero, R. M. Ros, J. Hernández-Bastida & M. J. Cano. 1994. A special habitat for bryophytes and lichens in the arid zones of Spain. Lindbergia **19**: 116-121.

Martínez-Sánchez, J. J., P. Ferrandis, J. de las Heras & J. M. Herranz. 2000. Functioning and dynamics of plant communities in central and southern Spain. Páginas 87-128 *en* L. Trabaud, editor. Life and Ecosystems in the Mediterranean, WIT Press, Southampton, Reino Unido.

Martiniello, P., G. Baviello & N. Lamascese. 1994. Phenotypic variability for morphological and yield parameters in woody forage accessions of saltbush (*Atriplex halimus* L.) and tree-medic (*Medicago arborea* L.). Journal of Genetics & Breeding **48**: 175-182.

Masclans, F. 1990. Guia per a conèixer els arbusts i les lianes. 20ª Edición. Centre Excursionista de Catalunya. Barcelona.

Mateo, G. & M. B. Crespo. 1998. Manual para la determinación de la flora valenciana. Monografías de flora Montibérica nº 3. Alicante.

Matheron, M. A. 1971. The Theory of Regionalized Variables and its Applications. Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fountainebleau No. 5., Paris, Francia.

Maxwell, K. & G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. Journal of Experimental Botany **51**:659-668.

Mazzarino, M. J., L. Oliva, A. Abril & M. Acosta. 1991. Factors afecting nitrogen dynamics in a semi-arid woodland (Dry Chaco, Argentina). Plant and Soil **138**: 85-98.

McAuliffe, J. R. 1984. Saguaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of saguaros. Oecologia **64**: 319-321.

McClaran, M. P. & J. P. Bartolome. 1989. Effect of *Quercus douglasii* (Fagaceae) on herbaceous understorey along a rainfall gradient. Madroño **36**: 141-153.

Meredieu, C., D. Arrouays, M. Goulard & D. Auclair. 1996. Short range soil variability and its effect on red oak growth (*Quercus rubra* L.). Soil science **161**: 29-38.

Mendel, Z. 1984. Provenance as a factor in susceptibility of *Pinus halepensis* to *Matsucoccus josephi* (Homoptera: Margarodidae). Forest Ecology and Management **9**:259-266.

Mendel, Z., F. Assael, N. Saphir, A. Zehavi, D. Nestel & G. Schiller. 1997. Seedling mortality in regeneration of Aleppo pine following fire and attack by the scale insect *Matsucoccus josephi*. International Journal of Wildland Fire **7**: 327-333.

Mendel, Z., F. Assael, S. Zeidan & A. Zehav. 1998. Classical biological control of *Palaeococcus fuscipennis* (Burmeister) (Homoptera: Margarodidae) in Israel. Biological Control **12**: 151-157.

Meot, A., P. Legendre & D. Borcard. 1998. Partialling out the spatial component of ecological variation: Questions and propositions in the linear modelling framework. Environmental and Ecological Statistics **5**: 1-27.

Méthy, M. 1999. Stress-induced effects on *Quercus ilex* under a Mediterranean climate: Contribution of chlorophyll fluorescence signatures. Páginas 203-228 *en* L. Trabaud, editor. Life and Ecosystems in the Mediterranean. WIT Press, Southampton, Reino Unido.

Méthy, M., D. Gillon & C. Houssard. 1997. Temperature-induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. Canadian Journal of Forest Research **27**: 31-38.

Miller, T. E. 1994. Direct and indirect interactions in an early old-field plant community. American Naturalist **143**: 1007-1025.

Ministerio de Medio Ambiente. 1999. Estrategia Forestal Española. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

Ministerio de Medio Ambiente. 2002a. Plan Forestal Español. Documento de debate. Obtenido en internet el 16 de febrero de 2002 en la dirección (URL: httpp:\www.mma.es/conserv_nat/planes/planifor/pfeindex.htm).

Ministerio de Medio Ambiente. 2002b. Plan Forestal Español. Documento de debate. Anexos Obtenido en internet el 16 de febrero de 2002 en la dirección (URL: httpp:\www.mma.es/conserv_nat/planes/planifor/pfeindex.htm).

Miriti, M. N., H. F. Howe & S. J. Wright. 1998. Spatial patterns of mortality in a Colorado desert plant community. Plant Ecology **136**: 41-51.

Mitchley, J., G. P. Buckley & D. R. Helliwell. 1996. Vegetation establishment on chalk marl spoil: The role of nurse grass species and fertiliser application. Journal of Vegetation Science **7**: 543-548.

Mohammed, G. H., W. D. Binder & S. L. Gillies. 1995. Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. Scandinavian Journal of Forest Research **10**: 383-410.

Mohammed, G. H. & W.C. Parker. 1999. Photosynthetic acclimation in eastern hemlock [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.] seedlings following transfer of shade-grown seedlings to high light. Trees **13**: 117-124.

Montaña, C., B. Cavagnaro & O. Briones. 1995. Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the Southern Chihuahuan Desert, Mexico. Journal of Arid Environments **31**: 1-13.

Montero, J. L. & P. Alcanda. 1993, Reforestación y biodiversidad. Montes **33**: 57-76.

Moore, D. C. & M. J. Singer. 1990. Crust formation effects of soil erosion processes. Soil Science Society of America Journal **54**: 1117-1123.

Moravec, J. 1990. Regeneration of NW African *Pinus halepensis* forests following fire. Vegetatio **87**: 29-36.

Moreno, J. M. 1999. Forest fires: trends and implications in desertification prone areas of Southern Europe. Páginas 115-150 *en* P. Balabanis, D. Peter, A. Ghazi & M. Tsogas, editores. Mediterranean Desertification. Research results and policy implications. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Morin, P. J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science. Malden, Estados Unidos.

Morin, J. & J. van Winkel. 1996. The effect of raindrop impact and sheet erosion on infiltration rate and crust formation. . Soil Science Society of America Journal **60**: 1223-1227.

Moro, M. J., F. I. Pugnaire, P. Haase & J. Puigdefábregas. 1997a. Mechanism of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semiarid environment. Ecography **20** : 175-184.

Moro, M. J., F. I. Pugnaire, P. Haase & J. Puigdefábregas. 1997b. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. Functional Ecology **11**: 425-431.

Morris, W. F. & D. M. Wood. 1989. The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition?. Ecology **70**: 697-703.

Morte, A., G. Díaz, P. Rodriguez, J. J. Alarcón & M. J. Sánchez-Blanco. 2001. Growth and water relations in mycorrhizal and nonmycorrhizal *Pinus halepensis* plants in response to drought. Biologia Plantarum **44**: 263-267.

Mou, P., R. H. Jones, R. J. Mitchell & B. Zutter. 1995. Spatial distribution of roots in sweetgum and loblolly pine monocultures and relations with aboveground biomass and soil nutrients. Functional Ecology **9**: 689-699.

Mueller, C. B. & H. C. Godfray. 1999. Indirect interactions in aphid-parasitoid communities. Researches on Population Ecology **41**: 93-106.

Nachman, G. 1981. A simulation-model of spatial heterogeneity and non-random search in an insect host-parasitoid system. Journal of Animal Ecology **50**: 27-47.

Nadelhoffer, K. J. & B. Fry. 1994. Nitrogen isotope studies in forest ecosystems. Páginas 22-44 *en* Lajtha, K. & R. H. Milchener, editores. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Sciences. Blackwell, Londres, Reino Unido.

Nagelkerke, N. J. D. 1991. A note on general definition of the coefficient of determination. Biometrika **78**: 691-692.

Nathan, R., U. N. Safriel, I. Noy-Meir & G. Schiller. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. Journal of Ecology **87**:659-669.

Nathan, R., U. N. Safriel, I. Noy-Meir & G. Schiller. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. Ecology **81**:2156-2169.

Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in Mediterranean region. Vegetatio **9**: 199-206.

Nedjraoui, D. & J. Touffet. 1994. Influence des conditions stationnelles sur la production de´l Alfa (*Stipa tenacissima* L.). Ecologia Mediterranea **20**: 67-75.

Ne´eman, G. & I. Izhaki. 1996. Colonization in an abandoned East-Mediterranean vineyard. Journal of Vegetation Science **7**: 465-472.

Ne´eman, G. & I. Izhaki. 1998. Stability of pre- and post-fire spatial structure of pine trees in Aleppo pine forest. Ecography **21**: 535-542.

Ne´eman, G., H. Lahav & I. Izhaki. 1992. Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. Oecologia **91**: 365-370

Ne´eman, G. I. Meir & R. Ne´eman. 1993. Influence of pine ash on the germination and early growth of *Pinus halepensis* Mill. and *Cistus salviifolius* L. Water Science and Technology **27**: 525-532.

Nelson, J. F. & R. M. Chew. 1977. Factors affecting seed reserves in the soil of a Mojave Desert Ecosystem, Rock Valley, Nye County, Nevada. American Midland Naturalist **97**: 300-320.

Nelson, R. E. 1982. Carbonate and gypsum. Páginas 181-197 *en* A. L. Page, R. H. Miller & D. R. Keeney, editores. Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. Madison, Estados Unidos.

Nelson, R. E. & L. E. Sommers. 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. Páginas 539-580 *en* A. L. Page, R. H. Miller & D. R. Keeney, editores. Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. Madison, Estados Unidos.

Nelson, M. R., T. V. Orum, R. Jaime-García & A. Nadeem. 1999. Applications of geographic information systems and geostatistics in plant disease epidemiology and management. Plant Disease **83**: 308-319.

Niemela, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. Forest Ecology and Management **115**: 127-134.

Niering, W. A., R. H. Whittaker & C. H. Lowe. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. Science **142**: 15-23.

Nilsen L., T. Brossard & D. Joly. 1999. Mapping plant communities in a local Artic landscape applying a scanned infrared aerial photograph in a geographical information system. International Journal of Remote Sensing **20**: 463-480.

Nobel, P. S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert suculents. Oecologia **62**: 310-317.

