Efecto de la orientación de la ladera sobre algunas comunidades arbustivas del semiárido central de la depresión del Ebro

José Carlos González Hidalgo(**);
Andreu Bonet(*);
María Teresa Echeverría(**)

Resumen

Se analizan los efectos de la orientación de ladera en comunidades arbustivas del sector semiárido central del Valle del Ebro. Los resultados confirman diferencias en parámetros estructurales (biomasa, distribución de frecuencias), y comportamiento hídrico de las dos especies dominantes (*Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*) que se atribuyen a las diferencias en los factores físicos inducidos por la exposición de ladera (temperatura, ETP, agua en el suelo). Los resultados sugieren la posibilidad de que el efecto de la orientación de ladera sobre el crecimiento vegetal tenga, preferentemente, un carácter selectivo en el tiempo.

Palabras Clave.- Exposición de ladera; Matorral; Semiárido; *Rosmarinus officinalis*; *Ononis tridentata*; Valle del Ebro; Violada (Huesca).

INTRODUCCION

Cabe suponer, a priori, que el efecto de las condiciones ambientales como la topografía, estación climática, orientación de ladera, suelos etc, sobre el crecimiento y estructura de las comunidades vegetales, aumenta en medios sometidos a déficit hídrico (CARTER y KLINKA, 1990). En el caso de la orientación de ladera, ésta provoca, vía radiación incidente, diferentes valores de demanda atmosférica potencial, que es superior en solana respecto a la umbría (FELICÍSIMO y CEPEDAL, 1984; OKE, 1987; KIRKBY *et al.*, 1990). Por ello, en los ambientes con déficit hídrico la mayor demanda atmosférica en las laderas cálidas origina que las condiciones para el establecimiento, mantenimiento y regeneración de las comunidades

vegetales, sean más extremas. Y esta situación debería manifestarse de alguna manera en aquellas comunidades.

Las relaciones entre la orientación de ladera y la humedad en el suelo en áreas de clima semiárido se encuentra documentada en numerosos trabajos. Entre otros, DOUGUEDROIT (1974) en las montañas medias del sur de Francia, KADMON *et al.* (1989), YAIR y BERKOWITZ (1989) y YAIR *et al.* (1980) en semiáridos más extremos de Israel, PARKER (1991) en el semiárido extremo del SW de EEUU, han observado diferencias significativas en los regímenes hídricos de laderas de orientación contrastada. En otras ocasiones, diferentes autores han demostrado los efectos de la orientación de la ladera sobre la cubierta vegetal. El crecimiento diferencial entre solana-umbría es citado por DROZOV (1971, en WHITTAKER y MARKS, 1975), las diferencias en biomasa se indican en ASHTON (1976) y BLACK (1987); finalmente, entre otros muchos, las diferencias interespecíficas entre laderas han sido estudiadas por PUERTO *et al.* (1983 a y b), CORREIA *et al.* (1987), DARGIE (1987), PARKER (1991), KUTIEL y LAVEE (1995), así como recientemente FERRER *et al.*, (1995) han investigado el efecto intraespecífico de la orientación de ladera (*Periplocia angustifolia*) en el sureste ibérico.

Las comunidades vegetales pueden presentar dos extremos de comportamiento en el empleo de los recursos, especialmente en el caso del recurso hídrico. Cuando éste es escaso, la eficiencia de uso parece disminuir, pero el rango de empleo del mismo aumenta. Y a la inversa, cuando la existencia de agua no es limitante. Esta situación podría provocar, entre otros resultados, crecimientos diferenciales (CARTER y KLINKA, 1992). Según los comentarios previos, en el primer caso se trataría de la hipótesis asignada a las solanas, y en el segundo sería la hipótesis aceptable en las umbrías.

Los ambientes semiáridos en la actualidad son centro de interés y estudio por su elevada fragilidad natural (ALBALADEJO y LÓPEZ BERMUDEZ, 1992; FERRER, 1994). Por ello los estudios en microescala pueden evidenciar los efectos de algunos factores sobre la dinámica natural que no son considerados en estudios globales, cuyo conocimiento permita mejorar el manejo y gestión de estos sistemas naturales.

En el presente trabajo se analizan los efectos que la orientación de ladera ejerce sobre la estructura de las comunidades vegetales de matorral mediterráneo en condiciones semiáridas del sector central de la Depresión del Ebro.

ÁREA DE TRABAJO

El estudio se ha desarrollado en la comarca de la Violada, sector central de la Depresión del Ebro, (SW de la

* Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Apdo 99, 03080 Alicante, España.

