

VEGETACIÓN DISPERSA Y FLUJOS DE VERTIENTE EN CLIMA SEMIÁRIDO

Puigdefábregas, J.¹ y Sánchez, G.²

¹ Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC), Almería

² Universidad de Almería

RESUMEN

Se revisa la información disponible sobre la generación y dinámica de los mosaicos de vegetación-suelo desnudo en clima semiárido y su relación con los flujos de vertiente. Muchos de los datos utilizados se obtuvieron en el área experimental de Rambla Honda (Almería) que opera en el marco del proyecto MEDALUS de la Comisión de las Comunidades Europeas. Las conclusiones indican que la diferenciación de las propiedades del suelo entre las fases veegtadas y desnudas se refuerza con el tiempo. Las primeras se convierten en "islas de fertilidad" y núcleos activos de sucesión, mientras que las segundas sufren una progresiva degradación. Los rodales de vegetación obtienen agua de las áreas desnudas adyacentes, de manera que ambas constituyen unidades funcionales, cuya forma y distribución espacial resulta de interacciones entre el crecimiento de las plantas y los flujos de escorrentía y sedimentos a lo largo de las vertientes.

Palabras clave: vegetación dispersa, patrones espaciales, escorrentía, flujo de sedimentos, clima semiárido, modelización, islas de fertilidad.

ABSTRACT

A review is made on the available information about the origin and dynamics of vegetation-bare soil mosaics in semi-arid climate and their relation with runoff and sediment fluxes. Data come mostly from the Rambla Honda field site which is being operated under the Medalus project from the Commission of European Communities. Main conclusions show that differences in the soil properties between vegetated and bare patches are self-reinforced with time. The former become "fertility islands" and active successional spots, while the latter suffer a progressive degradation. Vegetated patches obtain water from neighbour bare areas so that both become functional units. Shapes and spatial patterns of such units result from interactions between plant growth and downhill fluxes of water and sediments.

Key words: sparse vegetation, spatial patterns, runoff, sediment flux, semi-arid climate, modelling, fertility islands.

INTRODUCCION

En zonas de clima semiárido, la escasez de agua determina la reducción de superficies transpiratorias y el manto vegetal no puede alcanzar recubrimientos continuos (SPECHT 1972, EAGLESON y SEGARRA 1985). Sin embargo, las plantas no suelen presentar distribuciones espaciales aleatorias, sino más bien contagiosas o agregadas, formando mosaicos de dos fases bien diferenciadas, rodales con vegetación (matas) y áreas de suelo desnudo (calvas).

Las dimensiones y estructura interna de las matas dependen mucho de la forma de crecimiento y de la arquitectura de las plantas que intervienen en su construcción. Un trabajo clásico (WATT 1947) señalaba que las matas no son entidades estáticas sino que experimentan ciclos vitales, con fases de construcción, madurez y senescencia. Estos ciclos han sido extensamente descritos en la literatura ecológica posterior y han originado aportaciones significativas a la teoría de la sucesión, tales como los conceptos de cambios cíclicos o no direccionales (HORN 1981, O'NEILL *et al.* 1986). Sin embargo, las consecuencias hidrológicas y erosivas de estos procesos, aunque implícitamente contenidas en el trabajo seminal de Watt, no han comenzado a despertar la atención de ecólogos, geomorfólogos e hidrólogos hasta fechas mucho más recientes (SCHLESSINGER *et al.* 1990, GALLART *et al.* 1993, SÁNCHEZ and PUIGDEFÁBREGAS 1994, PUIGDEFÁBREGAS y SÁNCHEZ 1996).

El presente trabajo trata de resumir el estado del arte sobre este tema y señalar los problemas que aun quedan por resolver. Para ello, la discusión adopta el diagrama de la Figura 1, comenzando por revisar los procesos responsables de la diferenciación de fases en los mosaicos de vegetación. A continuación, se exploran los mecanismos de interacción entre el crecimiento de las matas y los flujos de vertiente que dan lugar a estructuras espaciales, tanto a nivel de unidades elementales mata-calva, como a nivel de conjuntos o poblaciones de las mismas.

Gran parte de la información utilizada se ha generado en el área experimental de Rambla Honda (Almería), en el marco del proyecto Medalus (PUIGDEFABREGAS *et al.* 1996). Los detalles acerca de métodos empleados y resultados obtenidos pueden encontrarse en publicaciones, cuyas referencias se indican oportunamente. La estepa de esparto (*Stipa tenacissima*) constituye una fuente recurrente de ejemplos, debido a sus características particularmente adecuadas para ilustrar el argumento de este trabajo.

MOSAICOS DE MATAS Y CALVAS

Numerosas evidencias indican que las diferencias mata-calva, en los mosaicos de vegetación de clima semiárido, se refuerzan con el tiempo mediante bucles de realimentación positiva. Gracias a ellos, el suelo bajo las matas deviene progresivamente más fértil, mientras que el de los calveros tiende a degradarse. De esta manera, se forman "islas de fertilidad" (GARNER y STEINBERGER 1989) en el seno de una matriz de suelo

empobrecido. Sin embargo, aquellas reciben agua, sedimentos y nutrientes de ésta, por lo que, en realidad, ambos elementos son piezas de entidades más complejas, los sistemas mata-calva.

ISLAS DE FERTILIDAD

Se han señalado numerosas diferencias en las propiedades del suelo, entre matas y calvas. Bajo las matas, se registra una mayor capacidad de almacenamiento de agua y un incremento de fertilidad. Entre las causas de la primera, se cita el mayor espesor de suelo (GARCÍA-MOYA y MCKELL 1970, ROSTAGNO *et al.* 1991, DANIN 1991), la menor densidad aparente (BELSKY *et al.* 1993), mayor capacidad de infiltración (LYFORD y QASHU 1969, ELKINS *et al.* 1986) y mayor aporte de agua por escorrentía cortical (PRESSLAND 1973, TROMBLE 1988, NAVAR y BRYAN 1990). Entre las causas del incremento de fertilidad, se incluyen el mayor aporte de materia orgánica por desfronde (MULLER 1953, BARTH y KLEMMEDSON 1978 y 1982, VIRGINIA y JARRELL 1983) y de nitrógeno (GARCÍA-MOYA y MCKELL 1970, CHARLEY y WEST 1977, WEST y KLEMMEDSON 1978, BARTH y KLEMMEDSON 1982) así como el aumento de actividad biológica en el suelo (PARKER *et al.* 1982, GARNER y STEIBERGER 1989).