Noitsakis B., K. M. Radoglou & P. G. Jarvis. 1991. Water relation and growth in two year old seedlings of *Medicago arborea* under short-time water stress. Phyton **31**: 111-120.

Norušis, M. J. 1997. SPSS Professional Statistics 7.5. SPSS Inc., Chicago, Estados Unidos.

Nykvist, N. 1983. Soil erosion. The Scientific Magazine of the Swedish Forestry Association. Nº 1/-83. 48 pp.

Oades, J. M. 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. Geoderma **56**: 377-400.

Odera, J. 1996. L'état de dégradation actuel des écosystèmes fragiles dans les zones sèches et le rôle de la foresterie dans la restauration, Note de secrétariat nº 1. Réunion Internationale d'experts sur la restauration des ecosystèmes forestiers dégradés. Portuguese Ministry of Agriculture, UNP/UNSO, IPF, CCD & RIOD. Lisboa, Portugal.

Ohlson M. & R. H. Okland. 1998. Spatial variation in rates fo carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog. Ecology **79**: 2745-2758.

Okin, G. S., B. Murray & W. H. Schlesinger. 2001. Degradation of sandy arid shrubland environments: Observations, process modelling, and management implications. Journal of Arid Environments **47**: 123-144.

Oliet, J. A., R. Planelles, M. López & F. Artero. 1997. Efecto de la fertilización en vivero sobre la supervivencia en plantación de *Pinus halepensis*. Cuadernos de la SECF **4**: 69-79.

Oliver, C. D. & B. C. Larson. 1996. Forest stand dynamics. John Willey & Sons, Londres, Reino Unido.

Oliver, M. A. & R. Webster. 1986. Semi-variograms for modelling the spatial pattern of landform and soil properties. Earth Surface Processes and Landforms **11**: 491-504.

Oliver, M. A. & R. Webster. 1987. The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. II. Spatial distribution. Journal of Soil Science **38**: 293-307.

Oliver, M. A. & R. Webster. 1991. How geostatistics can help you. Soil Use and Management **7**: 206-217.

Ortuño, F. 1990. El plan para la repoblación forestal de España del año 1939. Análisis y comentarios. Ecología Fuera de Serie **1**: 373-392.

Ovington, J. D. 1954. Studies of the development of woodland conditions under different trees. II. The forest floor. Journal of Ecology **42**: 71-80.

Owens M. K., R. B. Wallace & S. R. Archer. 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. Oikos **74**: 493-502.

Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe & E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis, and dynamics. Ecological Monographs **66**: 1-43.

Palmer, M. W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. Vegetatio **75**: 91-102.

Pan, D., A. Bouchard, P. Legendre, and G. Domon. 1998. Influence of edaphic factors on the spatial structure of inland halophytic communities: A case study in China. Journal of Vegetation Science **9**: 797-804.

Pannatier, Y. 1997. Variowin Software for Spatial Data Analysis in 2D. Springer Verlag, Nueva York, Estados Unidos.

Parker, V. T. & V. R. Kelly. 1989. Seed banks in california chaparral and other mediterranean climate shrublands. Páginas 231-257 *en* Leck, M. A., V. T. Parker & R. L. Simpson, editores. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.

Parker, W. C., S. R. Watson & D. W. Cairns. 1997. The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). Forest Ecology and Management **92**: 19-28.

Parsons, A. J., A. D. Abrahams & J. R. Simanton. 1992. Microtopography and soil-surface materials on semi-arid piedemont hillslopes, southern Arizona. Journal of Arid Environments **22**: 107-115.

Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth & I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. Ecology **78**: 953-958.

Paruelo, J. M. & W. K. Lauenroth. 1995. Regional patterns of normalized difference vegetation index in North American shrublands and grasslands. Ecology **76**: 1888-1898.

Pastor, J., B. Dewey, R. Moen, D. J. Mladenoff, M. White & Y. Cohen. 1998. Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA. Ecological Applications **8**: 411-424.

Paul, E. A. & H. P. Collins. 1997. The characteristics of soil organic matter relative to nutrient cycling. Páginas 181-197 *en* R. Lal, W. H. Blum, C. Valentine and B. A. Stewart, editors. Methods for Assessment of Soil Degratation. CRC Press, Boca Ratón, Florida, Estados Unidos.

Payn, T.W., R. B. Hill, B. K. Höck, M. F. Skineer, A. J. Thorn & W. C. Rijkse. 1999. Potential for the use of GIS and spatial analysis techniques as tools for monitoring changes in forest productivity and nutrition, a New Zealand example. Forest Ecology and Management **122**: 187-196.

Pebesma, E. J., and C. G. Wesseling. 1998. Gstat: a program for geostatistical modelling, prediction and simulation. Computers and Geosciences **24**: 17-31.

Pecháčková, S., H. J. During, V. Rydlová & T. Herben. 1999. Species-specific spatial pattern of below-ground plant parts in a montane grassland community. Journal of Ecology **87**: 569-582.

Peiró, V. 1998. Gestión de recursos biológicos. Universidad de Alicante, Alicante.

Pelletier, B., J. W. Fyles & P. Dutilleul. 1999. Tree species control and spatial structure of forest floor properties in mixed-species stand. Ecoscience **6**: 79-91.

Peltier, A., J. F. Ponge, R. Jordana & A. Arino. 2001. Humus forms in Mediterranean scrublands with aleppo pine. Soil Science Society of America Journal **65**: 884-896.

Peñuelas, J. L., I. Filella & J. Terradas. 1999. Variability of plant nitrogen and water use in a 100-m transect of a subdesertic depression of the Ebro Valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. Acta Oecologica **20**: 119-123.

Peñuelas, J. L., I. Filella, F. Lloret, J. Piñol & D. Siscart. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. Biologia Plantarum **43**: 47-53.

Pérez Cueva, J. A. 1994. Atlas climático de la Comunidad Valenciana. Conselleria de Obras Públicas, Urbanismo y Transportes, Valencia.

Pérez Trejo, F. 1994. Desertification and land degradation in the European Mediterranean. European Commission, DG XII, Brussels, Belgium.

Perry, D. A. 1994. Forest ecosystems. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, Estados Unidos.

Perry, D.A., R. Molina & M. P. Amaranthus. 1987. Mycorrhizae, mycorrrhizospheres and reforestation: current knoledge and research needs. Canadian Journal of Forest Research **17**: 929-940.

Perry, J. N. 1995a. Spatial analysis by distance index. Journal of Animal Ecology **64**: 303-314.

Perry, J. N. 1995b. Spatial aspects of animal and plant distribution in patchy farmland habitats. Páginas 95-102 *en* Glen, D. M., Greaves, M. P. & Anderson, H. M., editores. Ecology and Integrated Farming Systems. John Wiley & Sons Ltd, Bristol, Reino Unido.

Perry, J. N. 1997. Spatial association for counts of two species. *En* Powell, W., editor. Arthropod natural enemies in arable land III. The individual, the population and the community. Acta Jutlandica **72**: 149-169.

Perry, J. N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. Ecology **79**: 1008-1017.

Perry, J.N. & P. Dixon. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. Ecoscience **9**: 133-141.

Perry, J. N. & M. A. Hewitt. 1991. New index of aggregation for animal counts. Biometrics **47**: 1505-1518.

Perry, J. N., E. D. Bell, R. H. Smith & I. P. Woiwod. 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. Aspects of Applied Biology **46**: 95-102.

Perry, J. N., L. Winder, J. M. Holland & R. D. Alston. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. Ecology Letters **2**: 106-113.

Phillips, F. J. 1909. A study on pinyon pine. Botanical Gazette **48**: 216-233.

Pickett, S. T. A., M. Cadenasso & S. Bartha. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. Applied Vegetation Science **4**: 41-52.

Pielou, E.C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbor relationships. Journal of Ecology **49**: 255-269.

Pigott, C. D. 1982. Survival of mycorrhizas formed by *Cenococcum geophilum* in dry soils. New Phytologist **92**: 513-517.

Pinel, A. B., T. Niyonsenga & P. Legendre. 1995. Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. Ecoscience **2**: 1-19.

Poesen, J. & H. Lavee. 1994. Rock fragments in top soils: significance and processes. Catena **23**: 1-28.

Poorter, H. & E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Páginas 82-121 *en* F. Pugnaire & F. Valladares, editores.

Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker Inc., Nueva York, Estados Unidos.

Porta, J., M. López-Acevedo & C. Roquero. 1994. Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.

Prasse, R. & R. Bornkamm. 2000. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. Plant Ecology **150**: 65-75.

Pregitzer, K. S., R. L. Hendrick & R. Fogel. 1993. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. New Phytologist **125**: 575-580.

Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling & B. P. Flannery. 1992. Numerical Recipes in C, second edition. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Preston, D. A. 1996. Harvesting effects on the hydrology of wet pine flats. M. S. Thesis, Virginia Tech, Blacksburg, Virginia, Estados Unidos.

Pringle, C. M. 1990. Nutrient spatial heterogeneity. Effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. Ecology **71**: 905-920.

Proctor, M.C.F., Z. Nasy, Z. Csintalan, Z. & Z. Takács. 1998. Water-content components in bryophytes: Analysis of pressure-volume relationships. *Journal of Experimental Botany* **49**: 1845-1954.

Pugnaire, F. I., C. Armas & R. Tirado 2001. Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos. Páginas 213-236 *en* Zamora, R. & F. I. Pugnaire, editores. Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional. Consejo Superior de Investigaciones Científicas y Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada.

Pugnaire, F. I., P. Haase, J. Puigdefábregas, M. Cueto, S. C. Clark & L. D. Incoll. 1996a. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shurb, *Retama sphaerocarpa*, in a semiarid environment in south-east Spain. Oikos **76**: 455-464.

Pugnaire, F. I., P. Haase & J. Puigdefábregas. 1996b. Facilitation between higher plants species in a semiarid environment. Ecology **75**: 1420-1426.

Pugnaire, F. I., P. Haase, L. D. Incoll & S. C. Clark. 1996c. Response of the tussock grass Stipa tenacissima to watering in a semi-arid environment. Functional Ecology **10**: 265-274.

