

EL PAPEL DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL EN LA RESTAURACIÓN DE UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO DEGRADADO II. FACTORES AMBIENTALES CONDICIONANTES DE LA SUPERVIVENCIA

FERNANDO T. MAESTRE¹, JORDI CORTINA¹, SUSANA BAUTISTA^{1,2},
JUAN BELLOT¹ Y RAMÓN VALLEJO²

RESUMEN

En este estudio se relaciona la heterogeneidad en la supervivencia de una repoblación de *Pistacia lentiscus* durante los tres años posteriores a la plantación con las propiedades edáficas (microtopografía, humedad edáfica, contenido en arena, cobertura de fragmentos rocosos, cobertura de suelo desnudo, compactación del suelo, hojarasca y cobertura vegetal) y del hoyo de plantación (profundidad de hoyo y profundidad del alcorque) utilizando la combinación de regresión logística y un método de partición de la variación. La mayor parte de las propiedades evaluadas mostraron complejos patrones espaciales dentro de la zona de estudio. La cobertura de suelo desnudo, la profundidad de hoyo, la compactación superficial y la cobertura de fragmentos rocosos embebidos fueron las principales variables que controlaron los patrones de supervivencia encontrados. Los resultados de este estudio resaltan la importancia de la heterogeneidad edáfica para el establecimiento de los plantones en ecosistemas semiáridos degradados, y pueden ser de especial importancia para optimizar los programas de restauración en estas áreas..

Palabras clave: ecosistemas degradados, regresión logística, *Pistacia lentiscus*, propiedades del hoyo de plantación, supervivencia, restauración, heterogeneidad edáfica, variabilidad espacial, partición de la variación.

SUMMARY

In this study we related the spatial pattern of seedling survival during the three years after plantation with that of soil properties (microtopography, soil moisture, fine sand content, rock fragment cover, bare soil cover and soil compaction) and the morphology of the plantation hole (pit depth and hole depth). We evaluated these relationships using a variation partitioning approach coupled with logistic regression. Most of environmental variables evaluated showed complex spatial patterns within the study area. Bare soil cover, hole depth, penetration resistance and embedded rock fragments cover were the main variables controlling seedling survival. Our results showed that spatial patterns of seedling survival during the first years after restoration of a degraded semiarid site were controlled by the local distribution of soil and plantation hole

¹ Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. Apartado de Correos 99. 03080 Alicante.

² Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo. C/ Charles Darwin, 14. 46980 Paterna (Valencia).

Recibido: 01/08/2002.

Aceptado: 24/03/2003.

variables. These findings highlight the importance of soil heterogeneity for the establishment of introduced seedling in degraded semiarid ecosystems, and can be of particular relevance to optimize restoration programs in these areas.

Key words: degraded ecosystems, logistic regression, *Pistacia lentiscus*, planting hole properties, seedling survival, restoration, soil heterogeneity, spatial variability, variation partitioning.

INTRODUCCIÓN

Las propiedades edáficas no se distribuyen al azar ni varían de manera gradual a lo largo del paisaje, sino que suelen presentar una distribución en forma de manchas detectables a diversas escalas (WEBSTER 1985). Esta heterogeneidad edáfica juega un importante papel en la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas (TILMAN 1988; ROBERTSON & GROSS 1994; SCHLESINGER *et al.* 1990). 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 y escalas de observación, incluyendo agrosistemas (BRESLER *et al.* 1981; STEIN *et al.* 1997), plantaciones forestales (MEREDIEU *et al.* 1996; MOU *et al.* 1995), bosques (PAYN *et al.* 1999; LISTER *et al.* 2000), matorrales (SCHLESINGER *et al.* 1996; RUBIO & ESCUDERO 2000), pastos (HOOK *et al.* 1991) 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 (AUSTIN & AUSTIN 1990; PAN *et al.* 1998; RUBIO & ESCUDERO 2000), mientras que a escala local es un factor clave en el desarrollo de interacciones bióticas como la facilitación y la competencia (CALDWELL *et al.* 1985; CALLAWAY 1995), influenciando también la distribución espacial y desarrollo de las raíces (CALDWELL *et al.* 1991; HOOK & LAUENROTH 1994; MOU *et al.* 1995).

En las zonas semiáridas, la heterogeneidad edáfica es un elemento clave en la regeneración de la vegetación después de una perturbación (HARRINGTON 1999; WHISENANT 1999). Diversos autores han sugerido que una restauración basada en plantaciones irregularmente espacia-

das (GRANTZ *et al.* 1998) o agregadas (HARRINGTON 1999) que imiten la distribución de la vegetación natural puede iniciar la formación de «islas de fertilidad», mejorar el banco de semillas y facilitar el reclutamiento de nuevas plantas, acelerando así la dinámica sucesional (WEST 1989). La puesta en práctica de una estrategia de estas características puede optimizarse si se conoce la distribución espacial de aquellas propiedades que van a afectar al establecimiento y desarrollo de los plántones introducidos.

A pesar de la importancia que la heterogeneidad espacial de las propiedades edáficas tiene en el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos, apenas se ha evaluado el papel que juega en el éxito de los programas de restauración realizados en estas áreas. A una escala regional, la variabilidad en la litología, el tipo de suelo y el clima son factores que van a influenciar la supervivencia de plantaciones efectuadas en estos ambientes (VILAGROSA *et al.* 1997; ALLOZA & VALLEJO 1999). A escalas más locales, la disponibilidad de agua es un elemento fundamental que va a controlar la supervivencia de los plántones (GRANTZ *et al.* 1998; WHISENANT 1999). Propiedades edáficas superficiales como los fragmentos rocosos y la compactación son de especial relevancia en los flujos de agua y en la infiltración en estos ambientes (VALENTIN 1994; POESEN & LAVÉE 1994). Otros factores relacionados con la técnica de plantación, como la profundidad del hoyo y las características del alcorque, pueden influir notablemente en la supervivencia de los plántones (WHISENANT *et al.* 1995; GRANTZ *et al.* 1998). Así pues, no es de extrañar que el patrón espacial de estos atributos sea un factor clave en el establecimiento de los plántones en zonas semiáridas degradadas.