Uno de los hechos que más condicionan las diferencias de suelo entre matas y calvas se refiere al balance de sedimentos. Bajo las matas, suelen formarse depósitos de sedimentos finos en forma de montículos, mientras que las áreas adyacentes de suelo desnudo tienden a presentar enriquecimiento de fragmentos rocosos y otros signos de erosión por arroyada.

Los montículos bajo las matas pueden originarse por erosión diferencial respecto a las calvas adyacentes (ROSTAGNO y DEL VALLE 1988). La propia vegetación favorece la deposición de polvo (SORIANO 1983) y la intercepción de sedimentos transportados por la escorrentía (GALLART *et al.* 1993, SANCHEZ y PUIGDEFÁBREGAS 1994). Los sedimentos pueden quedar atrapados bajo la vegetación por salpicadura diferencial (PARSONS *et al.* 1992) mediante la cual, gracias a la menor energía de la lluvia bajo las matas, los sedimentos pueden ser "salpicados" bajo ellas, pero no a la inversa. Finalmente, la actividad animales cavadores ha sido también señalada como factor de acumulación de sedimentos bajo las matas (COX y GAKAHU 1986).

Gracias a los anteriores procesos, las matas suelen albergar comunidades de plantas anuales con las cuales establecen relaciones de facilitación mutua (PUGNAIRE *et al.* 1996 a) que se refuerzan con el tiempo (PUGNAIRE *et al.* 1996 b). De esta manera, las fases vegetadas del mosaico constituyen los núcleos activos o puntos calientes donde se asienta la mayor tasa de cambio, tanto en términos sucesionales como pedogenéticos.

SISTEMA MATA-CALVA

Debido al gran número de evidencias que atestiguan la diferenciación entre el suelo de matas y calvas en los mosaicos de vegetación, la mayoría de los modelos hidrológicos y de erosión los tratan como entidades separadas, con

propiedades diferentes (KIRKBY y NEALE 1986). Sin embargo existen razones para suponer que ambas entidades están relacionadas entre sí, constiyuyendo unidades funcionales más complejas. Desde una perspectiva ecológica (MARGALEF 1991), puede anticiparse que los rodales vegetados explotan las áreas desnudas, aprovechando sus recursos de agua, sedimentos, nutrientes, etc. Eso significa que las matas no podrían existir sin las calvas y que cualquier intento de incrementar la cubierta vegetal por encima de una cierta "capacidad de carga", determinada por la disponibilidad de agua, estaría condenada al fracaso.

Considerando específicamente las relaciones hídricas entre matas y calvas, la primera cuestión que podemos plantearnos es si efectivamente, las primeras obtienen agua de las segundas y en caso afirmativo, si la consiguen a partir del suelo o de la escorrentía superficial. El primer caso implica que los sistemas radiculares de las matas se extiendan a las calvas y ocupen el espacio de manera más homogénea que la porción vegetal epigea. El segundo caso supone que las matas tienen cierta capacidad para interceptar la escorrentía vertida por las áreas desnudas adyacentes.

Las dos situaciones se dan en la naturaleza y es probable que no se excluyan mutuamente. La primera será más frecuente en plantas leñosas, con raíces profundas, mientras que la segunda, predominará en plantas herbáceas, con raíces someras. En Rambla Honda, podemos documentar ejemplos de las dos estrategias.

La colonización integral del suelo por parte de las raíces y la obtención de agua de capas profundas, incluso bajo áreas desnudas, lo encontramos en *Retama sphaerocarpa*. Se trata de un arbusto que en Rambla Honda, vive sobre formaciones sedimentarias arenosas próximas a los cauces. Su biomasa hipogea es 16-20 veces superior a la epigea (PUIGDEFABREGAS *et al.* 1996).

En mayo de 1994, se realizó un experimento consistente en introducir agua marcada con Li^+ en una sonda piezométrica instalada 3 años antes en un área desnuda. La sonda nunca había registrado nivel freático alguno y su profundidad era de 26 m efectivos, en el seno de la masa sedimentaria. Los resultados mostraron que a las 24 h de la prueba, el contenido en Li^+ de los cladodios jóvenes de las 9 matas de retama más próximas a la sonda se había multiplicado por 50 (HAASE *et al.* 1996). La concentración de Li^+ alcanzada en los cladodios presentó una correlación significativa con el tamaño de la copa (diámetros entre 2 m y 5 m), pero no con la distancia a la sonda que variaba entre 5 m y 12 m. El experimento permite concluir que *R. sphaerocarpa*, además de obtener agua a enorme profundidad, es capaz de explorar el suelo en zonas exteriores a la proyección de su propia copa.

El aprovechamiento predominante del agua proporcionada por la escorrentía superficial generada en las áreas desnudas, entre matas, lo encontramos en los espartales de *Stipa tenacissima*.

Por una parte, la colonización del suelo exterior a la mata por parte de las raíces de esparto es muy escasa. Los datos disponibles indican que la biomasa de raíces en los calveros es de cuatro a cinco veces inferior a la de las

matas (L. GUTIERREZ, comunicación personal) y en gran parte constituida por raíces de plantas anuales. El comportamiento de las curvas de secado bajo matas y en calvas sugieren que la utilización del agua subsuperficial de las últimas por las raíces de las matas de esparto es mínima. En efecto, durante el invierno, el agua se pierde antes por evaporación en las calvas que bajo las matas, gracias a la protección de las copas en época de escasa transpiración. Sin embargo, durante la primavera, el secado ocurre a parecida velocidad en ambos sitios (PUIGDEFABREGAS y SANCHEZ 1996). Si las matas tomaran agua de las áreas desnudas, éstas se secarían mas deprisa en primavera ya que deberían soportar, a la vez, pérdidas de agua por evaporación directa y por drenaje a través de las raíces.