Pugnaire, F. & R. Lázaro. 2000. Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: The effect of shrub age and rainfall. Annals of Botany **86**:807-813.

Pugnaire, F. I. & M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. Oikos **93**: 42-49.

Puigdefabregas, J. 1995. Desertification: Stress beyond resilience, exploring a unifying process structure. Ambio **24**: 311-313.

Puigdefábregas, J. 1996. El papel de la vegetación en la conservación del suelo en ambientes semiáridos. Páginas 79-87 en T. Lasanta & J. M. García-Ruiz, editores. Erosión y recuperación de tierras en áreas marginales. Geoforma Ediciones, Logroño.

Puigdefábregas, J. & G. Sánchez. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semiarid slopes. Páginas 1027-1060 *en* M. G. Anderson & S. M. Brooks, editores. Advances in hillslope processes, Volume 2. John Willey & Sons, Londres, Reino Unido.

Puigdefábregas, J. & T. Mendizábal. 1998. Perspectives on desertification: western Mediterranean. Journal of Arid Environments **39**: 209-224.

Puigdefábregas, J., A. Solé-Benet, L. Gutiérrez, G. Del Barrio & M. Boer. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast Spain. Earth Science Reviews **48**:39-70.

Quereda J. & E. Montón. 1997. Temporales de levante en la fachada mediterránea española: ¿sucesos imprevisibles? Investigaciones Geográficas **18**: 5-17.

Querejeta, J. I, A. Roldán, J. Albaladejo & V. Castillo. 1998. The role of mycorrhizae, site preparation, and organic amendment in the afforestation of a semi-arid Mediterranean site with *Pinus halepensis*. Forest Science **44**: 203-211.

Quézel, P., 2000. Taxonomy and biogeography of Mediterranean pines (*Pinus halepensis* and *P. brutia*). Páginas 1-12 *en* G. Ne´eman & L. Trabaud, editores. Ecology, Biogeography and Management of *Pinus halepensis* and *P. brutia* Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin, Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.

Quézel, P. & M. Barbéro. 1992. Le pin d`Alep et les espèces voisines: rèpartition et carctères ècologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. Forêt Méditerranéenne **13**: 158-170.

Raffaele, E. & T. T. Veblen. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. Journal of Vegetation Science **9**: 693-698.

Rambal, S. 1984. Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. Oecologia **62**: 18-25.

Real Academia Española. 1994. Diccionario de la lengua española, 21ª edición. Espasa Calpe, Madrid.

Rees, M., P. J. Grubb & D. Kelly. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial

heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. American Naturalist **147**: 1-32.

Rees, M., M. Mangel, L. Turnbull, A. Sheppard & D. Briese. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 237-266 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Reichenberger, G. & D. A. Pyke. 1990. Impact of early root competition of fitness components of four semiarid species. Oecologia **85**:159-166.

Renshaw, E. 1997. Spectral techniques in spatial analysis. Forest Ecology and Management **94**: 165-174.

Requena, N., P. Jeffries & J.M. Barea. 1996. Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semi-arid ecosystem. Applied and Environmental Microbiology **62**: 842-847.

Retana, J., J. M. Espelta, M. Gracia & M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas 89-103 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia & J. Bellot, editores. Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.

Rey Benayas, J.M. 1998. Drought and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural land. Annales des Sciences Forèstieres **55**: 801-807.

Reynolds, J. F. 2001. Desertification. Páginas 61-78 *en* S. Levin, editor. Encyclopedia of Biodiversity, Volume 2. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.

Reynolds, J. F., R. J. Fernández & P. D. Kemp. 2000 Drylands and global change: rainfall variability and sustainable rangeland production. Páginas 73-86 *en* K. N. Watanabe & A. Komanine, editores. Challenge of Plant and Agricultural Sciences to the Crisis of Biosphere on the Earth in the 21st Century. Landes Biosciences, Georgetown, Estados Unidos.

Reynolds J. F., R. A. Virginia, P. R. Kemp, A. G. de Soyza & D. C. Tremmel. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. Ecological Monographs **69**: 69-106.

Reynolds, H. L. 1999. Plant interactions: competition. Páginas 649-676 *en* F. I. Pugnaire and F. Valladares, editors. Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc., Nueva York, Estados Unidos.

Richards, J. H. & Caldwell, M. M. 1987. Hydraulic lift: substantion nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. Oecologia **73**: 486-489.

Richardson, D.M. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. Páginas 450-474 *en* D. M. Richardson, editor. Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Ridenour, W.M. & R. M. Callaway. 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. Oecologia, **126**: 444-450.

Rietkerk, M., J. Van De Koppel, L. Kumar & F. van langevelde. 2002. The ecology of scale. Ecological Modelling **149**:1-4.

Ritchie, M. E. & D. Tilman. 1993. Predictions of species interactions from consumer-resource theory: Experimental tests with grasshoppers and plants. Oecologia **94**: 516-527.

Rivas Martínez, S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Rivas Martínez, S. 1996. Geobotánica y bioclimatología. Discurso del acto de investidura de Doctor *Honoris Causa*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Granada.

Rivera, D. & C. Obón. 1991. La guía de incafo de las plantas útiles y venenosas de la Península Ibérica y Baleares (excluidas medicinales). Editorial Incafo, Madrid.

Roberts, C. & J. A. Jones. 2000. Soil patchiness in juniper-sagebrush-grass communities of central Oregon. Plant and Soil **223**:45-61.

Robertson, G. P., and K. L. Gross. 1994. Assesing the Heterogeneity of Belowground Resources: Quantifying Pattern and Scale. Pages 237-253 *in* M. M. Caldwell and R. W. Pearcy, editors. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.

Robertson, G. P. & D. W. Freckman. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. Ecology **76**: 1425-1432.

Robinson, D. 1994. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. New Phytologist **127**:635-674.

Rojo, L. 2000. Managing desertification in a national context. Páginas 240-248 *en* G. Enne, Ch. Zanolla and D. Peter, editors. Desertification in Europe: mitigation strategies, land use planning. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Roldán, A. & J. Albaladejo. 1994 Effect of mycorrhizal inoculation and soil restoration on the growth of *Pinus halepensis* seedling in a semiarid soil. Biology and Fertility of Soils, **18**: 143-149.

Roldán, A., F. García-Orenes & J. Albaladejo. 1994. Microbial populations in the rhizosphere of *Brachypodium retusum* and their relationship with stable aggregates in a semiarid soil

of Southeastern Spain. Arid Soil Research and Rehabilitation **8**: 105-114.

Roldán, A., I. Querejeta, J. Albaladejo & V. Castillo. 1996a. Growth response of *Pinus halepensis* to inoculation with *Pisolithus arhizus* in a terraced rangeland amended with urban refuse. Plant and Soil **179**:35-43.

Roldán, A., I. Querejeta, J. Albaladejo & V. Castillo. 1996b. Survival and growth of *Pinus halepensis* Miller seedlings in a semi-arid environment after forest soil transfer, terracing and organic amendments. Annales des Sciences Forestieres **53**: 1099-1112.

Romanyà, J., J. Cortina, P. Falloon, K. Coleman & P. Smith. 2000. Modelling changes in soil organic matter after planting fast-growing *Pinus radiata* on Mediterranean agricultural soils. European Journal of Soil Science **51**: 627-641.

Romero, A. E., J. Ryder, J. T. Fisher & J. G. Mexal. 1986. Root system modification of container stock for arid land plantings. Forest Ecology and Management **16**: 281-290.

Romero, A. E. & J. M. Avila. 2000. Landscape heterogeneity in relation to variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem. Implications for conservation. Biodiversity and Conservation **9**: 985-1005.

Ross, G. J. S. 1987. Maximum likelihood program. Numerical Algorithms Group, Oxford, Reino Unido.

Rossi, J. P., P. Lavelle & A. Albrecht. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. Soil Biology & Biochemistry **29**: 485-488.

Rossi, R. E., D. J. Mulla, A. G. Journel & E. H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. Ecological Monographs **62**: 277-314.

Rostagno, C. M., H. F. Del Valle & L. Videla. 1991. The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. Journal of Arid Environments **20**: 179-188.

Rothwell, F. M., E. Hacskaylo & D. Fisher. 1983. Ecto and endomycorrhizal fungus associations with *Quercus imbricaria* L. Plant and Soil **71**: 309-312.

Rubio, A., & A. Escudero. 2000. Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environments. Plant and Soil **220**: 139-150.

Rubio, E., A. Vilagrosa, J. Cortina, & J. Bellot. 2001. Modificaciones morfofisiológicas en plantones de *P. lentiscus* y *Q. rotundifolia* como consecuancia del endurecimiento hídrico en vivero. Efectos sobre supervivencia y crecimiento en campo. Páginas 527-532 *en* Actas

III Congreso Forestal Español. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Granada.

Ruiz De la Torre, A. 1993. Mapa forestal de España, E 1: 20000. Alicante. Hoja 8-9. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid, Spain.

Rustad, L. E., J. L. Campbell, G. M. Marion, R. J. Norby, M. J. Mitchell, A. E. Hartley, J. H. C. Cornelissen, J. Gurevitch & NEWS GCTE. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. Oecologia **126**: 543-562.

Ryel, R. J., M. M. Caldwell & J. H. Manwaring, 1996. Temporal dynamics of soil spatial heterogeneity in sagebrush-wheatgrass steppe during a growing season. Plant and Soil **184**: 299-306.

Sáenz, C. 1984. ¿Por qué arden nuestros bosques?. Quercus **15**: 48.

Saetre, P. 1999. Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce-birch stand. Ecography **22**: 183-192.

Saetre, P. & E. Baath. 2000. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. Soil Biology & Biochemistry **32**: 909-917.

Samra, J. S., H. S. Gill & V. K. Bhatia. 1989. Spatial stochastic modelling of growth and forest resource evaluation. Forest Science **35**: 663-676.