La determinación de los patrones espaciales de mortalidad y de los factores implicados puede jugar un importante papel en la optimización de la restauración forestal en zonas semiáridas (CORTINA & VALLEJO 1999; VALLEJO *et al.* 2000a). La hipótesis manejada en este estudio es que la heterogeneidad en la distribución de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación juega un importante papel en el patrón espacial de la supervivencia de una repoblación bajo condiciones semiáridas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de datos

Todo el trabajo de campo se realizó en la parcela experimental de Crevillente, descrita en el primer artículo de esta serie. En cada hoyo de plantación se evaluaron durante otoño del 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 del alcorque formado 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 del 2000. Se seleccionó esta lluvia como representativa, ya que más 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).

Para estimar la topografía se midió la altura con 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 m² (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, Eijkkelkamp, 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 del 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 °C durante dos horas (PELLETIER *et al.* 1999). La profundidad del alcorque 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.

Análisis espacial de las variables ambientales

Para caracterizar el patrón espacial de las propiedades edáficas y del hoyo de plantación, denominadas en lo sucesivo variables ambientales, se utilizaron técnicas geoestadísticas. Para cada una de estas variables se calculó el semivariograma utilizando el estimador descrito en el primer artículo de esta serie ($n = 205$ para todas las variables excepto para la profundidad de hoyo, donde $n = 110$). Estos semivariogramas se ajustaron a modelos esféricos, pentaesféricos, circulares, lineares, exponenciales y doble-esféricos (WEBSTER 1985) siguiendo la aproximación descrita en dicho artículo. Para 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) tal como se ha descrito en el primer artículo de esta serie. Los mapas de distribución espacial de las distintas variables dentro de la zona de estudio se obtuvieron mediante «kriging» (WEBSTER 1985). 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 su-

perficial, 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).

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

Para evaluar la importancia de las variables ambientales como controles de la supervivencia de *Pistacia lentiscus* en la zona de estudio, así como su importancia relativa frente a otras variables no evaluadas que pueden estar influyendo en 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). 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 arco-seno (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 el 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):

$$FIV = \frac{1}{1 - R_i^2} \tag{1}$$

donde R_i^2 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 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

RESULTADOS

Las variables ambientales evaluadas mostraron grandes diferencias en cuanto a su variabilidad dentro de la zona de estudio (tabla 1). La profundidad de hoyo, la humedad edáfica,

Variable	Unidades	Media	SD	CV
Suelo desnudo	%	22,87	14,98	65,50
Grava fina superficial	%	28,63	9,30	32,48
Grava media superficial	%	9,92	7,90	79,64
Bloques superficiales	%	8,07	8,87	109,91
Grava fina embebida	%	12,08	5,67	46,94
Grava media embebida	%	9,60	5,50	57,29
Bloques embebidos	%	8,82	7,26	82,31
Resistencia a la penetración	KPa	453,56	265,02	58,43
Humedad a 0-5 cm	%	7,49	2,11	28,17
Humedad a 5-10 cm	%	10,68	2,64	24,72
Arenas	%	54,36	10,32	18,98
Materia orgánica	%	2,68	0,66	24,63
Topografía	M	5,95	2,71	45,55
Pendiente	Grados			
Positiva (n = 158)		5,54	3,46	62,45
Negativa (n = 48)		-4,06	3,19	78,57
Profundidad de hoyo	cm	44,65	4,56	10,21
Profundidad del alcorque	cm	6,74	2,89	42,88

Tabla 1 - Resumen de las variables ambientales evaluadas durante el otoño de 2000 (n = 205, excepto cuando se indica). SD = desviación estándar, CV = coeficiente de variación (%).

Table 1 - Summary of environmental variables sampled during autumn 2000 (n = 205, except when indicated). SD = standard deviation, CV = coefficient of variation (%).

el contenido en materia orgánica y en arenas, así como el porcentaje de gravas finas, mostraron una moderada variabilidad dentro de la parcela, con coeficientes de variación (CVs) por

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 del alcorque	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.

Tabla 2 - Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas de las variables ambientales evaluadas. C₀ = «nugget», a₁ = primer rango (m), a₂ = segundo rango (m), C₁ = varianza estructural para el primer rango, C₂ = varianza estructural para el segundo rango y DPE = dependencia espacial (%).

Table 2 - Parameters of the models fitted to measured environmental variables. C₀ = nugget variance, a₁ = first range (m) y a₂ = second range (m), C₁ = structural variance for the first range, C₂ = structural variance for the second range, DPE = spatial dependence (%).