El papel de las calvas como fuente de escorrentía superficial aprovechada por las matas adyacentes se demostró mediante un sencillo experimento consistente en someter un conjunto de matas de esparto a la exclusión de la escorrentía superficial durante un año. Los resultados confirmaron la importancia de la escorrentía como aportación suplementaria de agua a las matas de esparto (SÁNCHEZ 1995, PUIGDEFABREGAS y SÁNCHEZ 1996). Las muestras tratadas con exclusión, mostraron un crecimiento foliar y contenido medio de humedad del suelo, significativamente inferior a los testigos (Tabla 1).

Por otra parte, medidas experimentales con colectores Gerlach (SÁNCHEZ 1995, PUIGDEFABREGAS y SÁNCHEZ 1996) indican que las matas interceptan algo más de la mitad de la escorrentía y de los sedimentos que circulan por la ladera, debido esencialmente a la infiltración y sedimentación en el depósito adyacente a la mata, ladera arriba (Tabla 2). La mata, propiamente dicha, parece desempeñar un papel poco significativo en la intercepción de escorrentía.

El comportamiento hidrológico de la capa superior del suelo bajo la mata de esparto es bastante complejo, debido a la influencia de la materia orgánica, con posibles efectos hidrofóbicos y formación de capas superficiales saturadas de manera efímera que producen escorrentía superficial en determinadas fases de los eventos lluviosos (Puigdefábregas y Sánchez 1996). Las medidas experimentales de infiltración disponibles, utilizando un simulador de lluvia tipo Calvo (1988) de 0.5 m de diámetro y lluvia de 50 mm. h⁻¹ durante 1/2 hora, no señalan diferencias significativas en los coeficientes de escorrentía entre matas y calvas (NICOLAU *et al.* 1996).

Los resultados anteriores muestran que por lo menos en el caso del esparto, el sistema mata-calva constituye una unidad funcional, desde el punto de vista hidrológico. La segunda proporciona a la primera, un complemento de agua, por escorrentía que se añade a la que recibe directamente de la precipitación. Como corolario, para una densidad de cubierta vegetal y condiciones locales de clima y de suelo dadas, existirá una longitud de calva, en sentido de la pendiente, que optimice los aportes por escorrentía a las matas. La existencia de esa longitud óptima puede demostrarse mediante consideraciones geométricas, teniendo en cuenta que el coeficiente de escorrentía

disminuye con la longitud recorrida y que la eficiencia interceptora de la mata aumenta con su longitud ladera abajo (PUIGDEFABREGAS y SANCHEZ 1996). La Figura 2 muestra la coincidencia entre los valores calculados de longitud de calva que mayor escorrentía aporta a las matas, y los observados en un caso real.

ESTRUCTURAS ESPACIALES

Como hemos señalado, de la información disponible, se desprende que los mosaicos formados por la vegetación en clima semiárido tienden a reforzarse a sí mismos, gracias a los propios procesos que los generan, acentuando las diferencias entre las fases vegetadas y desnudas. Cuando se sitúan en vertiente, esos mosaicos son anisótropos respecto a los flujos de agua y nutrientes que los recorren siguiendo la pendiente.

Como se indica en la Figura 1, los flujos con direcciones preferenciales tienden a producir estructuras espaciales en la configuración de los mosaicos, las cuales, a su vez, mediante mecanismos de retroalimentación, modifican los flujos y en consecuencia, los almacenes de agua y sedimentos en las vertientes. A continuación examinaremos cómo se producen esos reajustes entre flujos y estructuras, primero a nivel del sistema mata-calva y después, a nivel de vertiente, en el conjunto del mosaico. Nos fijaremos sobre todo en el flujo de sedimentos sobre mosaicos de matas gramínoideas (*Stipa tenacissima*).

ESTRUCTURAS ESPACIALES EN EL SISTEMA MATA-CALVA

En el caso del esparto, hemos señalado el papel de las áreas desnudas como fuentes escorrentía y hemos anticipado la existencia de relaciones óptimas entre las dimensiones de matas y calvas en el sentido de la pendiente. Los calveros, son además fuentes de sedimentos que se depositan en microconos ladera arriba de las matas (Tabla 2).

Las matas de esparto presentan formas circulares, constituidas por módulos o conjuntos de tallos conectados entre sí. Una masa de hojarasca muerta suele ocupar el centro de la mata y los tallos jóvenes se concentran en la periferia de la misma. Las matas presentan un ciclo vital bastante definido, con una etapa de crecimiento, hasta constituir la estructura circular y otra de senescencia que comporta la desconexión de los sectores internos de los módulos y la desorganización de la primitiva mata. Eventualmente, la fase de senescencia puede dar lugar al inicio de nuevas matas a partir restos de módulos aislados.

La ocupación del espacio se realiza por acodo, o enraizamiento de los tallos jóvenes que al doblarse, toman contacto con el suelo. Este proceso crucial puede obstaculizarse por el fieltro de hojas muertas en la mata y por la presión de los sedimentos acumulados ladera arriba de la misma. El primer caso conduce a una reducción general del crecimiento radial, pero el segundo, modifica la forma de la mata y esto, a su vez, produce cambios en la distribución y cuantía de los sedimentos acumulados.

Este conjunto de procesos, observados en el campo, ha sido formalizado mediante un modelo sencillo, espacialmente distribuido, que describe la evolución de la forma de las matas, la estructura demográfica de los tallos y la microtopografía asociada (SÁNCHEZ y PUIGDEFÁBREGAS 1994, SÁNCHEZ 1995). El modelo consta de dos módulos, uno abiótico que gobierna el flujo de sedimentos de una celda a otra y otro biótico que simula la ocupación del espacio y la senescencia de la mata.

El módulo abiótico se basa en la ecuación de Musgrave extendida por KIRKBY y NEALE (1986) para incorporar parámetros de salpicadura y de arroyada

$$S_{ij} = k_1 \cdot g + k_2 \cdot Q^2 \cdot g^2$$

donde S es la descarga de sedimentos a partir de la celda ij , g es la pendiente, Q , la escorrentía superficial, mientras que k_1 y k_2 son parámetros de salpicadura y de arroyada, a su vez, influidos por la vegetación.