** Departamento de Geografía, U. Zaragoza.

Figura 1.- Localización de la zona de trabajo

provincia de Huesca, 0° 35' W, 24° 05' W, Figura 1). La zona tiene un clima semiárido, con escasas e irregulares precipitaciones (media 490 mm año⁻¹), temperaturas media anual de 12 °C con fuerte oscilación intermensual (20°C), y déficit hídrico estival de, al menos, tres meses. No son escasos los períodos secos superiores a 40-50 días (retorno 3 años).

Los suelos son delgados, tipo inceptisol, desarrollados a partir de un sustrato de margas y yesos. Se asientan sobre depósitos de ladera de textura franca o francolimosa, con unos 30 cm de profundidad mínima media (al menos en los puntos de muestreo de la vegetación).

El área se localiza en torno a los 450 m sobre el nivel del mar. En su conjunto, la topografía presenta una sucesión de interfluvios y vaguadas de orientación W-E que genera un desarrollo de las laderas en orientación N y S. Las pendientes oscilan entre valores de 15 y 35 %. Entre solana y umbría se ha constatado descriptivamente una ocupación vegetal netamente diferenciada, con formaciones densas en umbría y formaciones aclaradas (en torno al 50 % de cubrimiento) en las solanas (GONZÁLEZ HIDALGO, 1988; GONZÁLEZ HIDALGO y LÓPEZ, 1989).

La vegetación espontánea actual del área de estudio, resultado de los diferentes procesos de degradación de la maquia original y de selección por ambiente gipsícola, corresponde a un *Ononidetum tridentatae* Br.- Bl. et O. de Bolòs 1957, con predominio local de las especies *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata* en el estrato arbustivo, y *Brachypodium retusum* en el estrato herbáceo.

MATERIAL Y METODOS.

El contraste de las comunidades vegetales en el área de trabajo se ha realizado mediante una aproximación sucesiva que contempla, contrastando en cada caso la

situación de umbría respecto a la solana, los siguientes apartados:

- (1) evaluación de los valores potenciales de la demanda atmosférica
- (2) valoración de las condiciones hídricas y térmicas
- (3) aproximación al comportamiento en los consumos de agua
- (4) caracterización de la estructura de las especies arbustivas dominantes

Cálculo de la demanda

Los valores de la demanda potencial se han estimado con la fórmula de Turc. Los datos de temperaturas proceden del observatorio de Almudébar (sito en línea recta de la zona de trabajo unos 3 km, sin pantalla topográfica), y el cálculo de la Radiación de Onda Corta (Ri) se ha efectuado con el programa RADIAC (GRACIA, 1983 versión 3.1); dicho cálculo incluye el factor de visión de horizonte, la pendiente y el azimut a partir de datos de campo. Los valores resultantes fueron corregidos por aproximación estadística con datos suministrados en Estanque A de la citada estación. Más detalles de la metodología empleada se encuentran en GONZÁLEZ HIDALGO y RAVENTÓS (1994).

Condiciones hídricas y térmicas

El seguimiento del agua en el suelo bajo cubierta vegetal se ha realizado semanalmente durante 18 meses (Febrero 1990, Abril 1991), a tres profundidades (15, 30 y 50 cm), y en un perfil en solana y otro en umbría. La técnica empleada fue la del bloque de yeso. Las lecturas de campo fueron transformadas a porcentajes de humedad

capilar mediante calibrado de laboratorio, cuyas especificaciones se encuentran en GONZÁLEZ HIDALGO (1994).

La medida de temperaturas se realizó mediante lectura de termómetros de alcohol localizados en los mismos puntos de muestreo y profundidades.

Valoración de consumos

El estudio del comportamiento hídrico de las dos especies dominantes, *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tri-dentata*, se realizó mediante muestreos semanales de biomasa fresca (cuatro muestras por especie y ladera), secado en estufa (80°C hasta peso constante), y cálculo del Déficit de Agua de Saturación (WSD) respecto al Contenido de Saturación, cuyo valor se obtuvo mediante calibrado de laboratorio (véase GONZÁLEZ HIDALGO, 1994). Puesto que solamente existe un perfil de humedad por ladera, se ha optado por el empleo de estadística no paramétrica en el análisis de los valores de WSD. Las pruebas elegidas son los Anova de Rangos (prueba de Kruskal-Wallis) y la prueba *U* de Mann-Whitney. Los análisis se realizaron en diferentes periodos representando las estaciones climatológicas.

Estructura de las especies

El análisis de la estructura de las formaciones se realizó eligiendo tres parcelas (2 x 2 m) en exposición norte y tres en solana, con cubrimiento cercano al 100 %. En cada parcela se talaron los individuos de las especies arbustivas y se recogieron las herbáceas mediante siega. Las parcelas se eligieron manteniendo una homogeneidad en vegetación (máximo cubrimiento), pendiente, litología y gestión.