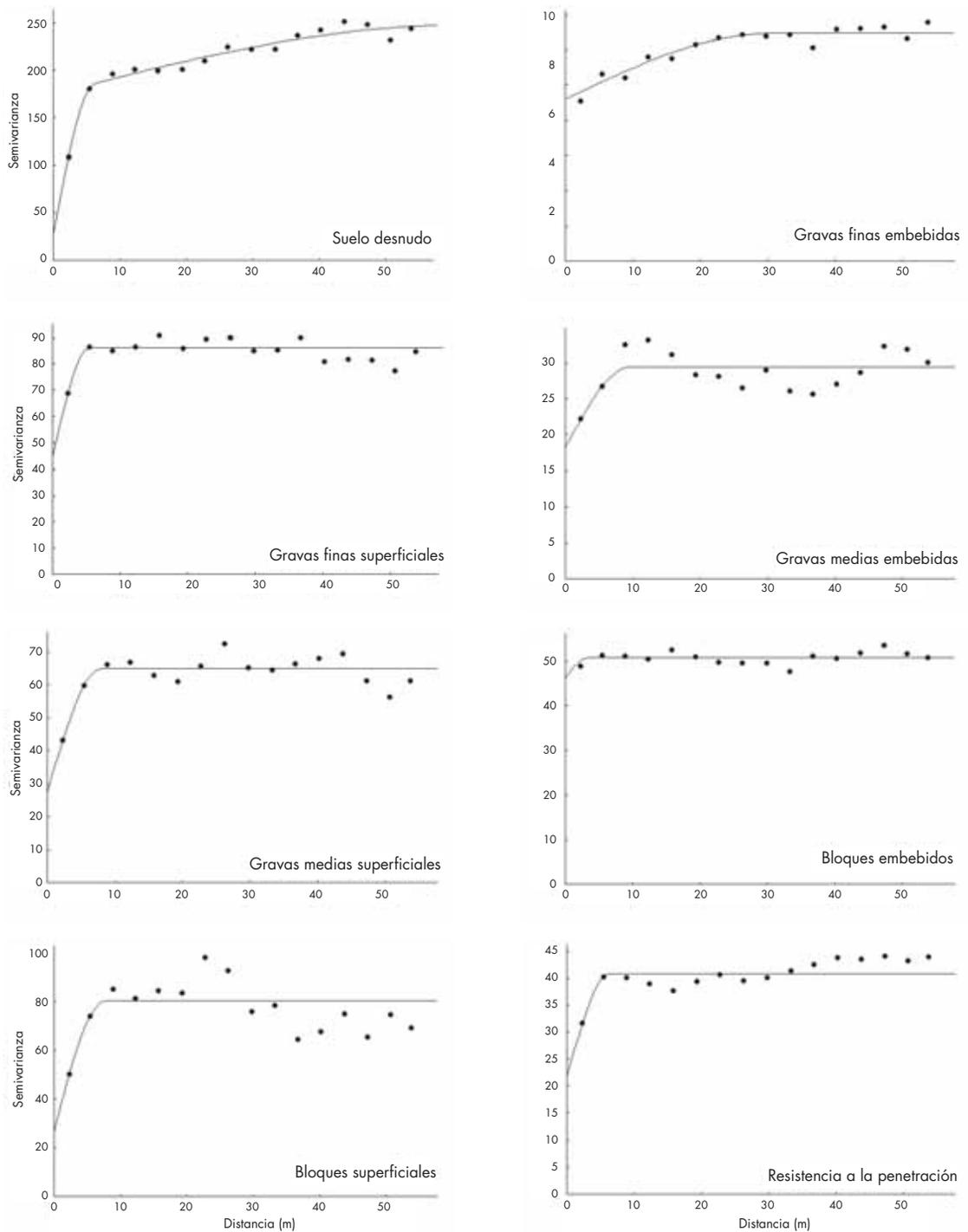


Figure 1 - Semivariogramas experimentales (puntos) y modelos ajustados (línea sólida) para las variables ambientales evaluadas dentro de la zona de estudio. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 294 y 1.607, excepto para la profundidad de hoyo, donde fluctuó entre 54 y 458. Las características de los modelos ajustados se detallan en la tabla 2.

Figure 1 - Experimental semivariograms (dots) and models fitted (solid lines) for the evaluated environmental variables within the study area. The number of pairs of observations used during the calculations of each semivariogram point was between 294 and 1,607 excepting for hole depth, which was between 54 and 458. Characteristics of models fitted are described in table 2.

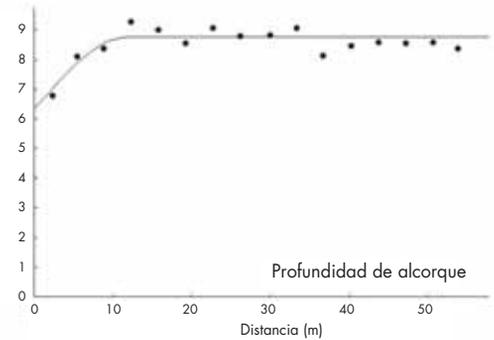
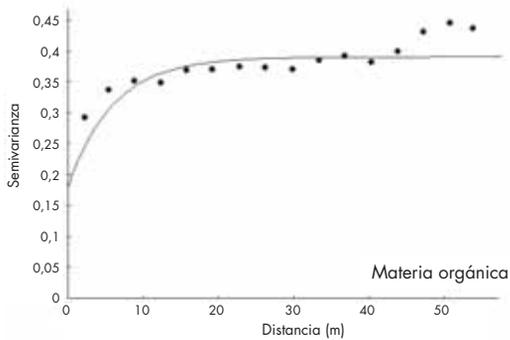
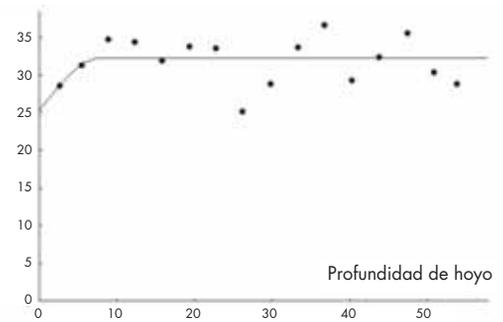
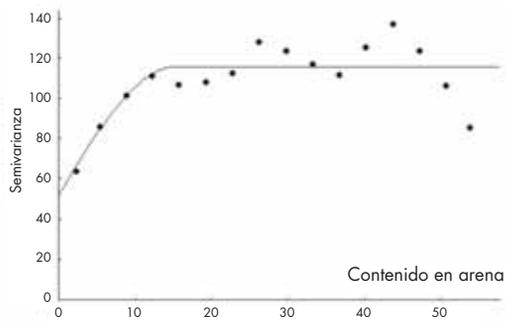
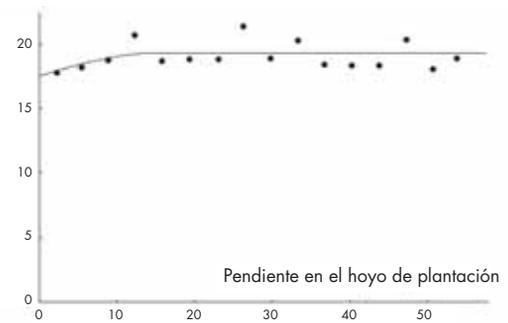
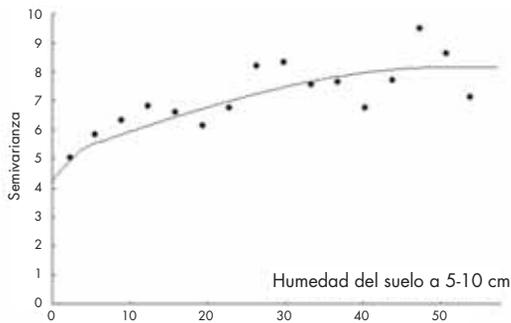
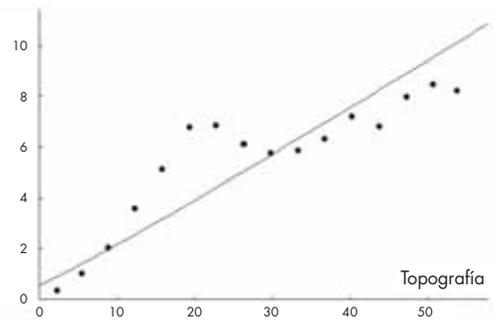
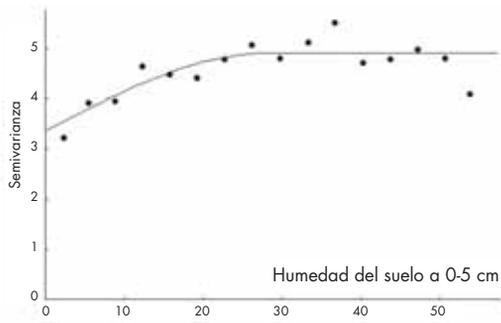


Figura 1 - Continuación.