El módulo biótico se basa en la ecuación

$$G_{ij} = 1/DT \cdot (1-b_{edad}) \cdot (1 - b_{hojarasca}) \cdot (1-b_{sedimentos})$$

Donde G indica la producción de nuevos tallos en la celda ij . $1/DT$ expresa una G máxima, expresada como el inverso del tiempo de división necesario para que un tallo genere uno nuevo. Esa G máxima se ve restringida por sucesivos términos, cuyos coeficientes describen los efectos depresivos de la edad de los tallos, de la hojarasca y de los sedimentos acumulados, sobre la generación y supervivencia de los brotes.

Los experimentos de simulación realizados con este modelo han demostrado un grado aceptable de realismo (SÁNCHEZ y PUIGDEFÁBREGAS 1994). Cuando las tasas de crecimiento son bajas, la influencia de la hojarasca determina la forma circular y estructura radial de edades de los tallos en la mata. Cuando la velocidad de crecimiento es elevada, los tallos pueden escapar a la influencia de la hojarasca y la mata presenta formas menos compactas y más irregulares.

El incremento del flujo de sedimentos se manifiesta en el cambio de matas circulares a otras alargadas o arriñonadas, con el eje mayor orientado perpendicularmente a la pendiente y nítidos micro-conos de sedimentación situados ladera arriba (Figura 3).

ESTRUCTURAS ESPACIALES A NIVEL DE VERTIENTE

Hemos visto que en el caso de *Stipa tenacissima*, las interacciones entre el flujo de sedimentos y la tasa de crecimiento de las plantas determinan la organización espacial de los sistemas mata-calva, así como el micro-relieve y depósitos de sedimentos a ellos asociados. El siguiente paso consiste en preguntarnos si los patrones espaciales de los mosaicos completos, es decir, de

las poblaciones de unidades mata-calva, también expresan la acción de los flujos de vertiente. De ser eso cierto, las variables topográficas asociadas a la circulación de agua y de sedimentos mostrarían algún tipo de control sobre la estructura de los mosaicos.

Con el fin de obtener evidencias en este sentido, se estudiaron los patrones del espartal en una cima piramidal de unas 4 ha, sobre micaesquistos, situada en el área de Rambla Honda (SÁNCHEZ 1995, PUIGDEFÁBREGAS y SÁNCHEZ 1996). Se construyó un modelo digital de elevaciones con celdas de 0.33m x 0.33m y se dividió el área en parcelas de 10m x 10m sobre las que se analizaron los semivariogramas del recubrimiento vegetal en dirección de las curvas de nivel y de la pendiente, calculados sobre fotografías aéreas a gran escala (1/3.500).

Algunos de los resultados de este análisis se muestran en la Figura 4, donde puede observarse que la intensidad de patrones repetitivos o bandeado, responde más a la variación de la pendiente o del factor longitud de la pendiente, *Slope Length Factor* (SLF^l) que a la del área contribuyente A_s . Los dos primeros se asocian a la circulación de sedimentos (MOORE y BURCH 1986), mientras que la segunda se relaciona con la escorrentía (SPEIGHT 1974).

La intensidad del bandeado paralelo a las curvas de nivel alcanza máximos a valores moderados de SLF. Por el contrario, la intensidad del bandeado paralelo a la dirección de la pendiente aumenta constantemente con SLF.

Como antes hemos señalado, para unas condiciones climáticas y de sustrato dadas, la cobertura vegetal controla la longitud de calvas entre matas, maximizando la cosecha de escorrentía por parte de estas últimas. A partir de ahí, el flujo de sedimentos viene regulado, no solo por la disponibilidad de los mismos y la capacidad de transporte, sino también por un conjunto de relaciones interactivas con el crecimiento de las plantas que pueden considerarse análogas a un mecanismo sintonizador.

Si la circulación de sedimentos está en el rango de sintonía del sistema, se forman bandeados paralelos a las curvas de nivel, como respuesta que maximiza la disponibilidad de agua para las plantas y el almacenamiento de sedimentos y suelo en la vertiente. Si el flujo de sedimentos está por debajo del umbral de sintonía, como ocurre en áreas de poca pendiente, los conjuntos mata-calva se distribuyen al azar. Si está por encima de ese umbral, los sedimentos circulantes rompen las matas, formando rigolas y dificultando el establecimiento de la vegetación en ellas, hasta que finalmente, se forma un bandeado paralelo a la pendiente.

Respuestas espaciales semejantes han sido descritos en otras comunidades vegetales gramíneas de alta montaña e interpretadas, también, como resultado de la interacción entre el crecimiento de las plantas y el flujo de sedimentos (GALLART *et al.* 1996). Esos autores intentan, además formalizar este proceso mediante un modelo numérico que consigue simular la formación de patrones. También en esa ocasión, el bandeado paralelo a las curvas de nivel se restringe a un intervalo de valores de crecimiento vegetal y movimiento de material en la vertiente.

En ambientes más áridos, con pendientes suaves y suelos de textura limosa y arcillosa, se han identificado también fenómenos de bandeado, con fajas decamétricas, que se interpretan como adaptaciones a la cosecha de la escorrentía generada en las zonas desnudas (VALENTIN *et al.* 1996). Se trata de las formaciones conocidas como "brousse tigrée", descritas en el Sahel, en Australia y en el desierto de Chiuaua (Méjico).

Si bien falta todavía mucha información de campo para formalizar y parametrizar adecuadamente los efectos de la estructura espacial de la vegetación sobre los flujos de vertiente, su capacidad de modificar la "resistencia" a los mismos parece evidente.

Los bandeados paralelos a las curvas de nivel, favorecen la cosecha de escorrentía por parte de la vegetación, canalizan la mayor parte del flujo de agua hacia la evapotranspiración, incrementan el almacenamiento de suelo en las vertientes y disminuyen el flujo de sedimentos. Experimentos con simulación numérica (GALLART *et al.* 1993) sugieren que con este tipo de bandeo, las clásicas curvas exponenciales decrecientes que relacionan la evacuación de sedimentos con la cobertura vegetal presentan formas más cóncavas que las correspondientes a distribuciones espaciales aleatorias.