Sanchís, E., director. 1990. Guía de la Naturaleza de la Comunidad Valenciana, Vol. I . Editorial Prensa Alicantina. Alicante

Sánchez, G. 1995. Arquitectura y dinámica de las matas de esparto (*Stipa tenacissima* L.), efectos en el medio e interacciones con la erosion. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Sánchez, G. & J. Puigdefábregas. 1994. Interactions of plant growth and sediment movement on slopes in a semi-arid environment. Geomorphology **9**: 243-260.

Sánchez, J. R. 1997. Estimación de las pérdidas erosivas inducidas por las técnicas de preparación del suelo previa a la reforestación en el sur de la Comunidad Valenciana. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.

Sass, L., Z. Csintalan, Z. Tuba, & I. Vass. 1996. Thermoluminiscence studies on the function of the photosystem II in the desiccation tolerant lichen *Cladonia convoluta*. Photosynthesis Research **48**: 205-212.

Schlesinger, W. H., A. D. Abrahams, A. J. Parsons & J. Wainwright. 1999. Nutrient losses in runoff from grassland and shrubland habitats in Southern New Mexico: I. rainfall simulation experiments. Biogeochemistry **45**: 21-34

Schlesinger, W. H. & D. S. Gill. 1978. Demographic studies of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*, in the Santa Ynez Mountains, California. Ecology **59**: 1256-1263.

Schlesinger, W. H. & A. M. Pilmanis. 1998. Plant-soil interactions in desert. Biogeochemistry **42**: 169-187.

Schlesinger, W. H., J. A. Raikes, A. E. Hartley & A. F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. Ecology **77**: 364-374.

Schlesinger, W. H., J. F. Reynolds, G. L. Cunningham, L. F. Huenneke, W. M. Jarrell, R. A. Virgina & W. G. Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. Science **247**: 1043-1048.

Schlesinger, W. H., T. J. Ward & J. Anderson. 2000. Nutrient losses in runoff from grassland and shrubland habitats in southern New Mexico: II. Field plots. Biogeochemistry **49**:69-86.

Schmida, A. & R. H. Whittaker. 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities in southern california. Ecology **62**: 234-251

Schneider, D. C. 1994. Quantitative ecology – Spatial and temporal scaling. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.

Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. American Scientist **70**: 586-595.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist **122**: 240-285.

Scholes, M. C. 1998. Effects of pines on soil properties and processes. Páginas 341-353 *en* D. M. Richardson, editor. Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Scholes, R. J. & S. R. Archer 1997 Tree-grass interactions in Savannas. Annual Review of Ecology and Systematics **28**:517-544.

Schowalter, T. D. 1988. Forest pest management: a synopsis. Northwest Environmental Journal **4**: 313-318.

Schueller, J. K. 1992. A review and integrating analysis of spatially-variable control of crop production. Fertilizer Research **33**: 1-34.

Scott, N. A., K. R. Tate, R. J. Ford, D. J. Giltrap & C. T. Smith. 1999. Soil carbon storage in plantation forests and pastures: Land-use change implications. Tellus Series B Chemical and Physical Meteorology **51**: 326-335.

Sedjo, R. A. 1999. The potential of high-yield plantation forestry for meeting timber needs: Recent performance, future potentials, and environmental implications. New Forests **17**: 339-359.

Seghieri, J., S. Galle, J. L. Rajot & M. Ehrmann. 1997. Relationships between soil moisture and growth of herbaceous plants in a natural vegetation mosaic in Niger. Journal of Arid Environments **36**: 87-102.

Seghieri, J. & S. Galle. 1999. Run-on contribution to a Sahelian two-phase mosaic system: Soil water regime and vegetation life cycles. Acta Oecologica **20**:209-217.

Serrada, R. 1990. Consideraciones sobre el impacto de la repoblación forestal en el suelo. Ecología Fuera de Serie **1**: 453-462.

Serrada, R. (coord.). 1997. Actas de la reunión de Madrid sobre causas de las marras. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, número 4. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Madrid, Spain.

Shachak, M., M. Sachs & I. Moshe. 1998. Ecosystem management of desertied shrublands in Israel. Ecosystems **1**: 475-483.

Sharratt, B. S. 1997. Thermal conductivity and water retention of a black spruce forest floor. Soil Science **162**: 576-582.

Shearer, G. & D. Kohl, 1986. N_2 fixation in field settings, estimations based on natural ^{15}N abundance. Australian Journal of Plant Physiology **13**: 699-757.

Shipley, B. D. & P. A. Keddy. 1987. The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. Vegetatio **69**: 47-55.

Silvertown, J. & J. B. Wilson. 1994. Community structure in a desert perennial community. Ecology **75**: 409-417.

Simanton, J. R., K. G. Renard, C. M. Christiansen & L. J. Lane. 1994. Spatial distribution of surface rock fragments along catenas in semiarid Arizona and Nevada, USA. Catena 23: 29-42.

Smith, J. L. J. J. Halvorson & H. Bolton. 1994. Spatial relationships of soil microbial biomass and C and N mineralization in a semi-arid shrub-steppe ecosystem. Soil Biology & Biochemistry **26**: 1151-1159.

Smith, M. W., M. H. Smith & R. K. Chesser. 1983. Biochemical genetics of mosquitofish, 1. Environmental correlates, and temporal and spatial heterogeneity of allele frequencies within a river drainage. Copeia **1**: 182-193.

Soil Survey Staff. 1994. Keys to Soil Taxonomy, Sixth edition. USDA Soil Conservation Service, Pocahontas Press, Estados Unidos.

Steen E. 1999. Sustainable Development in Dry Climates: The Mediterranean Area. Ambio **28**: 367-371.

Stein, A. J. Brouwer & J. Bouma. 1997 Methods for comparing spatial variability patterns of millet yield and soil data. Soil Science Society of America Journal **61**: 861-870.

Stein, A., J. Riley & N. Halberg. 2001. Issues of scale for environmental indicators. Agriculture, Ecosystems and Environment **87**: 212-232.

Stewart, A. J. A., E. A. John & M. J. Hutchings. 2000. The world is heterogeneus: ecological consequences of living in a patchy environment. Páginas 1-8 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Suárez, F., H. Sáinz, T. Santos & F. González Bernaldez. 1991. Las Estepas Ibéricas. Ministerio de Obras Públicas y Transportes, Madrid.

Takahashi, K. 1997 Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey. Journal of Vegetation Science **8**: 529-536.

Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. Editorial Omega, Barcelona.

Thiéry, J. M., J. H. d´Herbes & C. Valentin. 1995. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. Journal of Ecology **83**: 497-507.

Thornes, J., 1990. The interaction of erosional and vegetation dynamics in land degradation: spatial outcomes. Páginas 41-54 *en* J. Thornes, editor. Vegetation and erosion, Wiley, Nueva York, Estados Unidos.

Tielborger K. & R. Kadmon. 1997. Relationships between shrubs and annual communitites in a sandy desert ecosystem: a three-year study. Plant Ecology **130**: 191-201.

Tielbörger, K. & R. Kadmon. 2000a. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. Ecology **81**:1544-1553.

Tielbörger, K. & R. Kadmon. 2000b. Indirect effects in a desert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies? Plant Ecology **150**:53-63.

Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princenton University Press. Princenton, New Jersey, Estados Unidos.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology **75**: 2-16.

Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. Ecology **77**: 350-363.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology **80**: 1455-1474.

Tilman, D. & J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature **367**: 363-365.

Tomaselli, R. 1981. Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to mediterranean climates. Páginas 95-106 *en* F. di Castri, D. W. Goodall & R. Specht, editores. Ecosystems of the world, vol 11. Mediterranean-type shrublands. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.

Tongway, D. J. 1995. Monitoring soil productive potential. Environmental Monitoring and Assessment **37**: 303–318.

Tongway, D. & N. Hindley. 1994. Reading the landscape. A training vourse in monitoring rangelands by landscape function analysis. CSIRO Div. of Wildlife and Ecology. Canberra, Australia.

Tongway, D. & N. Hindley. 1995. Assessment of soil condition of tropical grasslands. CSIRO Div. of Wildlife and Ecology. Canberra, Australia.

Tongway, D. J. & J. A. Ludwig. 1994. Small-scale resource heterogeneity in semi-arid landscapes. Pacific Conservation Biology **1**: 201-208.

Tongway, D. J. & J. A. Ludwig. 1996. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches. Restoration Ecology **4**: 388-397.

Topp, G. C., J. L. Davis & A. P. Annan. 1980. Electromagnetic detection of soil moisture: measurement in coaxial transmission lines. Water Resources Research **16**: 574-582.

Topp, G. C. & J. L. Davis. 1985. Measurement of soil water content using time-domain reflectometry (TDR): a field evaluation. Soil Science Society of America Journal **49**: 19-24.

Trabaud, L. 1991. Fire regimes and phytomass growth dynamics in a *Quercus coccifera* garrigue. Journal of Vegetation Science **2**: 307-314.

Trabaud, L. 1994. Postfire plant community dynamics in the Mediterranean Basin. Páginas 1-15 *en* J. M. Moreno & W. M. Oechel, editores. The role of fire in Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.

Trangmar B. B., R. S. Yost & G. Uehara. 1985. Application of geostatistics to spatial studies of soil propierties. Advances in Agronomy **38**: 45-94.

Truman, C. C., H. F. Perkins, I. E. Asmussen & H. D. Allison. 1988. Using ground-penetrating radar to investigate variability in selected soil properties. Journal of Soil and Water Conservation **43**: 341–345.

Tuba, Z., Z. Csintalan & M.C.F. Proctor. 1996. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis*, ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit

and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO_2 concentration. New Phytologist **133**: 353-361.

Turecheck, W. W. & L. V. Madden. 1999. Spatial pattern of strawberry leaf blight in perennial production systems. Phytopathology **89**: 421-433.

Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. Botanical Gazette **127**: 95-102.

Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Usher, M. B., R. G. Booth & K. E. Sparks. 1982. A review of progress in understanding the organisation of communities of soil arthropods. Pedobiologia **23**: 126-144.

Valdecantos, A. 2001. Aplicación de fertilizantes orgánicos e inorgánicos en la repoblación de zonas forestales degradadas de la Comunidad Valenciana. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.