Figure 1 - Continuation.

debajo del 35%. Por el contrario, los porcentajes de bloques superficiales y embebidos, así como las gravas medias superficiales mostraron CVs superiores al 79%. Los semivariogramas revelaron la presencia de importantes diferencias en el patrón espacial de las variables ambientales (figura 1, tabla 2). Así, la depen-

dencia espacial (DPE) fluctuó entre el 9% del total de la varianza para la pendiente dentro del hoyo de plantación 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 varia-

Fracción de variación		Muestreo								
		Abril 1998	Junio 1998	Sep. 1998	Nov. 1998	Abril 1999	Nov. 1999	Abril 2000	Sep. 2000	Dic. 2000
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 3 - Resultados de los análisis de regresión logística y de la partición de la variación de la matriz completa ($n = 205$). Amb = variables ambientales (fracción de variación $a + b$); Esp = variables espaciales (fracción de variación $b + c$); Amb + Esp = variables ambientales y espaciales (fracción de variación $a + b + c$) R^2 = estadístico de Nagelkerke.

Table 3 - Results of logistic regression analyses carried out during variation partitioning analysis of the whole matrix ($n = 205$). Env = environmental variables (fraction of variation $a + b$), Spa = spatial variables (fraction of variation $b + c$), Env + Spa = environmental and spatial variables (fraction of variation $a + b + c$), R^2 = Nagelkerke R^2 statistic.

Fracción de variación		Muestreo								
		Abril 1998	Junio 1998	Sep. 1998	Nov. 1998	Abril 1999	Nov. 1999	Abril 2000	Sep. 2000	Dic. 2000
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.

Tabla 4 - Resultados de los análisis de regresión logística y de la partición de la variación de la matriz reducida ($n = 110$). Amb = variables ambientales (fracción de variación $a + b$); Esp = variables espaciales (fracción de variación $b + c$); Amb + Esp = variables ambientales y espaciales (fracción de variación $a + b + c$) R^2 = estadístico de Nagelkerke.

Table 4 - Results of logistic regression analyses carried out during variation partitioning analysis of the reduced matrix ($n = 110$). Env = environmental variables (fraction of variation $a + b$), Spa = spatial variables (fraction of variation $b + c$), Env + Spa = environmental and spatial variables (fraction of variation $a + b + c$), R^2 = Nagelkerke R^2 statistic.

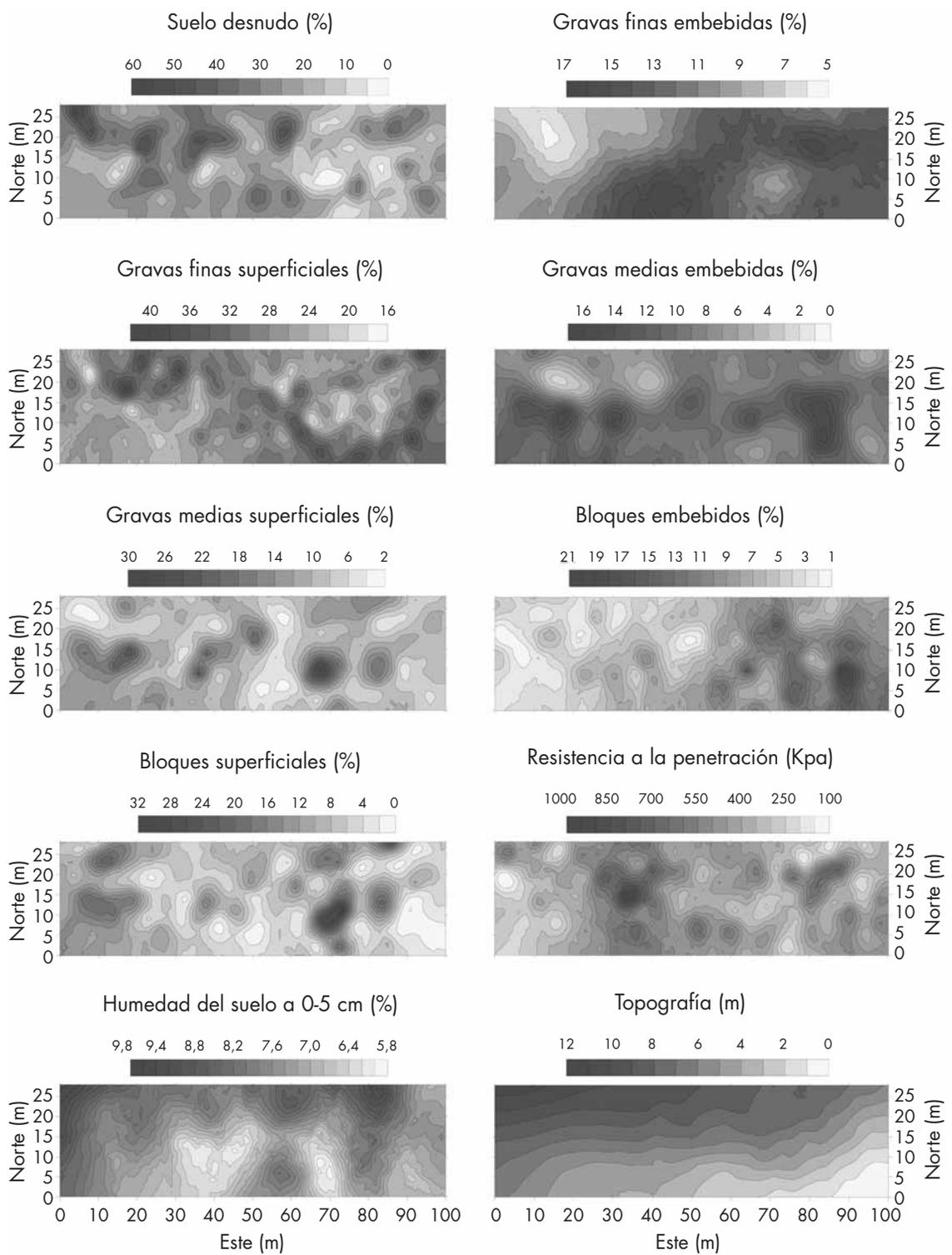


Figura 2 - Mapas de distribución de las variables ambientales evaluadas dentro de la zona de estudio.