Los factores diferenciales que pudieran haber afectado la homogeneidad de las réplicas son aquellos relacionados con el tipo de perturbaciones más comunes en el paisaje circundante: sobrepastoreo, tala, fuego, su intensidad y extensión en el tiempo. Sin embargo, la selección de parcelas parte de la hipótesis de que no existen diferencias en la historia y evolución reciente entre las mismas.

Al haber realizado los muestreos de las comunidades en máximos cubrimientos, asumimos que los valores muestreados están cercanos al máximo potencial actual. En segundo lugar, las informaciones suministradas por los pastores de la zona, nos aseguran que fue abandonada tras la guerra civil, y hoy día solamente sirve de paso de ganado unos pocos días al año, por lo que el grado de pastoreo es similar. Ambas circunstancias nos sugieren considerar que las parcelas de muestreo son comparables, y las comunidades vegetales que las ocupan deben su estado actual a las condiciones naturales de los espacios que habitan. Por ello, los resultados obtenidos se deben entender como un

efecto neto de la orientación de ladera, no haciendo hincapié en la disparidad que se observa en los cubrimientos globales.

En cada parcela se midió el diámetro basal de todos los individuos (a 4 cm del cuello de la raíz). Se extrajo una fracción para su secado en estufa (80 °C hasta peso constante), se efectuó la corrección a peso seco de cada individuo y se calculó su biomasa. Para esta valoración se obtuvo previamente la relación alométrica (WHITTAKER y WOODWELL, 1968) en un muestreo individualizado (véase GONZÁLEZ HIDALGO, 1994).

El total de herbáceas fue pesado en campo, y se extrajo una muestra para su corrección a peso seco. La biomasa de cada parcela, el promedio por ladera, la biomasa de las especies dominantes por parcela, y su promedio por ladera fueron calculados sumando las cantidades correspondientes.

Finalmente, en cuatro laderas de orientación norte y cuatro de orientación sur, se realizó un muestreo de individuos representativos de cada especie; en cada uno de ellos se contaron con lupa micrométrica el número de anillos (ciclos) de crecimiento, tras pulido con lija y tinción con dicromato potásico (al 5%) de porciones de tallo obtenidas a 4 cm del cuello de la raíz. La tinción produce una coloración diferencial de los anillos de crecimiento durante un lapso de tiempo suficiente para realizar el conteo, aunque no es permanente su efecto. Los valores resultantes del número de ciclos de crecimiento se relacionaron con el diámetro a 4 cm del cuello del tallo.

RESULTADOS

Demandas

Los valores promedio de ETP mensual en ladera Norte y Sur y los de la horizontal se muestran en la Tabla 1. Se incluyen los valores promedio de temperaturas y precipitaciones mensuales. Los máximos se localizan en Julio y los mínimos en Enero, en un rango entre > 225 mm y < 30 mm mes⁻¹.

Sobre la horizontal las desviaciones mayores se producen en los meses de menor demanda, mientras en los meses estivales el valor de ETP apenas difiere entre laderas. Primavera y verano demandan más del 75 % del valor de ETP anual en ambas laderas. Finalmente, los valores generales obtenidos aseguran un déficit hídrico generalizado, en tanto la precipitación anual promedio es de unos 492 mm.

Las diferencias entre laderas son acusadas. Estudios precedentes han señalado además que el efecto de la exposición se presenta conjugado con el valor de la pendiente, no siendo significativo su efecto "per se" en la variación de la demanda atmosférica; por esta razón, dada la configuración de los perfiles topográficos, la variación

	E	F	M	A	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	Año
P	33,6	33,5	44,6	48,3	58,5	40,1	23,7	32,6	46,2	40,6	46,7	44,0	492
T	4,4	6,1	8,6	11,6	14,7	19,2	22,4	21,7	18,3	13,7	7,9	6,4	-
ETP N	20	34	75	118	161	198	227	184	139	76	35	22	1289
ETP H	23	39	86	137	178	213	245	211	165	94	46	23	1460
ETP S	31	52	94	142	176	208	243	216	175	111	56	32	1536

Tabla 1.- Valores mensuales de precipitación (mm), temperatura (°C) y ETP (mm) en la horizontal (H) y promedio de umbría (N) y solana (S).
Fuente P, T y ETP (H): Instituto Nacional de Meteorología, Estación Granja Almodóvar; ETP evaluada en solana y umbría en GONZÁLEZ HIDALGO y RAVENTÓS (1994)

Figura 2.- Evolución de humedad en el suelo a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur. Valores expresados en % de humedad capilar.

intraladera en los valores de ETP sólo existe en la umbría, presentándose la solana como un espacio mucho más homogéneo en cuanto al reparto espacial de la demanda atmosférica (GONZÁLEZ HIDALGO y RAVENTÓS, 1994).