Por su parte, los patrones con bandas paralelas a la pendiente, al incrementar el área contribuyente y el factor longitud de pendiente en algunos sectores, favorecen la escorrentía concentrada y aumentan la eficiencia general de transporte. Las curvas erosión-cobertura vegetal son menos cóncavas que las resultantes de vegetación distribuida al azar, o incluso pueden adoptar formas convexas, con máximos en tramos de bajo recubrimiento vegetal, por estímulo a la rigolización (ROGERS 1989) Todo ello, tiende a disminuir la disponibilidad de agua y el almacenamiento de sedimentos en las vertientes.

CONCLUSIONES

En climas semiáridos, el recubrimiento vegetal se halla limitado por la disponibilidad hídrica, pero las plantas no suelen distribuirse al azar, sino de manera agregada, formando mosaicos de dos fases, matas y áreas desnudas.

Las diferencias entre ambas fases de los mosaicos se acentúan con el tiempo, gracias a procesos de realimentación positiva. El suelo, bajo las matas, adquiere mayor fertilidad y capacidad de almacenamiento de agua, mientras que las calvas sufren una degradación progresiva.

Las matas obtienen agua de las áreas desnudas adyacentes, por lo que ambos elementos constituyen unidades funcionales o subsistemas en el conjunto del mosaico de vegetación.

Tanto la forma de las matas y micro-relieve asociado, como sus patrones espaciales, incluyendo el almacenamiento de agua y de suelo, resultan de la interacción entre el crecimiento de las plantas y los flujos de vertiente.

De esta manera, la organización de la vegetación en el espacio modifica la longitud efectiva de la escorrentía y la eficiencia del transporte de sedimentos, controlando las funciones que relacionan esos flujos con el recubrimiento vegetal.

AGRADECIMIENTOS

La investigación para esta contribución fue realizada en el marco del proyecto MEDALUS (Mediterranean Desertification and Land Use) financiado por EEC en el Programa Europeo sobre el Medio Ambiente, contrato nº EV5V-CT92-0128, a cuyo soporte, los autores expresan su agradecimiento.

REFERENCIAS

- BARTH, R.C. and J.O. KLEMMEDSON. 1978. Shrub-influenced spatial patterns of dry matter, nitrogen and organic carbon. *Soil Science Soc. Am. J.* , 42, 804-809.
- BARTH, R.C. and J.O. KLEMMEDSON. 1982. Amount and distribution of dry matter, nitrogen and organic carbon in soil-plant systems of mesquite and palo verde. *Journal of Range Management* , 35 (4), 412-418.
- BELSKY, A.J., S.M. MWONGA, R.G. AMONDSO, J.M. DUXBURY, and 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.
- CALVO, A., J.M. GISBERT, E. PALAU, M. ROMERO. 1988. Un simulador de lluvia portátil de fácil construcción. En : Sala y Gallart (eds). *Métodos y técnicas para la medición en el campo de procesos geomorfológicos*. Monografía 1. 6-15. Sociedad Española de Geomorfología. Zaragoza.
- CHARLEY, J.L. and N.E. WEST. 1977. Micro-patterns of nitrogen mineralization activity in soils of some shrub- dominated semi-desert ecosystems of Utah. *Soil Biol. Biochem.* , 9, 357-365.
- COX, G.W. and C.G. GAKAHU. 1986. A latitudinal test of the fossorial rodent hypothesis of Mima mound origin. *Zeitschrift für Geomorphologie* , 30, 485-501.
- DANIN, A. 1991. Plant adaptations in desert dunes. *Journal of Arid Environments* 21, 193-212.
- EAGLESON, P.S. and R.I. SEGARRA. 1985. Water limited equilibrium of savanna vegetation systems. *Water Resources Research* , 21, 1483-1493.
- ELKINS, N.Z., G.V. SABOL, T.J. WARD, and W.G. WHITFORD. 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia* , 68, 521-528.
- GALLART, F., J. PUIGDEFABREGAS, and G. DEL BARRIO. 1993. Computer simulation of high mountain terraces as interaction between vegetation growth and sediment movement. *Catena* , 20, 529-542.
- GARCIA-MOYA, E. and C.M. MCKELL. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51, 81-88.
- GARNER, W. and Y. STEINBERGER. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in a desert ecosystem. *Journal of Arid Environments* , 16, 257-262.
- HAASE, P., F.I. PUGNAIRE, E.M. FERNÁNDEZ, J. PUIGDEFÁBREGAS, S.C. CLARK, L.D. INCOLL. 1996. An investigation of rooting depth of the semiárid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. By labelling of ground water with a chemical tracer. *J. Hydrology* 177, 23-31.
- HORN, H.S. 1981. Succession. In *Theoretical Ecology, principles and applications.*, ed. May R.M. Blackwell Scientific Publications, 253-271.
- KIRKBY, M.J. and R.H. NEALE. 1986. A soil erosion model incorporating seasonal factors. In *International Geomorphology 1986, Part II*, ed. W. Gardiner. Wiley & Sons. New York, 189-210.
- LYFORD, F.P. and H.K. QASHU. 1969. Infiltration rates affected by desert vegetation. *Water Resources Research* , 5 (6), 1373-1378.