Figure 2 - Maps of the spatial distribution of evaluated environmental properties within the study site.

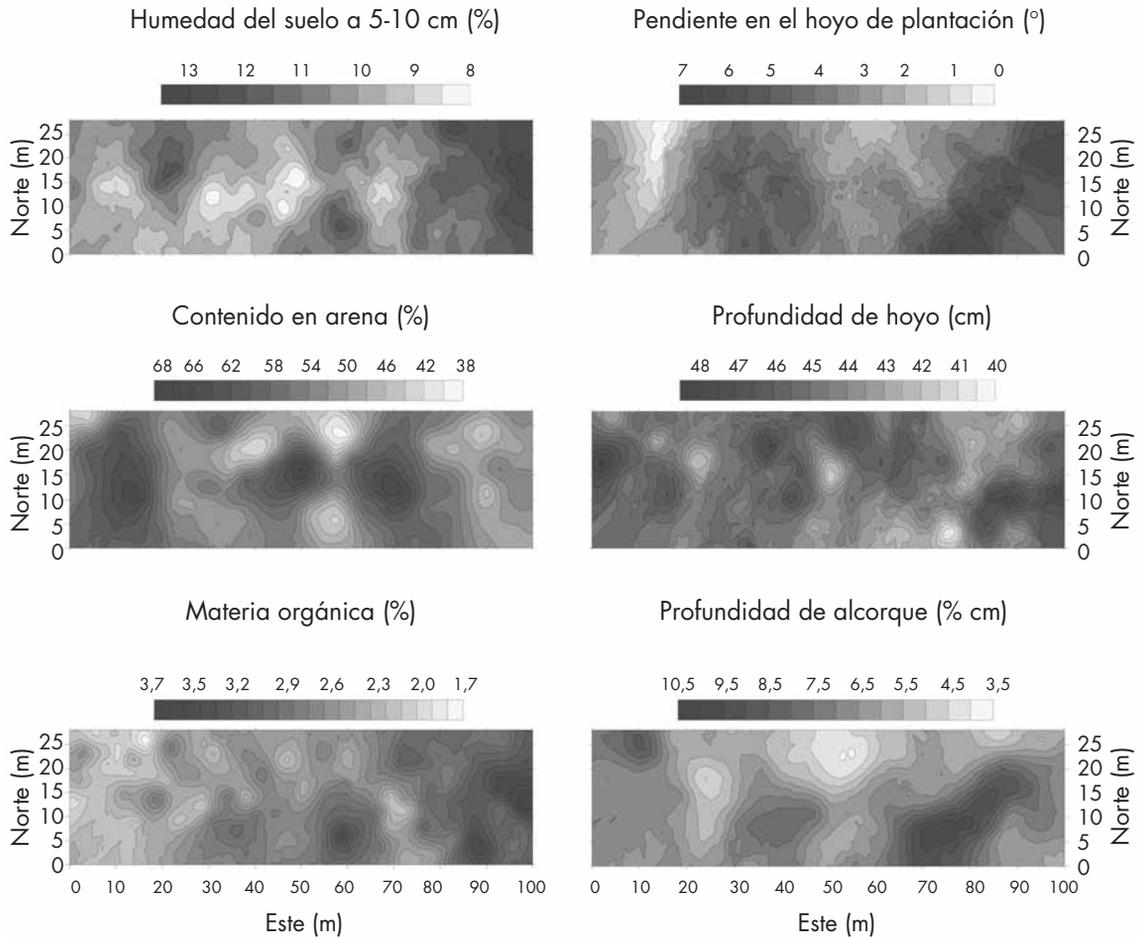


Figura 2 - Continuación.
Figure 2 - Continuation.

bles autocorrelacionadas a una escala oscilaron 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.

Los mapas obtenidos evidenciaron complejos patrones espaciales para la mayor parte de variables (figura 2). 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 del alcorque.

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 3 y 4). 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 revelada por el análisis espacial presentado en el primer artículo de esta serie.

Si se considera la matriz completa, la cantidad de variación en la supervivencia explicada por las distintas fracciones cambió durante el periodo de estudio (figura 3, tabla 3). 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 mos-

traron 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 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 (figura 3, tabla 4). 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.

Variable	Muestreo									
	Abril 1998	Junio 1998	Sep. 1998	Nov. 1998	Abril 1999	Nov. 1999	Abril 2000	Sep. 2000	Dic. 2000	
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 del alcorque		0,17		0,09	0,09					

Tabla 5 - 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).

Table 5 - Values of the *R* statistic for each of the environmental variables selected during logistic regression analyses of the whole matrix (fraction of variation *a + b*, *n* = 205).

Variable	Muestreo									
	Abril 1998	Junio 1998	Sep. 1998	Nov. 1998	Abril 1999	Nov. 1999	Abril 2000	Sep. 2000	Dic. 2000	
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 de hoyo		0,27		0,12	0,12	0,14				

Tabla 6 - 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 $a + b$, $n = 110$).

Table 6 - Values of the R statistic for each of the environmental variables selected during logistic regression analyses of the reduced matrix (fraction of variation $a + b$, $n = 110$).