Condiciones hídricas y térmicas

La evolución del agua capilar en el período de estudio a 15 cm y 50 cm en ladera Norte y Sur se muestra en la Figura 2. En ambos espacios se observa un acusado déficit estival, y la localización de los máximos en primavera y otoño-invierno. En conjunto, las variaciones de humedad en umbría afectan a todo el perfil durante la primavera, mientras en solana sólo se producen en los 15 cm superiores. En el otoño e invierno en ladera norte se mantienen los valores de humedad a todas las profundidades, mientras en solana se aprecia un descenso constante.

Durante el otoño e invierno los contenidos promedio de agua en el suelo son superiores en umbría, donde se alcanza el 80-90 % de humedad capilar. En el otoño el incremento de la humedad en el perfil es más rápido en umbría que en solana, donde la rehumectación es más lenta, no alcanza los valores finales de la umbría, y no afecta a todo el perfil. No obstante, la rehumectación del perfil en ambos casos es mucho más rápida que la observada en condiciones de suelo desnudo, hecho que se atribuye a los efectos de la escorrentía cortical sobre la infiltración del agua en el suelo.

La evolución de temperaturas a 15 cm se muestra en la Figura 3a. Se aprecia una pauta general que viene a ser inversa de la evolución del agua en el suelo ya descrita (Figura 2). Los valores de temperatura de la solana exceden en torno a 2-3 °C a los de la umbría. Durante el otoño e invierno (Figura 3b) existe una inversión de las temperaturas en el suelo; en la solana rara vez bajan de 5°

Figura 3 a.- Evolución de temperaturas en el suelo (°C) a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur.

Figura 3 b.- Evolución de temperaturas en el suelo (°C) a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur durante el periodo 14/11/90 -4/03/91.

C, mientras en la umbría están siempre por debajo de dicho valor.

Consumo

La evolución temporal del WSD en *Rosmarinus officinalis* y el agua capilar en el suelo (15 cm) se muestra en la Figura 4a (umbría) y 4b (solana), siendo muy semejante dicha relación a la observada en *Ononis tridentata* (GONZÁLEZ HIDALGO, 1994). El otoño e invierno se localizan en el margen superior derecho de la figura, y la primavera y verano en el inferior e izquierda superior. Las diferencias entre ambas laderas son notables; en la ladera norte se observa una pauta estacional mucho más acorde a la evolución de las demandas que en la ladera sur, donde la evolución del WSD está más dependiente del agua del

Figura 4 a.- Relaciones WSD (*Rosmarinus officinalis*) y agua en el suelo/humedad capilar en ladera Norte. Las flechas indican la dirección de los muestreos en el tiempo, señalándose las localizaciones generales de las cuatro estaciones climatológicas. En GONZÁLEZ HIDALGO (1994)

Figura 4 b.- Relaciones WSD (*Rosmarinus officinalis*) y agua en el suelo (humedad capilar) en ladera Sur. Las flechas indican la dirección de los muestreos en el tiempo, señalándose las localizaciones generales de las cuatro estaciones climatológicas. En GONZÁLEZ HIDALGO (1994).

suelo.

En el análisis estacional de los valores del WSD existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los individuos de ladera norte y sur durante la primavera en *Rosmarinus officinalis*, y en verano en *Ononis tridentata* (Tabla 2). Cabe señalar la ausencia de diferencias significativas en el resto de estaciones en ambas especies. Al objeto de comprobar si el efecto de la temperatura, inducido por la orientación de ladera, afectaba la actividad vegetal se han analizado los valores del WSD durante el periodo comprendido entre el día 14 de diciembre (1991) y 21 de febrero (1992), a lo largo del cual las temperaturas del suelo entre 15 y 50 cm de profundidad fue siempre inferior a los 5° C en umbría (Figura 3b). La prueba de varianza de rangos indica que no hay diferencias significativas en *Rosmarinus officinalis* ($p = 0.173$), pero sí en *Ononis tridentata* ($p = 0.034$).