Valdenegro, M., J. M. Barea & R. Azcon. 2001. Influence of arbuscular-mycorrhizal fungi, Rhizobium meliloti strains and PGPR inoculation on the growth of *Medicago arborea* used as model legume for re-vegetation and biological reactivation in a semi-arid mediterranean area. Plant Growth Regulation **34**: 233-240.

Valdés, A. & J. M. Herranz. 1989. Matorrales de la provincia de Albacete: espartales, romerales y tomillares. Instituto de Estudios Albacetenses. Excma. Diputación de Albacete.

Valentin, C. & A. Casenave. 1992. Infiltration into sealed soils as influenced by gravel cover. Soil Science Society of America Journal **56**: 1167-1673.

Valentin, C. 1994. Surface sealing as affected by various rock fragment covers in West Africa. Catena **23**: 87-98.

Valentin, C., J. M. d´Herbès & J. Poesen. 1999. Soil and water components of banded vegetation patterns. Catena **37**: 1-24.

Valiente-Banuet, A. & E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetezo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology **79**: 961-971.

Valladares, F. & R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. Plant, Cell and Environment **20**: 25-36.

Vallejo, V. R., J. Cortina, A. Vilagrosa, J. P. Seva & J. A. Alloza. Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal. *En* J. M. Rey Benayas,

editor. Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos. Posibilidades y Limitaciones (en prensa).

Vallejo, V. R., I. Serrasolses, J. Cortina, J. P. Seva, A. Valdecantos & A. Vilagrosa. 2000a. Restoration strategies and actions in Mediterranean degraded lands. Páginas 221-233 *en* G. Enne, Ch. Zanolla and D. Peter, editores. Desertification in Europe: mitigation strategies, land use planning. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Vallejo, V. R., S. Bautista & J. Cortina. 2000b. Restoration for soil protection after disturbances. Páginas 301-344 *en* L. Trabaud, editor. Life and Ecosystems in the Mediterranean, WIT Press, Southampton, Reino Unido.

Van Berghen, J. W., H. J. B. Mettinier Meyer, J. Senink & J. M. Verstraten. 1986. Studies on soil organic profiles. II. Succession of organic matter profiles in the Mulshorsterzand. Paginas 85-93 *en* J. Fanta, editor. Forest dynamics research in Western and Central Europe. Pudoc Wageningen Press, Wageningen, Holanda.

Van den Driessche, R. 1991. Influence of container nursery regimes on drought resistance of seedlings following planting. II. Stomatal conductance, specific leaf area, and root growth capacity. Canadian Journal of Forest Research **21**: 566-572.

Van Groeningen, J. W. 1999. Constrained optimisation of spatial sampling. A geostatistical approach. ITC Publication Series. Enschede, Holanda.

Varios autores. 1995a. Segundo Inventario Forestal Nacional. Alicante. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

Varios autores. 1995b. Catálogo de suelos de la Comunidad Valenciana. Generalitat Valenciana, Consellería de Agricultura, Pesca y Alimentación. Valencia.

Veech, J. A. 2000. Predator-mediated interactions among the seeds of desert plants. Oecologia **124**: 402-407.

Vélez, R. 1986. Fire prevention in Aleppo pine forests. Options Mediterranéennes **1**: 167-178.

Vélez, R. 1990. Algunas observaciones para una selvicultura de incendios forestales. Ecología Fuera de Serie **1**: 561-571.

Ver Hoef, J. M., D. C. Glenn-Lewin & M. J. A. Werger. 1989. Relationship between horizontal pattern and vertical structure in a chalk grassland. Vegetatio **83**: 147-155.

Vicedo, M. A. & A. De la Torre. 1997. La Sierra de Crevillente: flora y vegetación. Instituto de Cultura Juan Gil Albert y Generalitat Valenciana. Alicante.

Vilagrosa, A. 2002. Estrategias de resistencia al déficit hídrico en *Pistacia lentiscus* L. y *Quercus coccifera* L. Implicaciones en la repoblación forestal. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante.

Vilagrosa, A., R. N. Caturla, N. Hernández, J. Cortina, J. Bellot & V. R. Vallejo. 2001. Reforestación en ambiente semiárido del sureste peninsular. Resultados de las investigaciones desarrolladas para optimizar la supervivencia y el crecimiento de especies autóctonas. Páginas 213-219 *en* Actas III Congreso Forestal Español, Tomo II. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Granada.

Vilagrosa, A., J. P. Seva, A. Valdecantos, J. Cortina, J. A. Alloza, I. Serrasolsas, V. Diego, M. Abril, A. Ferran, J. Bellot & V. R. Vallejo. 1997. Plantaciones para la restauración forestal en la Comunidad Valenciana. Páginas 435-546 *en* V. R. Vallejo, editor. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo y Generalitat Valenciana, Valencia.

Vilagrosa, A., J. Cortina, E. Gil & J. Bellot. Suitability of drought precondioning techniques in Mediterranean land restoration. Restoration Ecology (en prensa).

Villar, S. P., L. Ocana, J. Peñuelas & I. Carrasco. 1999. Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. Annals of Forest Science **56**: 459-465.

Virginia, R. A. & W. M. Jarrell. 1983. Soil properties in a mesquite-dominated Sonora Desert ecosystem. Soil Science Society of America Journal **47**: 138-144.

Vitousek, P. M. & L. M. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation and ecosystem effects. Ecological Monographs **59**: 247-265.

Vogt, K. A., D. J. Vogt, H. Asbjornsen & R. A. Dahlgren. 1995. Roots, nutrients and their relationships to spatial patterns. Plant and Soil **168/169**: 113-123.

Von Hardenberg, J., E. Meron, M. Shachak & Y. Zarmi. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. Physical Review Letters **87**: 198101-1-198101-4.

Wainwright, J., A. J. Parsons & A. D. Abrahams. 1999. Rainfall energy under creosotebush. Journal of Arid Environments **43**: 111-120.

Wallinga, J., R. M. W. Groeneveld & L. A. P. Lotz. 1998. Measures that describe weed spatial patterns at different levels of resolution and their applications for patch spraying of weeds. Weed Research **38**: 351-359.

Walker, B., A. Kinzing & J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and

ecosystem function:The nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems **2**: 95-113.

Walker, L. R. & F. S. Chapin III. 1986. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan foodplain. Ecology **67**: 1508-1523.

Walker, L. R., D. B. Thompson & F. H. Landau. 2001. Experimental manipulations of fertile islands and nurse plant effects in the Mojave Desert, USA. Western North American Naturalist **61**: 25-35.

Ward, R. C. & M. Robinson. 1990. Principles of Hydrology, 3rd Edition. McGraw-Hill, Maidenhead, Reino Unido.

Watson, G. W., K. G. Von der Heide-Spavka & V. K. Howe. 1990. Ecological significance of endo/ectomycorrhiza in the oak sub-genus *Erythrobalanus.* Arboriculture Journal **14**: 107-116.

Watt, A. S. 1947. Pattern and process in plant community. Journal of Ecology **12**: 1-22.

Webb, S. L. & M. F. Wilson. 1985. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. Oecologia **67**: 150-153.

Webster, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. Advances in Soil Science **3**: 1-70.

Webster, R. 2000. Is soil variation random?. Geoderma **97**: 149-163.

Webster, R. 2001. Statistics to support soil research and their presentation. European Journal of Soil Science **52**: 331-340.

Webster, R., O. Atteia & J. P. Dubois. 1994. Coregionalization of trace metals in the soil in the Swiss Jura. European Journal of Soil Science **45**: 205-218.

Webster, R. & B. Boag. 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. Journal of Soil Science **43**: 583-595.

Webster, R. & M. A. Oliver. 1990. Statistical methods for land resource survey. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

Webster, R. & M. A. Oliver. 1992. Sample adequately to estimate variograms of soil properties. Journal of Soil Science **43**: 177-192.

Weider, L. J. 1989. Spatial heterogeneity and clonal structure in artic populations of apomictic daphnia. Ecology **70**: 1405-1413.

Weltzin, J. F. & M. B. Coughenhour. 1990. Savanna tree influence on understorey vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. Journal of Vegetation Science **1**: 325-332.

Weltzin, J. F. & G. R. Mcpherson. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. Ecological Monographs **69**: 513-534.

Went, F. W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern California deserts. Bulletin of the Torrey Botanical Club **69**: 100-114.

Werner, C., O. Correia & W. Beyschland. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. Acta Oecologica **20**: 15-23.

West, N.E. 1989 Spatial pattern-functional interactions in shrub-dominated plant communities. Páginas 283-305 *en* C. M. McKell, editor. The biology and utilization of shrubs. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.

West, N. E. 1990. Structure and function of mycrophytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. Advances in Ecological Research **20**: 179-223.

Whisenant, S. G. 1995a. Landscape dynamics and arid land restoration. Páginas 26-34 *en* B. A. Roundy, E, D. McArthur, J. S. Haley and D. K. Mann, compilers. Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Odgen, Estados Unidos.

Whisenant, S. G. 1995b. Initiating autogenic restoration on degraded arid lands. Páginas 597-598 *en* N. E. West, editor. Rangelands in a sustainable biosphere. SRM Publishers, Utah, Estados Unidos.

Whisenant, S. G. 1999. Repairing Damaged Wildlands. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Whisenant, S. G., T. L. Thurow & S. J. Maranz. 1995. Initiating autogenic restoration on shallow semiarid sites. Restoration Ecology **3**: 61-67.

Whitford, P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation with succession and clonal growth. Ecology **30**: 199-208.

Whitford, W. G., R. Nielson. & A. De Soyza. 2001. Establishment and effects of establishment of creosotebush, *Larrea tridentata*, on a Chihuahuan Desert watershed. Journal of Arid Environments **47**: 1-10.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scale in ecology. Functional Ecology **3**: 385-97.

Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 9-32 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Wiens, J. A. & B. T. Milne. 1989. Scaling of "landscapes" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle´s perspective. Landscape Ecology **3**: 87-96.