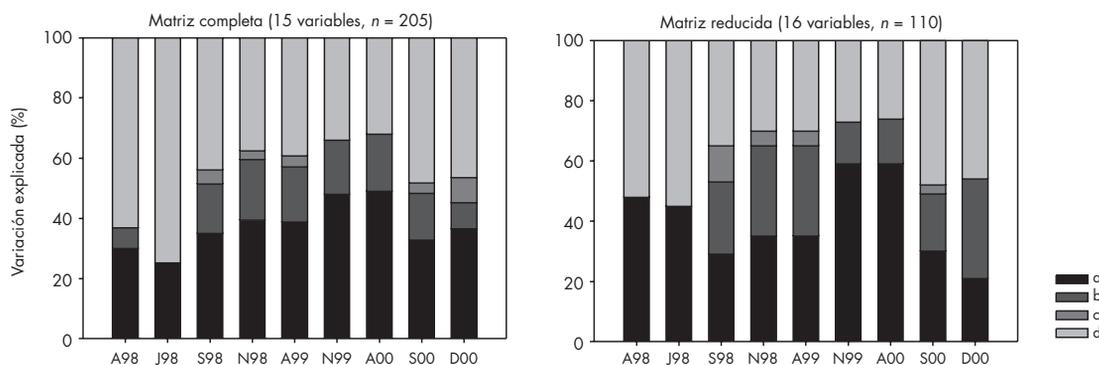


Figura 3 - Partición de la variación en la supervivencia de *Pistacia lentiscus* durante el periodo de estudio. a = variación explicada por las variables ambientales independientemente de la estructura espacial, b = variación explicada por la estructura espacial de las variables ambientales, c = variación 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.

Figure 3 - Variation partitioning of seedling survival data throughout the studied period. a = local environmental, b = spatially structured environmental, c = pure spatial, d = undetermined. A98 = April 1998; J98 = July 1998; S98 = September 1998; N98 = November 1998; A99 = April 1999; N99 = November 1999; A00 = April 2000; S00 = September 2000; D00 = December 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). 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 heteroge-

neidad 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 del alcorque 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 del alcorque y los fragmentos rocosos presentaron valores de R inferiores a los obtenidos para la resistencia a la penetración. Los resultados obtenidos con la matriz reducida fueron bastante similares (tabla 6). 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. 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.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sugieren que, incluso a la escala de parcela, la mortalidad de los plantones introducidos durante una repoblación no ocurre al azar, y que, junto a las características morfológicas y el estado ecofisiológico de los plantones, la heterogeneidad espacial de las propiedades edáficas puede jugar un papel fundamental en el éxito de la misma. La eficiencia de las actividades de restauración podría mejorarse sustancialmente si las áreas de elevada supervivencia pudieran ser descubiertas con antelación. La identificación de los factores ambientales asociados con las manchas de mortalidad debería considerarse como una prioridad dentro de las actividades de res-

tauración de los ecosistemas semiáridos degradados. En primer lugar porque su conocimiento puede permitir el desarrollo de tecnologías adecuadas que ayuden a minimizar las limitaciones del establecimiento de los plantones. En segundo lugar, porque estos u otros factores asociados pueden ser utilizados como indicadores para diferenciar aquellos lugares adecuados para realizar la plantación.

Importancia de las variables ambientales evaluadas

En los últimos años se han realizado numerosos estudios que han identificado aquellas variables ambientales que van a afectar al establecimiento y crecimiento de las plantas en ecosistemas semiáridos (AGUILERA & LAUENROTH 1995; BASHAN *et al.* 2000). No obstante, existe una falta de 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). Los resultados de este estudio sugieren que la cobertura de suelo desnudo presenta una fuerte relación negativa con la supervivencia de los plantones. Las superficies desnudas típicamente muestran mayores temperaturas que aquellas sombreadas por la vegetación (BRESHEARS *et al.* 1998; MAESTRE *et al.* 2001) 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 mayores tasas de secado de la humedad del suelo después de una lluvia (BRESHEARS *et al.* 1998; MAESTRE *et al.* 2001), procesos que tiene una gran importancia en la disponibilidad hídrica y en el estado fisiológico de las plantas. 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). Las superficies dominadas por costras físicas presentan una baja infiltración (MOORE & SINGER 1990) y pueden promover la formación de escorrentía (VALENTIN 1994), dos facto-

res que reducen considerablemente la cantidad de agua disponible para las plantas. La resistencia a la penetración, también relacionada negativamente con la supervivencia, refleja 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 (POESEN & LAVÉE 1994). 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 & LAVÉE 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 más 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). También proporciona base científica para la tradicional costumbre de colocar diversas piedras de gran tamaño («castillete») rodeando los plantones.

El contenido en arena mostró una relación negativa con la supervivencia de los plantones. A escala de paisaje, las diferencias en la textura del suelo influyen notablemente en la retención de la humedad y la dinámica de car-

bono y nitrógeno en ecosistemas semiáridos (HOOK & BURKE 2000). A escalas locales, el patrón espacial de esta variable puede estar relacionado con el de la vegetación (ADLER & LAUENROTH 2000). Variaciones a pequeña distancia en la retención de la humedad después de una lluvia pueden influir notablemente en el establecimiento de los plantones (MAESTRE *et al.* 2001). 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.* 2000b), pero muy pocas veces se ha comprobado experimentalmente (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 distancia (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 del alcorque, 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). 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 plántones 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 plántones. 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 ferti-

lidad edáfica, la capacidad de almacenamiento de agua y el desarrollo de la vegetación (PAUL & COLLINS 1997), por lo que la ausencia de efecto 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.

Idoneidad de la metodología utilizada

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 plántones individuales a pequeñas parcelas diseminadas a lo largo del paisaje, y en la herramienta estadística, regresión lineal con el porcentaje de supervivencia por parcela en lugar de la regresión logística con los valores de supervivencia de los plántones 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 (BORCARD *et al.* 1992; PAN *et al.* 1998; RUBIO & ESCUDERO 2000). 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 morfofisiológicas 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), por lo que sería interesante considerarlos en futuros estudios.