Las variaciones del WSD son superiores en *Ononis tridentata* que en *Rosmarinus officinalis*. Los máximos y mínimos en *Rosmarinus officinalis* oscilan aproximadamente entre 75 y 20 % en umbría y 85 y 36 %

	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	R	O	R	O	R	O	R	O
H	6,89	1,02	0,91	5,33	1,31	0,00	2,58	3,26
n	16	16	14	8	28	28	22	22
p	0,008	0,293	0,330	0,020	0,250	0,963	0,107	0,071

en solana, mientras en *Ononis tridentata* los valores oscilan entre 85 y 21 % en umbría y 84 y 19 % en ladera sur.

Análisis de la estructura vegetal

Para el estudio de la densidad de individuos, dado el escaso número de parcelas de muestreo, hemos optado por realizar el test de Lord (véase SACHS, 1978, p 236) que tiene la misma potencia que el estadístico t para $n < 20$. La prueba de Lord se realiza mediante el estadístico u , obtenido por la siguiente expresión

$$u = \frac{X_1 - X_2}{(R_1 + R_2) / 2}$$

con R_x el

rango entre los valores de cada población, y valores críticos en SACHS (1978, p. 236).

Los resultados del citado test indican que la densidad de individuos de *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata* en las parcelas de muestreo es significativamente distinta entre umbría y solana ($u = 1.55$, y $u = 1.01$, $p < 0.05$, respectivamente *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*, Tabla 3).

El contraste de las distribuciones de frecuencias de los diámetros basales se ha efectuado mediante la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff. Los resultados indican que entre las poblaciones muestreadas existen diferencias sig-

	R.N.	R.S.	O.N.	O.S.
Media	18.5	34	8.75	5.33
Rango	6	14	8.75	5.33

Tabla 3.- Densidad de individuos (N° m⁻²) por especie y ladera. Valores promedio de tres parcelas de muestreo. R.N y R.S. *Rosmarinus officinalis* ladera norte y sur respectivamente. O.N. y O.S. *Ononis tridentata*, ladera norte y sur respectivamente.

Tabla 2.- Análisis de Varianza de Rangos, prueba de Kruskall-Wallis, en el valor del contenido de WSD entre laderas norte y sur y especies. H: valor del estadístico de Kruskall-Wallis; n número de items; p probabilidad. R: *Rosmarinus officinalis*; O: *Ononis tridentata*. Primavera (09-04-91 / 18-05-91); Verano (22-07-90 / 14-09-90), Otoño (13-10-90 / 16-11-90), Invierno (18-01-91 / 15-03-91).

Figura 5 a.- Distribución de frecuencias (%) de clases diamétricas de *Rosmarinus officinalis* en ladera Norte y Sur. Valores resultantes de tres parcelas en umbría y tres parcelas en solana.

Figura 5 b.- Distribución de frecuencias (%) de clases diamétricas de *Ononis tridentata* en ladera Norte y Sur. Valores resultantes de tres parcelas en umbría y tres parcelas en solana.

nificativas ($p < 0.05$) según la orientación en ambas especies (D_{max}^* 0.22 y 0.26, frente a D_{max} tabulado 0.11 y 0.21, respectivamente en *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*.). Tales diferencias siempre se establecen en favor de la umbría, cuyas poblaciones tienen un valor de media, mediana y moda superior a la ladera sur. La distribución de tamaños diamétricos muestreados se presenta en la Figura 5a y 5b.

La biomasa está dominada por las especies arbustivas (> 80% del total). La umbría presenta un promedio en torno a 1.7 kg m^{-2} y la solana 1.2 kg m^{-2} (Tabla 4).

Los resultados del análisis de la varianza demuestran (comprobados los requisitos previos), que estas cantidades son significativamente distintas entre

orientaciones de ladera ($F = 7.314$, $p < 0.05$), y entre especies ($F = 30.650$, $p < 0.05$). La existencia de interacción entre el factor orientación de ladera y el factor especies sugiere que la biomasa no se reparte de forma equitativa entre ellos ($F = 5.249$, $p < 0.05$). Análisis de varianza por especies indican además que las diferencias tienen su origen en *Ononis tridentata*, cuya biomasa en ladera norte es significativamente distinta a la de la solana ($F = 23.515$, $p < 0.05$); mientras, en las herbáceas y en *Rosmarinus officinalis* no se observan diferencias significativas entre ambas laderas (herbáceas $F = 1.306$, romero $F = 0.186$, $p > 0.05$).