Williams, D. W. & A. M. Liebhold. 1995. Herbivorous insects and global change: potential changes in the spatial distribution of forest defoliator outbreaks. Journal of Biogeography **22**: 665-671.

Wilson, S. D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. Páginas 53-70 *en* Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Stewart (editores), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Wilson, S. D. & P. A. Keddy. 1986. Measuring diffuse competition along an environmenta gradient: results from a shoreline plant community. American Naturalist **127**: 862-869.

Wilson, T. B. & E. T. F. Witkowski. 1998 Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. Journal of Arid Environments **37**: 541-550.

Wilson J. B., H. Gitay, J. B. Steel & W. M. King. 1998. Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. Journal of Vegetation Science **9**: 213-220.

Winder, L., J. N. Perry & J. M. Holland. 1999. The spatial and temporal distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat. Entomologia Experimentalis et Applicata **93**: 275-288.

Winder, L., C. Alexander, J. M. Holland, C. Woolley & J. N. Perry. 2001. Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. Ecology Letters **4**: 568-576.

Winkel, J. K., J. C. Medrano, C. Stanley & M. D. Walo. 1995. Effects of gravel mulch on emergence of galleta grass seedlings. Páginas 130-134 *en* B. A. Roundy, E, D. McArthur, J. S. Haley and D. K. Mann, compilers. Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Odgen, Estados Unidos.

Wolters, V. & M. Schaeffer. 1991. Effects of burrowing by the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) on beech litter decomposition in an agricultural and in a forest soil. Geoderma **56**: 627–632.

Wright, R. A. & J. H. Honea. 1986. Aspects of desertification in southern New Mexico, U.S.A.: soil properties of a mesquite duneland and a former grassland. Journal of Arid Environments **11**: 139-145.

Wright, S. J. & H. F. Howe. 1987. Pattern and mortality in Colorado Desert plants. Oecologia **73**: 543-552.

Wu, B., I. Watanabe, M. Hayatsu & I. Nioh. 1999. Effect of ectomycorhizae on the growth and uptake and transport of ^{15}N-labeled compounds by *Pinus tabulaeformis* seedlings under water-stressed conditions. Biology and Fertility of Soils **28**: 136-138.

Ximénez, M. C. & R. San Martín. 2000. Análisis de la varianza con medidas repetidas. Editorial La Muralla y Editorial Hespérides, Madrid.

Yanes, M. 1993. La estepa giennense: crónica de una agonía. Quercus **94**: 12-15.

Yohannes, F. 1999 Improvement of water application efficiency by moisture conservation methods for establishment of planted tree seedlings. Communications in Soil Science and Plant Analysis **30**: 1119-1125.

Zaady, E. 1999. The role of microphytic soil crusts in desert ecosystems. Ecological Environment **5**: 77-84.

Zaady, E., Y. Gutterman & B. Boeken. 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. Plant and Soil **190**: 247-252.

Zaady, E., U. Kuhn, B. Wilske, S. L. Sandoval & J. Kesselmeier. 2000. Patterns of CO_2 exchange in biological soil crusts of successional age. Soil Biology & Biochemistry **32**:959-966.

Zammit, C. A. & P. H. Zedler. 1988. The influence of dominant shrubs, fire and time since fire on soil seed banks in mixed chaparral. Vegetatio **75**: 175-187.

Zamora, R. 2002. La restauración ecológica: una asignatura pendiente. Ecosistemas **2002/1** (URL: www.aeet.org/ecosistemas/021/opinion4.htm).

Zamora, R., J. Castro, J. M. Gómez, D. García, J. A. Hódar, L. Gómez & E. Baraza. 2001a. El papel de los matorrales en la regeneración forestal. Quercus **187**: 40-47.

Zamora, R., J. Castro, J. M. Gómez, D. García, J. A. Hódar, L. Gómez & E. Baraza. 2001b. Los matorrales facilitan la supervivencia de los brinzales en el monte mediterráneo: evaluación de una nueva técnica de repoblación forestal. Páginas 154-159 *en* Actas III Congreso Forestal Español. Junta de Andalucía, Granada.

Zavala, M. A., J. M. Espelta & J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. The Botanical Review **66**:119-149.

Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. Ecology **43**: 130-133.

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Apéndices

BIBLIOTECA VIRTUAL
MIGUEL DE CERVANTES

Apéndice 1. Ajuste de la función gamma utilizando el método de máxima probabilidad ("maximum likelihood")

Se describe a continuación el ajuste de la función gamma utilizado en el apartado 1.2.1.2 (página 28). Véase Burguess & Webster (1984) para más detalles.

La función de densidad de probabilidad de una distribución gamma con parámetros α y λ es:

$$g(x) = \lambda(\lambda x)^{\alpha-1} e^{-\lambda x} / \Gamma(\alpha).$$

Si x_1, x_2, ... x_n es una muestra procedente de esta distribución, la función de máxima probabilidad, $L(\alpha,\lambda)$, viene dada por:

$$L(\alpha,\lambda) = \prod_{i=1}^{n} g(x_i) = \lambda^{n\alpha}\left\{\prod_{i=1}^{n} x_i\right\}^{\alpha-1} \exp\left\{-\lambda\sum_{i=1}^{n} x_i\right\} / \Gamma^n(\alpha)$$

$$\Rightarrow \ln(L) = n\alpha \ln(\lambda) + (\alpha-1)\ln\left\{\prod_{i=1}^{n} x_i\right\} - \lambda\sum_{i=1}^{n} x_i - n\ln\{\Gamma(\alpha)\}.$$

Las estimaciones de máxima verosimilitud de α y λ, denominadas $\hat{\alpha}$ y $\hat{\lambda}$ se obtienen maximizando L o $\ln(L)$ respecto a α y λ.

$$\frac{\partial \ln(L)}{\partial \lambda} = 0 \quad \text{implica que } n\hat{\alpha}/\hat{\lambda} - \sum_{i=1}^{n} x_i = 0$$

$$\Rightarrow \hat{a} = \hat{\lambda}\bar{x},$$

donde $\bar{x}$ es la media de x.

$$\frac{\partial \ln(L)}{\partial \alpha} = 0 \text{ implica que } \quad n\ln(\hat{\lambda}) + \ln\left\{\prod_{x=1}^{n} x_i\right\} - \frac{n\Gamma'(\hat{\alpha})}{\Gamma(\hat{\alpha})} = 0.$$

$$\Rightarrow \hat{\lambda} = \exp\left[\frac{\Gamma'(\hat{\alpha})}{\Gamma(\hat{\alpha})}\right] \Bigg/ \left\{\prod_{x=1}^{n} x_i\right\}^{1/n} .$$

el cociente $\Gamma'(\hat{\alpha}) / \Gamma(\hat{\alpha})$ es conocido como la función diagamma, $\psi(\hat{\alpha})$

donde $\psi(x) = -\gamma + \sum_{k=1}^{x-1} \frac{i}{k}$ para números enteros $x \geq 2$,

$\psi(1) = -\gamma$,

y $\psi(x) = -\gamma + \sum_{m \cdot 1}^{\infty} (x-1) / \left[m\{m + (x-1)\}\right]$, donde x es un número no entero, siendo γ la constante de Euler (0.577216).

Así pues, la solución se encuentra cuando se conoce $\hat{\alpha}$ tal que:

$$\exp\{\psi(\hat{\alpha})\} - \left\{\prod_{x=1}^{n} x_i\right\}^{1/n} \hat{\alpha} \Big/ \bar{x} = 0,$$

ajustando entonces $\hat{\lambda} = \hat{\alpha}/\bar{x}$.

Apéndice 2. Obtención de los índices SADIE

Se muestra a continuación con ejemplos la obtención de los índices de agregación (I_a) y agrupación (v) mediante SADIE. La información presentada en este apéndice sirve como complemento a la descripción realizada en el apartado 1.2.2 (páginas 31-34) y ha sido obtenida del tutorial de SADIE, que puede descargarse en la página web: http://www.iacr.bbsrc.ac.uk/pie/sadie. Una descripción más detallada de los fundamentos teóricos del método, así como de sus aplicaciones prácticas, puede encontrarse en Perry & Hewitt (1991), Perry (1995a, 1998) y Perry et al. (1999).

1) Cálculo del índice de agregación (I_a) y de su significación estadística

En el presente ejemplo se analiza el patrón espacial de una especie en una malla de 3 x 3 m (Figura 1). Existen 36 individuos y nueve unidades de muestreo, por lo que para conseguir una distribución completamente regular cada celda debería tener cuatro individuos. Lo primero que hay que hacer es identificar las celdas que tienen una abundancia superior e inferior a este valor, representadas en el gráfico derecho de la Figura 1 como las que tienen individuos en gris y un número negativo respectivamente. SADIE utiliza un algoritmo de transporte para encontrar la manera óptima de igualar el número de individuos en todas las celdas minimizando la distancia total que éstos tienen que recorrer. El resultado final es que todos los puntos de muestreo tienen el mismo número de individuos (Figura 2).

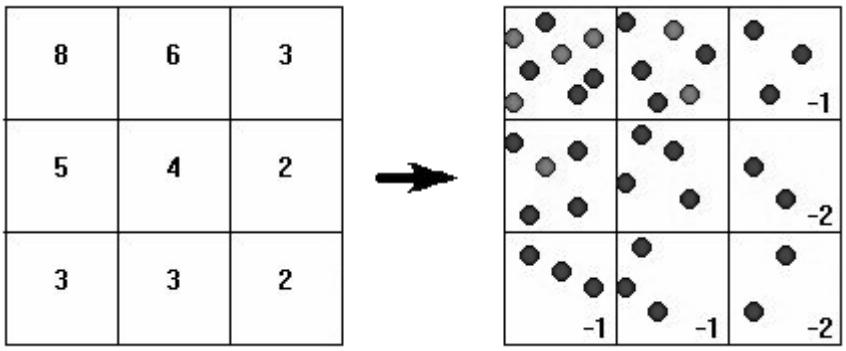


Figura 1. Representación del número de individuos presente en cada unidad de muestreo (gráfico de la izquierda) y de las celdas que tienen más o menos individuos que la media (gráfico de la derecha).