Implicaciones para la restauración de zonas semiáridas degradadas

La introducción de especies arbustivas en ecosistemas semiáridos degradados presenta diversas limitaciones relacionadas con los bajos

niveles de recursos edáficos —principalmente agua— y la heterogeneidad en su distribución (WHISENANT 1999). Por consiguiente, nuevas investigaciones son necesarias con el fin de asegurar una efectiva restauración de estas áreas (VALLEJO *et al.* 2000b). Buena parte del trabajo actual se está centrando en la disminución del estrés hídrico mediante la utilización de técnicas más eficientes para recoger y almacenar el agua de lluvia (WHISENANT *et al.* 1995; WILSON & WITKOWSKI 1998; YOHANNES 1999), así como en la mejora de las condiciones edáficas usando residuos orgánicos y micorrizas (GARCÍA *et al.* 1998; CORTINA *et al.* 2001). La utilización de la heterogeneidad en la distribución de las propiedades edáficas superficiales del sistema a restaurar ha sido generalmente ignorada en los programas de restauración. Los resultados de este estudio resaltan la importancia de esta variabilidad para el establecimiento de los plantones bajo condiciones semiáridas. También indican que esta heterogeneidad puede emerger de manera espontánea, por lo que las actividades de restauración podrían realizarse de una manera más eficiente evitando las zonas inadecuadas para el establecimiento de los plantones. Desde el punto de vista de la gestión, si no es posible realizar estudios previos para explorar la heterogeneidad espacial de la zona a restaurar, la heterogeneidad en las propiedades edáficas superficiales 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.

AGRADECIMIENTOS

José Huesca, Ricardo Papi, Manuel Ruiz, Ángeles García y José García ayudaron con la toma de datos de campo. Este trabajo se ha realizado gracias a una beca FPU del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte otorgada al primer autor y se ha realizado como parte del proyecto REDMED, Financiado por la DG XII de la UE (Contrato ENV4-CT97-0682). La Fundación CEAM recibe financiación de la Conselleria de Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana y de Bancaixa.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, P.B. & LAUENROTH, W.K. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3: 213-222.
- AGUILERA, M.O. & LAUENROTH, W.K. 1995. Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* 83: 87-97.
- ALLOZA, J.A. & VALLEJO, V.R. 1999. Relación entre las características meteorológicas del año de plantación y los resultados de las repoblaciones. *Ecología* 13: 173-187.
- ARCHER, J.R. & MARKS, M.J. 1977. Techniques for measuring soil physical parameters. ADAS Advisory paper No. 18. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Londres, Reino Unido.
- AUSTIN, M.P. & AUSTIN, B.O. 1980. Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. *Journal of Ecology* 68: 891-918.
- BASHAN, Y., DAVIS, E.A., CARRILLO-GARCÍA, A. & LINDERMAN, R. 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.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- BRESHEARS, D.D., NYHAN, J.W., HEIL, C.E. & WILCOX, P.B. 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.
- BRESLER, E., DASBERG, S., RUSSO, D. & DAGAN, G. 1981. Spatial variability of crop yield as a stochastic soil process. *Soil Science Society of America Journal* 45: 600-605.
- 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.
- CALDWELL, M.M., EISSENSTAT, D.M., RICHARDS, J.H. & ALLEN, M.F. 1985. Competition for Phosphorus: differential uptake from dual-isotope-labeled soil interspaces between shrub and grass. *Science* 229: 384-386.
- CALDWELL, M.M., MANWARING, J.H. & DURHAM S.L. 1991. The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* 5: 765-772.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- CHATTERJEE, S. & PRICE, B. 1991. *Regression Analysis by Example*. 2nd edition. Wiley, Nueva York, Estados Unidos.
- CORTINA, J. 1992. Efectes de les plantacions de *Pinus radiata* D. Don sobre la fertilitat del sòl. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- CORTINA, J., VALDECANTOS, A., FUENTES, D., CASANOVA, G., VALLEJO, V.R., DÍAZ BERTRANA, J.M., LLAVADOR, F. & RUANO, R. 2001. El uso de biosólidos en el sector forestal valenciano. *Foresta* 13: 64-69.
- CORTINA, J. & VALLEJO, V.R. 1999. Restoration of Mediterranean Ecosystems. En: FARINA, A. (ed.), *Perspectives in Ecology. A glance from the VII International Congress of Ecology*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 479-490.
- DANALATOS, N.G., KOSMAS, C.S., MOUSTAKAS, N.C. & YASSOGLU, N. 1995. Rock fragments. II. Their impact on soil physical properties and biomass production under Mediterranean conditions. *Soil Use and Management* 11: 121-126.
- DAVIS, J.L. & ANNAN, A.P. 1989. Ground-penetrating radar for high-resolution mapping of soil and rock stratigraphy. *Geophysical Prospecting* 37: 531-551.
- ETXEBERRÍA, J. 1999. Regresión múltiple. Editorial La Muralla y Editorial Hespérides, Madrid.
- FACELLI, J.M., WILLIAMS, R., FRICKER, S. & LADD, B. 1999. Establishment and growth of seedlings of *Eucalyptus obliqua*: Interactive effects of litter, water, and pathogens. *Australian Journal of Ecology* 24: 484-494.