Figura 6 a.- Relación entre anillos de crecimiento (número) y diámetro basal (mm) de *Rosmarinus officinalis* de individuos de solana y umbría. Valores resultantes de muestreos efectuados cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

Figura 6 b.- Relación entre anillos de crecimiento (número) y diámetro basal (mm) de *Ononis tridentata* de individuos de solana y umbría. Valores resultantes de muestreos efectuados cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

	Ladera Norte		Ladera Sur	
	Media	Desviación	Media	Desviación
<i>Rosmarinus officinalis</i>	742,3	128,90	792,5	155,25
<i>Ononis tridentata</i>	679,7	57,56	268,5	135,12
Herbáceas	261,3	160,81	144,6	73,5
TOTAL	1683,3	95,7	1205,6	207,1

Tabla 4.- Biomasa por especies y orientación de ladera. Valores promedio y desviación típica de tres parcelas de muestreo en umbría y tres en solana. Datos expresados en g de peso seco m⁻².

<i>Rosmarinus officinalis</i>		<i>Ononis tridentata</i>	
Norte	Sur	Norte	Sur
a	0.566	0.038	0.326
b	0.406	0.831	0.594
error b	0.042	0.128	0.084
r ²	0.53	0.56	0.53
n	68	48	46

Tabla 5.- Ecuaciones de regresión entre el número de ciclos de crecimiento y diámetro basal. Las dos regresiones tienen significación frente a cero con $p < 0.01$; valores de los diámetros en mm. Muestreo realizado en cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

La relación entre el número de ciclos de crecimiento (anillos) y el diámetro basal se muestra en la Figura 6a y 6b. Los parámetros de ajuste de ambas funciones bajo notación logarítmica se indican en la Tabla 5; esta relación se entenderá en la discusión posterior como una indicación del crecimiento, ya que la biomasa se relaciona con el diámetro basal según las funciones alométricas descritas en ambas especies en la zona de trabajo (GONZÁLEZ HIDALGO, 1994).

El estudio de ambas funciones mediante la comparación de sus coeficientes de regresión b, indica la ausencia de diferencias significativas (95 %) entre umbría y solana tanto en *Rosmarinus officinalis* como en *Ononis tridentata*, ($t^* = 0.181$ para 131 g.l. en *Rosmarinus officinalis*, y $t^* = 0.246$ con 90 g.l. en *Ononis tridentata*).

DISCUSION y CONCLUSIONES

Los valores obtenidos de demanda potencial, temperaturas, y agua en el suelo hacen referencia a las condiciones que definen el status del recurso hídrico en las dos laderas estudiadas; las observaciones referidas al WSD y a sus variaciones respecto al agua capilar del suelo representan una indicación del comportamiento de las masas vegetales acorde dichas condiciones. Finalmente, los datos referidos a densidades, biomasa, distribuciones de frecuencias de clases diamétricas, y ciclos de crecimiento, representan en las laderas estudiadas el efecto conjugado de los factores analizados.

La relación humedad en el suelo / humedad en la planta es un hecho bien conocido en ambientes sometidos a aridez estival (BLAKE, 1987; HENCHI *et al.*, 1988; VIZCAINO, 1988; CARTER y KLINKA, 1990). Particularmente destacaremos las conclusiones de MERINO (1988) obtenidas en el semiárido del sur peninsular, quien demuestra que las menores variaciones horarias del contenido de agua de *Rosmarinus officinalis* señalan su mayor adaptación a la sequía. Los resultados son coincidentes, aunque en una escala temporal distinta, con los obtenidos en el presente estudio en donde hemos comprobado que las variaciones en el WSD de *Rosmarinus officinalis* son inferiores a las observadas en *Ononis tridentata*.

El comportamiento de ambas especies vegetales respecto al agua en el suelo difiere entre orientaciones de ladera. La evolución temporal que se muestra en la Figura 4a y 4b permite sugerir que en solanas los arbustos (no se muestra *Ononis tridentata*) realizan un uso del recurso hídrico que calificamos de oportunista, en modo alguno observado en la umbría, en donde la pauta de la relación sigue un marcado ritmo estacional.

Asumiendo que el contenido de agua en la planta es un indicador de actividad vegetal, los resultados sugieren que en las umbrías del área de estudio se puede producir la paralización por efecto térmico durante algunos

momentos del invierno en *Ononis tridentata*. El escaso contenido de agua en las plantas de umbría durante el invierno (indicado por los altos valores del WSD), contrasta con los valores superiores de la solana; los primeros se corresponden con contenidos de humedad en el suelo elevados y sostenidos, mientras en solana se aprecia el descenso de la humedad en el suelo que podría ser la consecuencia de dicha actividad (Figura 2). Pese a que los resultados en *Rosmarinus officinalis* no han demostrado ser distintos (Tabla 2), podría existir la misma situación dado el valor de p estimado ($p = 0.07$), lo cual sugiere la necesidad de continuar la investigación en este punto.