- MARGALEF, R. 1991. Teoría de los sistemas ecológicos. Publicacions de la Universitat de Barcelona. 290 p.
- MOORE, I.D. and G.J. BURCH. 1986. Physical basis of the Length-slope factor in the Universal Soil Loss Equation. *Soil Science Soc. Am. J.* 50 (5), 1294-1298.
- MULLER, C.H. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* , 40 (2), 53-60.
- NAVAR, J. and R. BRYAN. 1990. Interception loss and rainfall redistribution by three semi-arid growing shrubs in Northeastern Mexico. *Journal of Hydrology* , 115, 51-63.
- NICOLAU, J.M., A. SOLE, J. PUIGDEFABREGAS, and L. GUTIERREZ. 1996. Effects of soil and vegetation on runoff along a catena in semi-arid Spain. *Geomorphology* 14, 297-309.
- O'NEILL, R.V., D.L. DE ANGELIS, J.B. WAIDE, and T.F.H. ALLEN. 1986. A hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press Princeton (NJ) USA.
- PARKER, L.W., H.G. FOWLER, G. ETTERS HANK, and W.G. WHITFORD. 1982. The effects of subterranean termite removal on desert soil nitrogen and ephemeral flora. *Journal of Arid Environments* , 5, 53-59.
- PARSONS, A.J., A.D. ABRAHAMS, and J.R. SIMANTON. 1992. Microtopography and soil-surface materials on semi-arid piedmont hillslopes, southern Arizona. *Journal of Arid Environments* , 22, 107-115.
- PRESSLAND, A.J. 1973. Rainfall partitioning by an arid woodland (*Acacia aneura* F. Muell) in South-Western Queensland. *Australian Journal of Botany* , 21, 235-245.
- PUGNAIRE, F.I., P. HAASE, and J. PUIGDEFABREGAS. 1996 (a). Facilitation between higher plant species in semi-arid environment. *Ecology* 77. (en prensa).
- PUGNAIRE, F.I., P. HAASE, J. PUIGDEFABREGAS, M. CUETO, L.D. INCOLL, S.C. CLARK. 1996. Facilitation and succession under the canopy of the leguminous shrub *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* (en prensa)
- PUIGDEFABREGAS, J. and G. SANCHEZ. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness in semi-arid slopes. In Anderson, M. and S. Brooks eds. *Advances in Hillslope Processes*. John Wiley & Sons. London (in press).
- PUIGDEFABREGAS, J., C. AGUILERA, A. BRENNER, S. CLARK, M. CUETO, L. DELGADO, F. DOMINGO, L. GUTIERREZ, L. INCOLL, R. LAZARO, J.M. NICOLAU, G. SANCHEZ, A. SOLE, and S. VIDAL. 1996. The Rambla Honda Field Site. Interactions of soil and vegetation along a catena in semi-arid SE Spain. In Thornes, J. and J. Brandt, eds. *Mediterranean Desertification and Land Use*. John Wiley & Sons London, (in press).
- ROSTAGNO, C.M. and H.F. DEL VALLE. 1988. Mounds associated with shrubs in aridic soils of northeastern Patagonia: characteristics and probable genesis. *Catena* , 15, 347-359.
- ROSTAGNO, C.M., H.F. DEL VALLE, and 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.
- SANCHEZ, G. 1995. Arquitectura y dinámica de las matas de esparto (*Stipa tenacissima* L.), efectos en el medio e interacciones con la erosión. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- SÁNCHEZ, G. and J. Puigdefábregas. 1994. Interaction between plant growth and sediment movement in semi-arid slopes. *Geomorphology* , 9, 243-260.
- SCHLESSINGER, W.H., J.F. REYNOLDS, G.L. CUNNINGHAM, L.F. HUENNEKE, W.M. JARRELL, R.A. VIRGINIA, and W.G. WHITFORD. 1990. Biological feedbacks in Global Desertification. *Science* , 247, 1043-1048.
- SORIANO, A. 1983. Desert and semi-desert of Patagonia. In *Temperate deserts and Semi-Deserts*, ed. N.E. West. Elsevier. Amsterdam: 423-460
- SPECHT, R.L. 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Australian Journal of Botany* , 20, 273-299.
- SPEIGHT, J.G. 1974. A parametric approach to landform regions. *Inst. Br. Geogr. Spec. Pub.* ,7, 213-230.

- TROMBLE, J.M. 1988. Water interception by two arid land shrubs. *Journal of Arid Environments*, 15, 65-70.
- VALENTIN C. and others (ed.) 1996. Abstracts of the Conference on Banded Vegetation. ORSTOM. Paris.
- VIRGINIA, R.A. and W.M. JARRELL. 1983. Soil properties in a mesquite-dominated Sonora Desert ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47, 138-144.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22.
- WEST, N.E. and J.O. KLEMMEDSON. 1978. Structural distribution of nitrogen in desert ecosystems. In *Nitrogen in Desert Ecosystems*. U.S./I.B.P. Synthesis Series, ed. N.E. West and J.J. Skujins. Dowden, Hutchinson and Ross. Stroudsburg.