- FONSECA, D. E. 1999. Manipulación de las características morfoestructurales de plántones de especies mediterráneas producidas en vivero. M.Sc. Thesis. Centre International de Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes, Zaragoza.
- GARCÍA, C., HERNANDEZ, T., ALBALADEJO, J., CASTILLO, V. & ROLDÁN, A. 1998. Revegetation in semiarid zones: Influence of terracing and organic refuse on microbial activity. *Soil Science Society of America Journal* 62: 670-676.
- GRANTZ, D.A., VAUGHN, D.L., FARBER, R.J., KIM, B., ASHBAUGH, L., VAN CUREN, T., CAMPBELL, R., BAINBRIDGE, D. & ZINCK, T. 1998. Transplanting native plants to revegetate abandoned farmland in the Western Mojave desert. *Journal of Environmental Quality* 27: 960-967.
- HARRINGTON, C.A. 1999. Forests planted for ecosystem restoration or conservation. *New Forests* 17: 175-190.
- HOOKE, P.B. & BURKE, I.C. 2000. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: Control by topography, soil texture, and microclimate. *Ecology* 81: 2686-2703.
- HOOKE, P.B., BURKE, I.C. & LAUENROTH, W.K. 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.
- HOOKE, P.B. & LAUENROTH, W.K. 1994. Root system response of a perennial bunchgrass to neighbourhood-scale soil water heterogeneity. *Functional Ecology* 8: 738-745.
- HOSMER, D.W. & LEMESHOW, S. 1989. Applied logistic regression. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.
- KADMON, R., YAIR, A. & DANIN, A. 1989. Relationship between soil properties, soil moisture, and vegetation along loess-covered hillslopes, northern Negev, Israel. *Catena Supplement* 14: 43-57.
- KOSMAS, C., MOUSTAKAS, N., DANALATOS, N.G. & YASSOGLOU, N. 1994. The effect of rock fragments on wheat biomass production under highly variable moisture conditions in Mediterranean environments. *Catena* 23: 191-198.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical Ecology. Second english edition. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- LISTER, A.J., MOU, P.P., JONES, R.H. & MITCHELL, R.J. 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.
- LÓPEZ BERMÚDEZ, F., ROMERO, A., MARTÍNEZ, J. & MARTÍNEZ, J. 1996. The El Ardal field site: soil and vegetation cover. En: BRANDT, C.J. & THORNES, J.B. (eds.), Mediterranean desertification and land use, John Wiley & Sons, Chichester, pp. 169-188.
- MAESTRE, F.T., BAUTISTA S., CORTINA J. & BELLOT, J. 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655.
- MEREDIEU, C., ARROUAYS, D., GOULARD, M. & AUCLAIR, D. 1996. Short range soil variability and its effect on red oak growth (*Quercus rubra* L.). *Soil science* 161: 29-38.
- MOORE, D.C. & SINGER, M.J. 1990. Crust formation effects of soil erosion processes. *Soil Science Society of America Journal* 54: 1117-1123.
- MORIN, J. & WINKEL, J.V. 1996. The effect of raindrop impact and sheet erosion on infiltration rate and crust formation. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1223-1227.
- MOU, P., JONES, R.H., MITCHELL, R.J. & ZUTTER, B. 1995. Spatial distribution of roots in Sweetgum and Loblolly Pine monocultures and relations with above-ground biomass and soil nutrients. *Functional Ecology* 9: 689-699.
- NAGELKERKE, N.J.D. 1991. A note on general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78: 691-692.
- NORUŠIS, M.J. 1997. SPSS Professional Statistics 7.5. SPSS Inc., Chicago, USA.
- PAN, D., BOUCHARD, A., LEGENDRE, P. & DOMON, G. 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.

- PAUL, E.A. & COLLINS, H.P. 1997. The characteristics of soil organic matter relative to nutrient cycling. En: LAL, R., BLUM, W.H., VALENTINE, C. & STEWART, B.A. (eds.), *Methods for Assessment of Soil Degradation*. CRC Press, Boca Raton, pp. 181-197.
- PAYN, T.W., HILL, R.B., HÖCK, B.K., SKINEER, M.F., THORN, A.J. & RIJKSE, W.C. 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. & WESSELING, C.G. 1998. Gstat: a program for geostatistical modelling, prediction and simulation. *Computers & Geosciences* 24: 17-31.
- PELLETIER, B., FYLES, J.W. & DUTILLEUL, P. 1999. Tree species control and spatial structure of forest floor properties in mixed-species stand. *Ecoscience* 6: 79-91.
- POESEN, J. & LAVÉE, H. 1994. Rock fragments in top soils: significance and processes. *Catena* 23: 1-28.
- ROBERTSON, G.P. & GROSS, K.L. 1994. Assessing the Heterogeneity of Belowground Resources: Quantifying Pattern and Scale. En: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (eds.), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. Academic Press, New York, pp. 237-253.
- RUBIO, A. & ESCUDERO, A. 2000. Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environments. *Plant and Soil* 220: 139-150.
- RYEL, R.J., CALDWELL, M.M. & MANWARING, J.H. 1996. Temporal dynamics of soil spatial heterogeneity in sagebrush-wheatgrass steppe during a growing season. *Plant and Soil* 184: 299-306.
- 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.
- SCHLESINGER, W.H., REYNOLDS, J.F., CUNNINGHAM, G.L., HUENNEKE, L.F., JARRELL, W.M., VIRGINA, R.A. & WHITFORD, W. G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247: 1043-1048.
- SCHLESINGER, W.H., RAIKES, J.A., HARTLEY, A.E. & CROSS, A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- STEIN, A., BROUWER, J. & BOUMA, J. 1997. Methods for comparing spatial variability patterns of millet yield and soil data. *Soil Science Society of America Journal* 61: 861-870.
- TILMAN, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- TRUMAN, C.C., PERKINS, H.F., ASMUSSEN, I.E. & ALLISON, H.D. 1988. Using ground-penetrating radar to investigate variability in selected soil properties. *Journal of Soil and Water Conservation* 43: 341-345.
- VALENTIN, C. 1994. Surface sealing as affected by various rock fragment covers in West Africa. *Catena* 23: 87-98.
- VALLEJO, V.R., BAUTISTA, S. & CORTINA, J. 2000a. Restoration for soil protection after disturbances. En: TRABAUD, L. (ed.), *Life and Ecosystems in the Mediterranean*, WIT Press, Southampton, pp. 301-344.
- VALLEJO, V.R., SERRASOLSES, I., CORTINA, J., SEVA, J.P., VALDECANTOS, A. & VILAGROSA, A. 2000b. Restoration strategies and actions in Mediterranean degraded lands. En: ENNE, G. ZANOLLA, Ch., PETER, D. (eds.), *Desertification in Europe: mitigation strategies, land use planning*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, pp. 221-233.
- VILAGROSA, A., SEVA, J.P., VALDECANTOS, A., CORTINA, J., ALLOZA, J.A., SERRASOLSAS, I., DIEGO, V., ABRIL, M., FERRAN, A., BELLOT, J. & VALLEJO, V.R. 1997. Plantaciones para la restauración forestal en la Comunidad Valenciana. En: VALLEJO, V.R. (eds.), *La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. CEAM-Generalitat Valenciana, Valencia, pp. 435-546.
- WEBSTER, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Advances in Soil Science* 3: 1-70.
- WEBSTER, R. 2001. Statistics to support soil research and their presentation. *European Journal of Soil Science* 52: 331-340.
- WEST, N.E. 1989. Spatial pattern-functional interactions in shrub-dominated plant communities. En: MCKELL, C.M. (ed.), *The biology and utilization of shrubs*. Academic Press, San Diego, pp. 283-305.

- WHISENANT, S. G. 1999. *Repairing Damaged Wildlands*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- WHISENANT, S.G., THUROW, T.L. & MARANZ, S.J. 1995. Initiating autogenic restoration on shallow semiarid sites. *Restoration Ecology* 3: 61-67.
- WILSON, T.B. & WITKOWSKI, E.T.F. 1998 Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments* 37: 541-550.
- 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.