El menor déficit de agua en *Ononis tridentata* y el descenso continuado del agua en el suelo en la solana sugieren una cierta actividad vegetal en esta ladera y especie durante fases del invierno, cuya causa probablemente se deba a su régimen térmico más benigno.

Numerosos estudios confirman el control de las temperaturas sobre la actividad vegetal por sus efectos paralizadores (BJÖRKMAN et al., 1980; KRAMER, 1980; SAVE et al., 1988; PAPANASTASIS, 1988; SALA et al., 1989). En general se acepta que el valor de 7°C constituye un umbral inhibitorio del funcionamiento de muchos vegetales, aunque las diferencias entre especies sean notables (USDA, 1975). Entre 8° y 5°C se acepta que la actividad puede ser intermitente; valores más bajos parecen inhibir en cualquier caso la actividad. Esta situación queda reflejado en la Figura 3b, en la que los valores de temperatura en periodo de invierno difieren claramente entre laderas, advirtiéndose que en solana los muestreos con valores inferiores a la temperatura de 5°C son muy escasos.

Los resultados obtenidos en el análisis de la estructura de la vegetación del área de trabajo pueden admitirse como representativos de las condiciones generales de los ambientes semiáridos mediterráneos. Así, frente a biomasa evaluadas entre 1.7 y 1.2 Kg m^{-2} en el área de Violada, FRANCIS y THORNES (1990) encuentran en romero un valor máximo de 1.5 Kg m^{-2} en Murcia, y en las estaciones de Rambla Salada la biomasa estimada es de 0.4 Kg m^{-2} . FISHER et al. (1987), en áreas cercanas han señalado un valor de 0.35 Kg m^{-2} de biomasa aérea y 0.25 Kg m^{-2} de raíces.

En otros ambientes semiárido-áridos los valores son semejantes. En Arizona WHITTAKER y NIERING (1975) indican valores entre 0.2 y 1.3 Kg m^{-2} , y entre 2 y 9 Kg m^{-2} en matorrales mediterráneos de Chile y California. MOONEY (1981) en chaparral californiano indica biomasa total de 5 Kg m^{-2} , y en matorral degradado 2.7 Kg m^{-2} . MONTENEGRO (1987) cita biomasa en los arbustos chilenos mediterráneos en torno a 2.307 Kg m^{-2} , y en chaparral californiano de 0.73 Kg m^{-2} . SPECHT (1981) en arbustos de la Australia mediterránea ha señalado biomasa

de 1.8 Kg m^{-2} (*Kochia sedifolia*) y 4.1 Kg m^{-2} (*Atriplex vesicaria*). Finalmente ETHERINGTON (1982) sugiere biomasa del orden de $0.1 - 4.0\text{ Kg m}^{-2}$ en zonas semiárido-áridas.

El análisis de los resultados de densidad, biomasa, estructuras diamétricas y relaciones entre ciclos de crecimiento y diámetro basal, permite establecer diferencias entre orientación de laderas.

En umbría los valores más elevados de biomasa, y el promedio de diámetros basales superior a la solana, pueden relacionarse con las mejores condiciones hídricas que se manifiestan en los valores superiores de humedad en el suelo, y se pueden atribuir a unos menores valores de demanda inducidos por la orientación de la ladera.

A la inversa en la ladera cálida, la formación vegetal parece acusar un efecto de las condiciones más deficitarias del recurso hídrico, con un resultado global de una menor biomasa, y una estructura diamétrica con menores valores promedio y modales.

No obstante, existen variaciones específicas notables en las dos especies dominantes que son fundamentales en la comparación entre laderas de orientación diferente.

La primera especie, *Rosmarinus officinalis*, consigue la misma biomasa en solana y umbría bien con numerosos individuos de pequeño diámetro (solana), o con pocos individuos pero más desarrollados (umbría). La segunda especie, *Ononis tridentata*, presenta diferencias entre laderas en biomasa, densidad de individuos y distribución de frecuencias, siempre en favor de la umbría. Por esta razón podría sugerirse una mayor competencia entre ambas especies en la solana, determinada por una mayor limitación del recurso hídrico, lo que se evidencia en la distribución de ambas especies y sus características.

Estas dos estructuras demográficas presentan además una peculiaridad notable. La relación entre anillos, o fases de actividad, y el diámetro basal parece sugerir una situación no esperada: en las poblaciones de ambas especies muestreadas, la relación entre el número de ciclos y el diámetro basal no difiere entre laderas norte y sur.

Es probable que no exista una relación directa entre el número de anillos y la edad del individuo en especies arbustivas en general, y en especial en las sometidas a largos periodos deficitarios en agua (WHITTAKER et al., 1963). Ello no impide que podamos relacionar cada uno de los anillos observados a fases de crecimiento, probablemente coincidentes con periodos de disponibilidad hídrica elevada (ya que el agua es el recurso más limitante en estos ecosistemas).