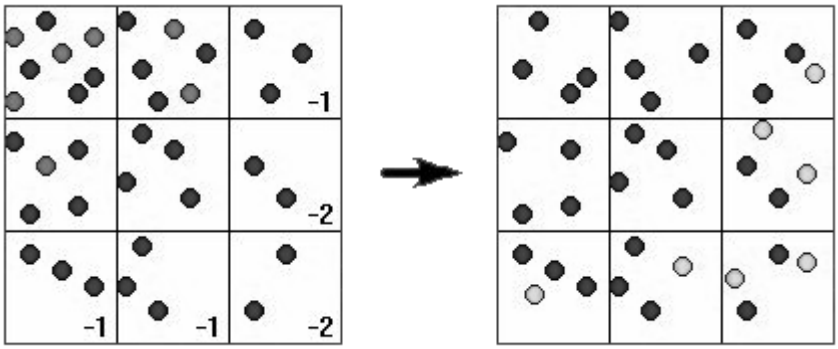


Figura 2. Utilizando un algoritmo de transporte, SADIE redistribuye los individuos desde las celdas que tienen un número mayor que la media (gráfico de la izquierda) hacia las que tienen un número menor, de forma que al final todas las celdas tienen el mismo número de individuos (gráfico de la derecha).

En la Figura 3 se muestra un gráfico denominado "inicial y final", que proporciona una aproximación intuitiva al patrón espacial presente en los datos. Los flujos (flechas en la figura) se producen desde las zonas donde la densidad de individuos es relativamente elevada (gráfico de la izquierda, esquina superior izquierda) hacia el resto de áreas donde ésta es relativamente pequeña. Si se toma como unidad unitaria la distancia entre el centro de dos celdas consecutivas puede calcularse la distancia total que se han desplazado los individuos en la zona de estudio, denominada distancia a la regularidad (*D*), que representa el mínimo esfuerzo requerido para cambiar el patrón espacial observado hacia un patrón regular donde todas las celdas tienen el mismo valor.

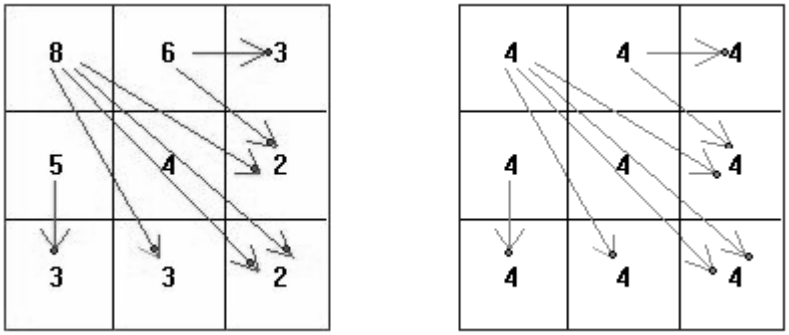


Figura 3. Gráfico "inicial y final". En el cuadrado de la izquierda se encuentra la distribución original de los individuos, mientras que en el de la derecha se encuentra la disposición regular que se alcanza después del movimiento de los individuos. Los flujos desde las celdas con más individuos que la media se encuentran representados por las flechas. En este ejemplo, $D = 13.54$

Para calcular la significación estadística de la distribución espacial observada, SADIE realiza un test de permutaciones (véase Legendre & Legendre 1998, páginas 20-26, para una

introducción general sobre este tipo de tests). En esta prueba estadística, los datos son distribuidos al azar entre los puntos de muestreo un determinado número de veces, usualmente varios cientos o miles, calculándose *D* con cada uno de estos cambios y obteniendo así su distribución de frecuencias (Figura 4). La media de *D* obtenida en estas permutaciones es de 9.17. La división del valor observado por la media de las permutaciones produce el índice de agregación, I_a, que en este ejemplo tiene un valor de 1.48. Un test estadístico formal puede obtenerse calculando que proporción de valores de *D* en la distribución de frecuencias tienen un valor igual o mayor al valor observado de *D* (P_a). En este ejemplo, P_a = 0.005, indicando la presencia de una agregación altamente significativa. Usualmente, los datos muestran una distribución agregada si $I_a > 1$, aleatoria si $I_a = 1$ y regular si $I_a < 1$

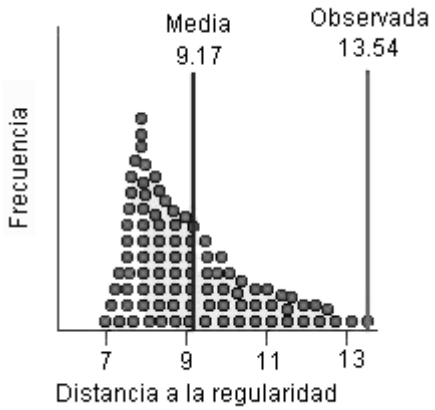


Figura 4. Distribución de frecuencias de los valores de la distancia a la regularidad obtenidos durante las permutaciones.

2) Cálculo del índice de agrupación (*v*) y de su significación estadística

Para ilustrar el cálculo del índice de agrupación (*v*) se va a utilizar la malla de 5 x 5 m que se muestra en la Figura 5 (gráfico de la izquierda). El gráfico "inicial y final" de estos datos muestra las unidades con valores por encima y por debajo de la media en rojo y azul respectivamente (Figura 5, gráfico de la derecha). La impresión general que produce este patrón espacial es la existencia de una tendencia de la zona NE a la SW de la cuadrícula. La unidad de muestreo señalada con un círculo rojo (Figura 5, gráfico de la izquierda), de coordenadas 10, 15 (*x*, *y*), se va a denominar a continuación como unidad "A". La media para el conjunto de datos es de 4.92 (Figura 5), por lo que el flujo total que sale de "A" es 10-4.92 = 5.08. El algoritmo de transporte encuentra la distancia mínima a la regularidad y divide este

flujo en cuatro unidades (Figura 6): 1.56 hacia la unidad "B", con coordenadas 0,10 e indicada con un círculo verde, 1.92 hacia la unidad "C", con coordenadas 0,5 y señalada con un círculo rosa, 0.68 hacia la unidad "D", con coordenadas 0,0 y marcada con un círculo amarillo y 0.92 hacia la unidad "E" situada en 5,10 y especificada con un círculo gris.

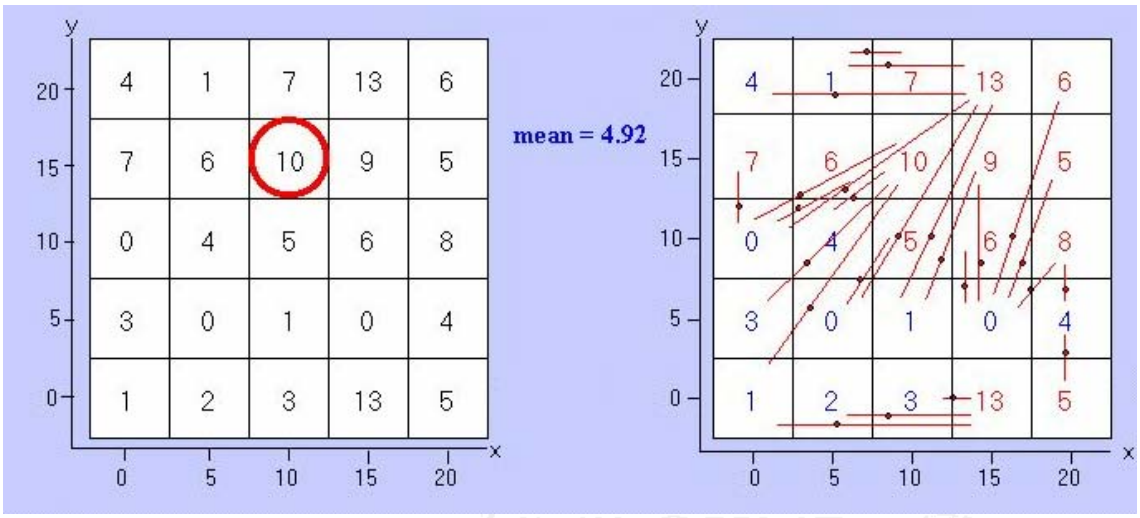


Figura 5. Distribución original de los datos (izquierda) y gráfico "inicial y final" (derecha) del ejemplo empleado. La media ("mean") de los datos original es 4.92. La magnitud de los flujos (flechas rojas en el cuadrado de la derecha) difiere, pero por claridad no se tienen en cuenta en la figura. Nótese como para cada unidad donante (abundancia superior a la media) y receptora (abundancia inferior a la media) aparece más de un flujo.

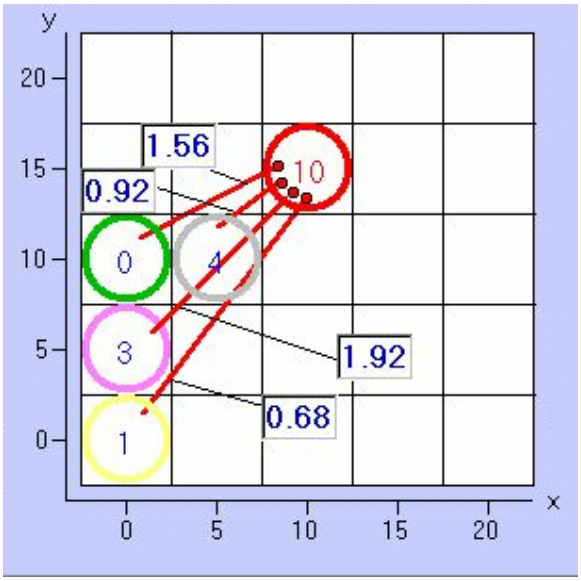


Figura 6. Reparto de los flujos desde la unidad situada en las coordenadas 10,15. Véase el texto para los detalles.