Pies de Figura

Figura 1. Generación de patrones espaciales en la vegetación de clima semiárido

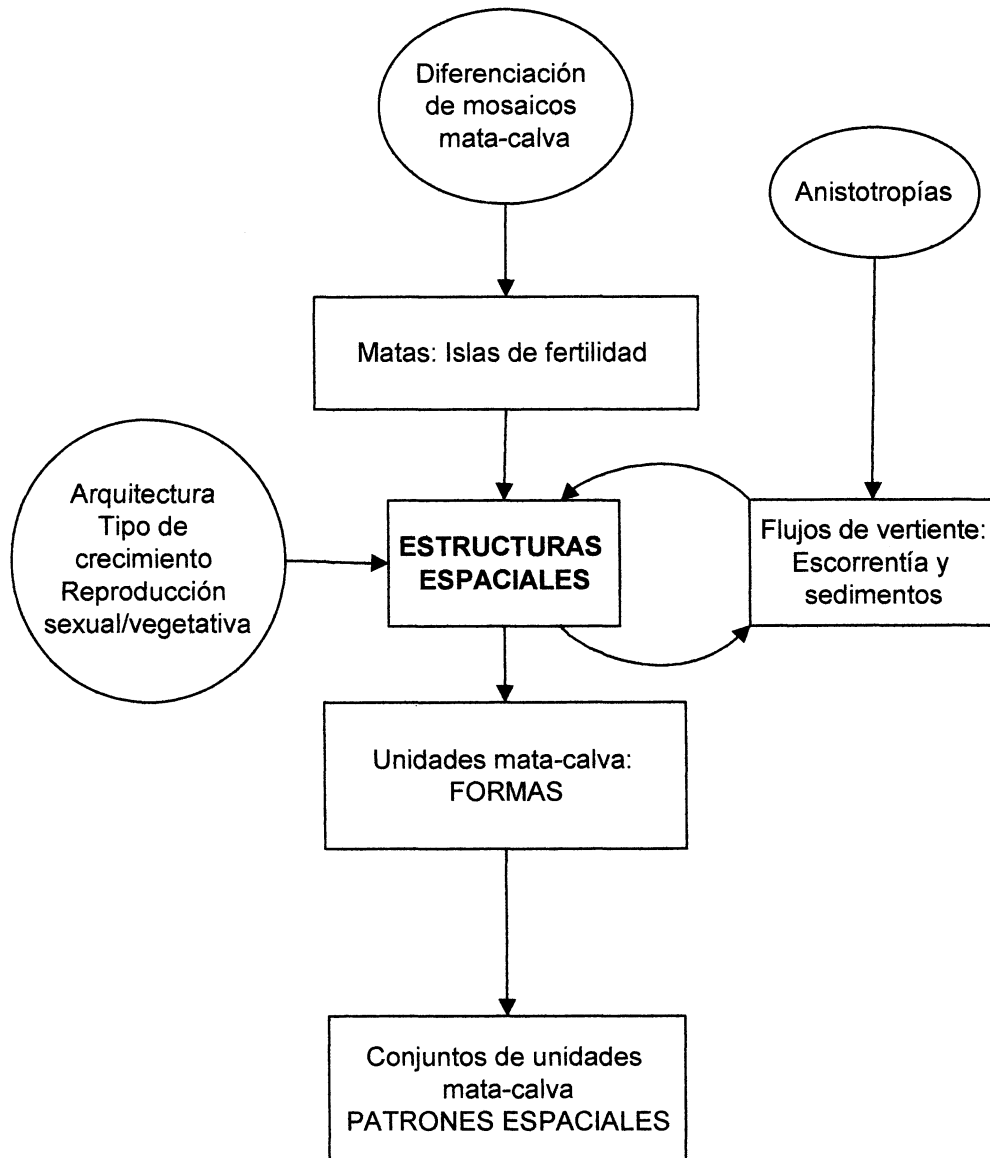
Figura 2. Simulación del aporte total anual de agua (precipitación directa y escorrentía) a las matas de *Stipa tenacissima*, frente a la longitud de las calvas adyacentes ladera arriba, según modelo descrito en Puigdefábregas y Sánchez (1996). Parámetros adaptados a una ladera S del área de Estación Solar, próxima a Rambla Honda (Sánchez 1995). Precipitación anual= 250 mm ; recubrimiento vegetal= 30% ; $ROFF = a \cdot SL^{(-k_2)}$, donde $ROFF$ = escorrentía anual (mm); SL = longitud de ladera (m) ; $a= 33.38$; $b= 0.7$, ambos parámetros determinados empíricamente (Puigdefábregas y Sánchez 1996) ; $RCE = ROFF_{cap} / ROFF_{in} = 1 - exp(-k_1 \cdot VPL)$, donde RCE = eficiencia de captura de escorrentía ; $ROFF_{cap}$ = escorrentía capturada ; $ROFF_{in}$ = escorrentía aportada ; VPL = longitud de la mata (m) ; $k_1 = 1.5$ (valor supuesto tentativamente). La barra vertical de trazo grueso indica el valor medio de la longitud de calvas en la vertiente estudiada y los trazos finos muestran la posición de $\pm 1SE$.

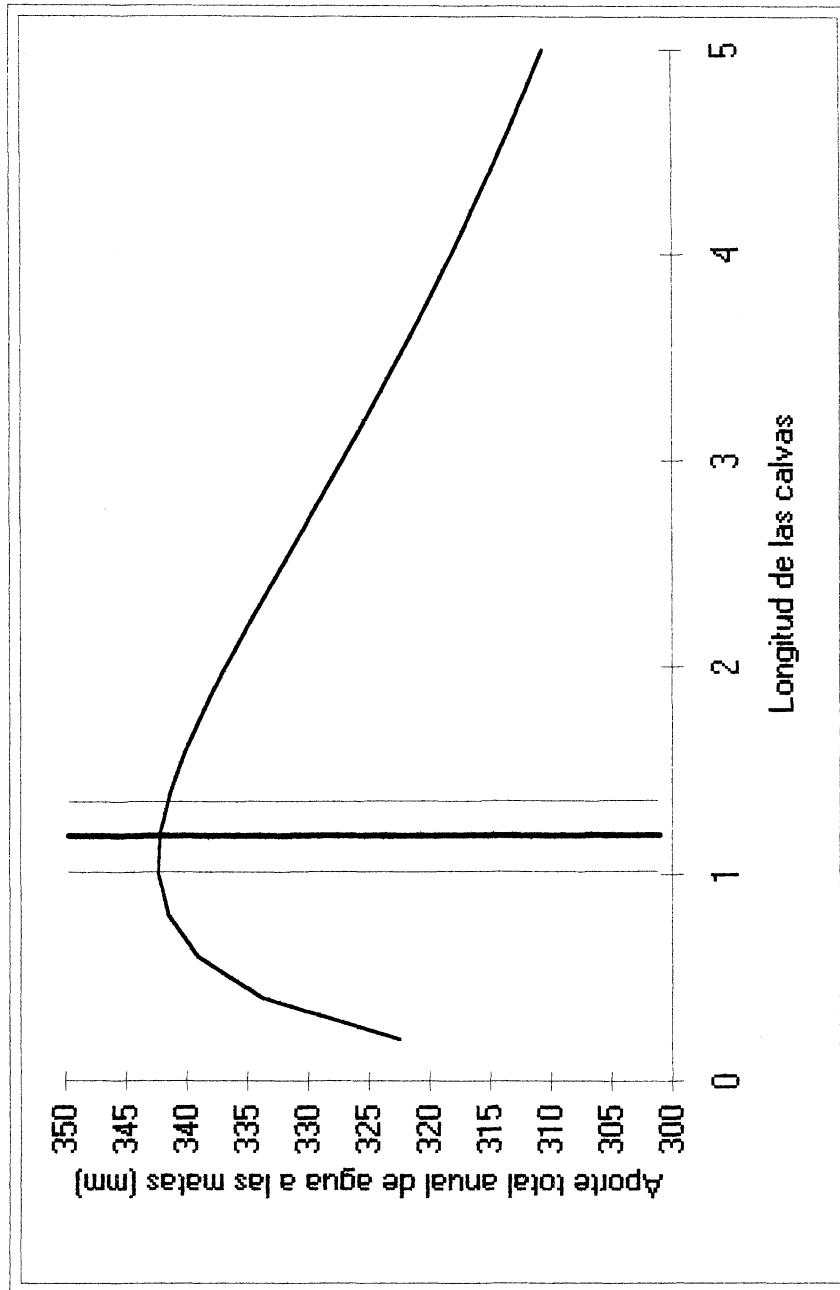
Figura 3. Simulación del desarrollo de matas de *Stipa tenacissima* (izquierda) y del micro-relieve asociado (derecha), utilizando dos valores de flujo de sedimentos, definidos por parámetros de arroyada y salpicadura, y tres valores de tasa de crecimiento (CR). Las celdas de la columna izquierda llevan una barra de escala, para cada fila, equivalente a 30 unidades de longitud. En la imagen izquierda, los tonos oscuros (arriba) indican la edad de los tallos (ED) y los tonos gris suave (abajo) indican los valores de acumulación de hojas muertas (HM). En la imagen derecha, los tonos grises indican las variaciones de relieve (RE) relativas a la topografía inicial, los tonos claros y oscuros expresan aumentos y descensos de cota, respectivamente. (Fuente : derivado de Puigdefábregas y Sánchez 1996)