La magnitud del flujo que va desde "A" a "B" se denomina υ_{AB} (Figura 7). De forma análoga, la distancia entre ambas unidades de "A" a "B" se designa como d_{AB}. La distancia media de flujo desde "A" (flecha de color negro), ponderada por la magnitud de los flujos individuales, se utiliza como base para calcular un índice de agregación para la unidad "A", $\boldsymbol{Y_A}$. En este ejemplo, $\boldsymbol{Y_A} = (d_{AB}\upsilon_{AB} + d_{AC}\upsilon_{AC} + d_{AD}\upsilon_{AD} + d_{AE}\upsilon_{AE})/(\upsilon_{AB} + \upsilon_{AC} + \upsilon_{AD} + \upsilon_{AE}) = 63.34/5.08 = 12.47$. Así pues, existe un valor de $\boldsymbol{Y}$ para cada una de las unidades donantes (abundancia superior a la media, señaladas en rojo en la Figura 5) y receptoras (abundancia inferior a la media, señaladas en azul en la Figura 5), pero para distinguirlas entre sí éstos últimos tienen signo negativo.

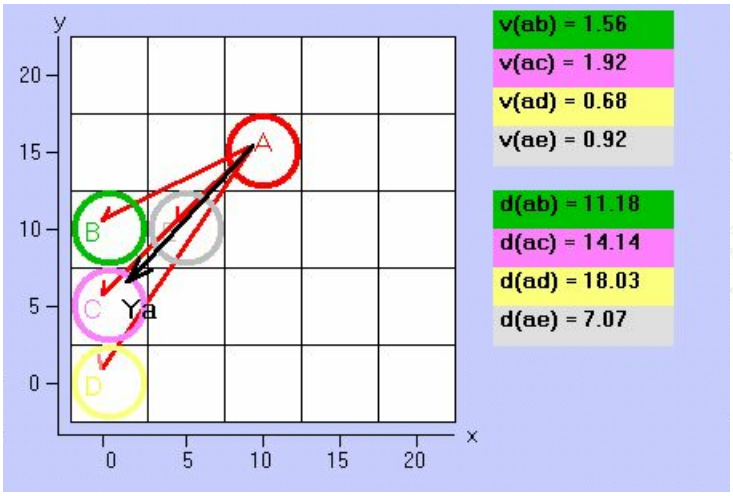


Figura 7. Representación de los flujos individuales (flechas rojas) y del flujo medio (flecha negra) que salen de la unidad "A". La magnitud (υ) y distancia (d) de los flujos individuales se indica a la derecha. Véase el texto para los detalles.

El valor numérico de Y es un buen indicador de la agregación porque tiende a ser más elevado para una unidad que forma parte de una mancha (zona de abundancia superior a la media) que para una que tiene un valor elevado pero que está rodeada por otras con valores bajos. Así, en la Figura 8, las unidades localizadas en 15,20 y en 15,0 tienen el mismo número de individuos, pero Y es mayor en la primera. De manera análoga, para una unidad receptora se esperaría encontrar un valor de Y más negativo si ésta forma parte de un claro (zona de abundancia inferior a la media) que si presenta un valor bajo pero está rodeada por unidades que tienen valores altos. Así, las unidades localizadas en 0,0 y en 5,20 tienen el mismo número de individuos, pero la primera forma parte de un claro y su valor de Y es más negativo.

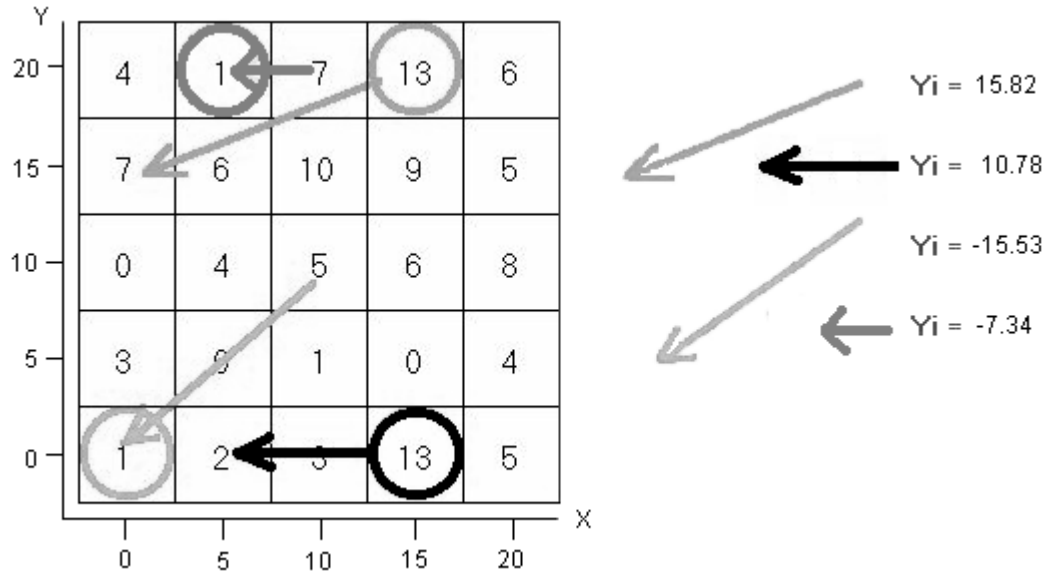


Figura 8. Representación de los flujos desde/hacia unidades que forman parte de una mancha y de un claro respectivamente. La magnitud de los flujos se muestra a la derecha. Véase el texto para los detalles.

Y_A depende de la escala a la que las distancias son medidas, del valor de cobertura y de su localización respecto a otras unidades. Para tener en cuenta estas características, SADIE utiliza un índice de agregación adimensional, *v*, obtenido a partir de la relación (Y_A $_o Y$) / ($_A Y$ $_c Y$). Para obtener $_c Y$ se calcula la media de los valores de Y_A que resultan de permutar el valor númerico de "A" entre todas las unidades muestrales. En la Figura 9 (gráfico de la izquierda) se muestra, para una selección de las permutaciones, los vectores de flujo resultantes de permutar el valor presente en "A". En este ejemplo $_c Y$ = 7.46, siendo considerablemente inferior al de Y_A (12.47). En el caso de $_A Y$, en lugar de seguir el valor de "A" a lo largo de las permutaciones, se evalúan los valores que van siendo asignados a la localización espacial de "A" durante las permutaciones (Figura 9, gráfico central). Así, el valor de $_A Y$ se calcula como la media de los valores absolutos de Y_A obtenidos a partir de los valores numéricos asignados a "A" durante las permutaciones. Nótese que en este caso se habla de valores absolutos porque pueden asignarse valores inferiores a la media y, por consiguiente, el valor de Y_A puede tener signo negativo. Siguiendo el ejemplo, $_A Y$ = 7.20, nuevamente inferior a Y_A. $_o Y$ se obtiene a partir de la media de $_A Y$ para cada una de las unidades de muestreo (Figura 9, gráfico de la derecha). En este ejemplo, $_o Y$ = 7.19, por lo que el valor de *v* para "A" fue de (12.47 * 7.19)/(7.46 * 7.22) = 1.67, lo que indica que esta unidad se encuentra dentro de una mancha.

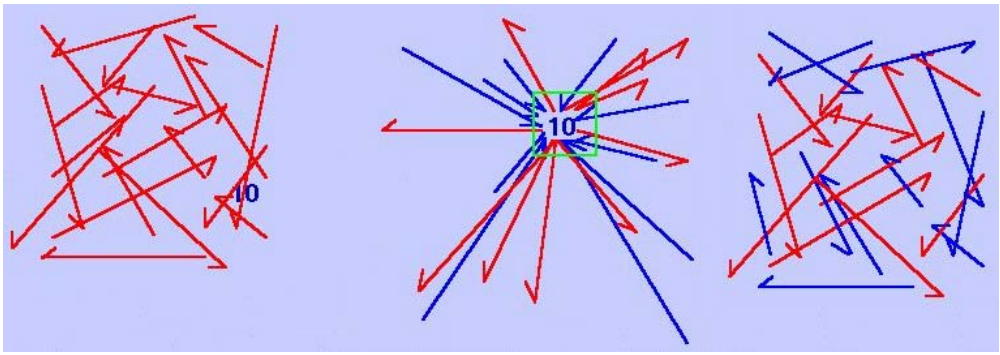


Figura 9. Representación gráfica de la obtención de ${}_cY$, ${}_AY$ e ${}_oY$. Los vectores de color rojo y azul hacen referencia a los flujos de unidades donantes y receptoras respectivamente. Para simplificar la imagen, no se tiene en cuenta la magnitud de los vectores. Véase el texto para los detalles.

Para evaluar estadísticamente el grado de significación del conjunto de manchas y claros (Figura 10), se realiza un test de permutaciones donde sus valores medios, V_i y V_j, son comparados con los obtenidos durante las permutaciones, tal como ocurre con I_a. En este ejemplo, V_i = 1.28. Dado que sólo el 4.99 % de las permutaciones tuvieron un valor igual o más grande, $P < 0.05$. Por lo que respecta a los claros, $V_j = -1.40$. En este caso sólo el 2.15 % de las permutaciones tuvo un valor igual o más negativo, por lo que $P < 0.025$.

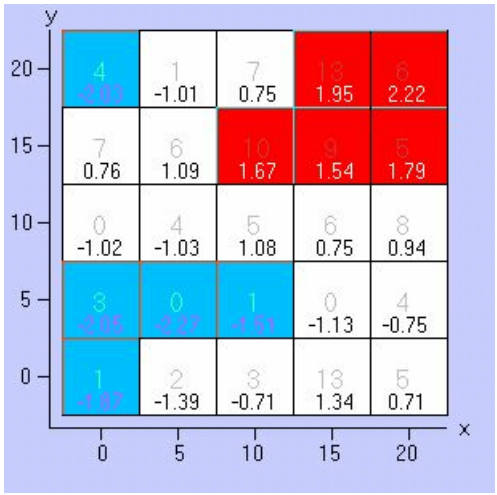


Figura 10. Localización de las manchas (en rojo) y los claros (en azul) en el ejemplo seguido. El número presente en la parte inferior de cada celda es el índice de agregación, *v*.