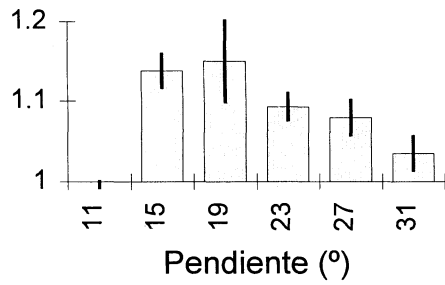
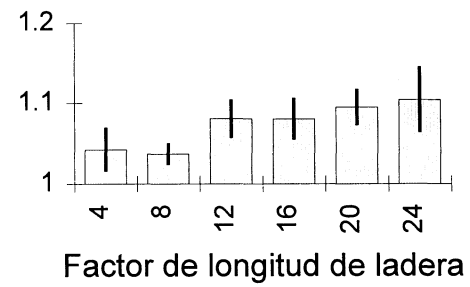
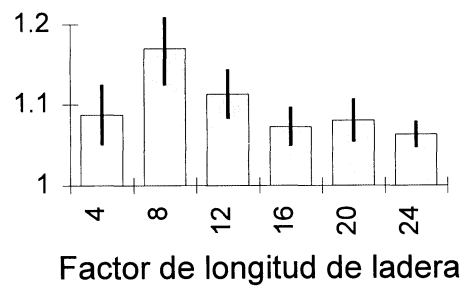
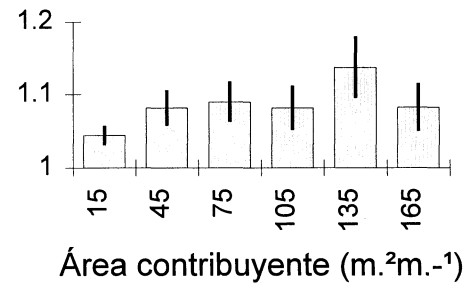
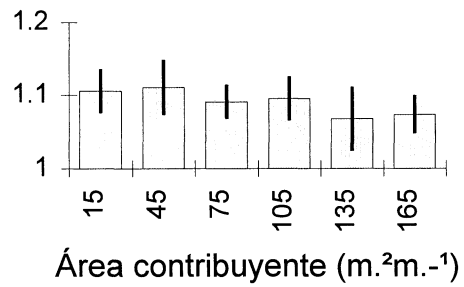
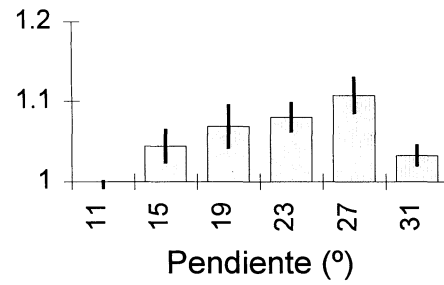
Figura 4. Distribución de valores de intensidad del patrón espacial (IP) en clases de variables topográficas, sobre vertientes expuestas al S cubiertas de *Stipa tenacissima*, en el área experimental de Rambla Honda. IP es el cociente entre el primer pico y el primer valle del semivariograma calculado sobre el recubrimiento vegetal. Las barras de error indican 1 ES. (Fuente : Derivado de Puigdefábregas y Sánchez 1996)

Tabla 1. Efecto de la exclusión de escorrentía procedente de las calvas adyacentes, ladera arriba, sobre el crecimiento foliar y humedad del suelo en matas de *Stipa tenacissima*. Área de Estación Solar-Rambla Honda, con precipitación anual de 250 mm. Entre paréntesis 1 ES. Diferencias respecto a controles significativas (<0.01). (Fuente : Puigdefábregas y Sánchez 1996)

Tabla 2. Valores relativos de flujos de escorrentía y sedimentos en diferentes micro-sitios del complejo mata-calva de *Stipa tenacissima* en el área de Estación Solar-Rambla Honda, medidos con colectores Gerlach de 0.5 m de longitud y calculados en forma de cocientes respecto a los valores medios de las laderas estudiadas. Se utilizaron 48 colectores distribuidos en cuatro líneas de 12 unidades sobre cuatro laderas, durante un periodo de dos años. Entre paréntesis : 1ES. (a) y (b) diferencias significativas (<0.01). (Fuente : Sánchez 1995 ; Puigdefábregas y Sánchez 1996).





I.P. en dirección
de la pendienteI.P. en dirección
de las curvas de nivel

Hoja1

	Crecimiento foliar (cm/tallo/año)	Humedad suelo (media anual 0-5 cm, % vol)
Control	23 (4)	1.6 (0.09)
Exclusión escorrentía	10 (3)	1.3 (0.09)

Hoja1

		Escorrentía	Flujo sedimentos
Calva	(a)	1.21 (0.07)	1.26 (0.10)
Mata-borde superior	(b)	0.54 (0.08)	0.66 (0.11)
Mata	(b)	0.60 (0.11)	0.56 (0.14)
Mata-borde inferior	(b)	0.69 (0.10)	0.55 (0.09)