Las relaciones obtenidas entre el diámetro basal y el número de anillos-ciclos de crecimiento parecen sugerir que el crecimiento de ambas especies no difiere entre lade-

ras. Tales apreciaciones contrastan con resultados obtenidos en *Pinus halepensis* del prelitoral catalán (Massís de Gaià) sometidas a condiciones climáticas de estación seca, en cuyos individuos se ha indicado una mayor crecimiento en umbría que en solana, aunque en las primeras fases el crecimiento observado ha resultado ser más rápido en la solana (GARCÍA-PAUSAS y FONS-ESTEVE, 1992). Las diferencias entre los individuos arbustivos y arbóreos podrían sugerir, además de efectos climáticos sobre la vegetación, otros aún no explorados en el crecimiento, derivados del tamaño de los individuos conjugados con la orientación de ladera.

Particularmente, en Violada la situación podría tener su origen en la diferente disponibilidad hídrica entre orientaciones, de modo que en un mismo período de tiempo (años) los individuos de umbría podrían haber tenido más ciclos de crecimiento que en la solana. Esta hipótesis permitiría explicar la mayor biomasa y la superior distribución de frecuencias de la umbría respecto a la solana. De la misma manera se podría sugerir que para un mismo tamaño de individuo, los provenientes de la solana pudieran ser más viejos que los de la umbría.

Los resultados nos permiten indicar que la orientación de la ladera puede ser llave en el desencadenamiento del crecimiento vegetal del área estudiada, pero cuando éste se realiza se efectúa de manera semejante con independencia de la orientación. Por ello el efecto de la ladera sobre el crecimiento de las comunidades vegetales debería calificarse de selectivo en el tiempo.

AGRADECIMIENTOS.

Los autores agradecen al Laboratorio de Ciencias y Técnicas Histórico Geográficas de la Universidad de Zaragoza las facilidades otorgadas para el trabajo de campo, y a los propietarios de los terrenos donde se realizó la investigación, Srs. Coarasa y Montserrat. Especialmente, quisiéramos agradecer la colaboración prestada por Dña Silvia Ivars (D. Ecología) por la preparación de muestras de tallos para su lectura, y a los Drs. Jordi Cortina y Josep Raventós por los comentarios y sugerencias al texto.

BIBLIOGRAFIA

- ALBALADEJO, J. y LOPEZ BERMUDEZ, F. (1992) Factores ambientales de la degradación del suelo en el área mediterránea. En *Degradación y regeneración del suelo en condiciones ambientales mediterráneas*: 15-45 (J ALBALADEJO et al., eds).
- ASHTON, D. H. (1976) Phosphorus in forest ecosystems at Betanek Victoria. *Jour. Ecol.*, 64: 171-186.
- BJÖRKMAN, O.; BADGER, M.; ARMOND, P. (1980) Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. En *Adaptation of plants to water and high temperature stress*: 233-249 (N TURNER and J KRAMER Eds).
- BLAKE, M.E. (1987) Stomatal conductance and water relations of shrubs

- growing at the chaparral-desert ecotone in California and Arizona. En *Plant response to stress*: 223-245 (J D TENHUNEN et al Eds.).
- CARTER, R.E. y KLINKA, K. (1990) Relationship between growing season, soil water-deficit, mineralizable soil nitrogen and site index in Coastal Douglas Fire. *For. Ecol. Manage.*, 30: 301-311.
- CORREIA, O.; CATARINO, F.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. (1987) Regulation of water use by four species of *Cistus* in the scrub vegetation of the Serra da Arrábida, Portugal. En *Plant response to stress*: 247-258 (J D TENHUNEN et al Eds).
- DARGIE, T.C.D. (1987) An ordination analysis of vegetation patterns on topoclimate gradients in south-east Spain. *Journ. of Biogeogr.*, 14 (3): 197-211.
- DOUGUEDROIT, A. (1974) Le rôle de l'humidité des sols dans l'opposition de la végétation entre adrets et ubacs. *Bull. Ass. Géog. Fran.*, 415: 133-140.
- ETHERINGTON, J. (1982) *Environment and plant ecology*. J W & Son, Chicester, 487 p.
- FELICÍSIMO, A.M. y CEPEDAL, G. (1984) Estimación de la radiación solar incidente sobre superficies con pendiente y orientación variables. *Studia OEcologica*, 5: 267-284.
- FERRER, D. (1994) *Variaciones espaciales de la vegetación en la Sierra de Cartagena (Sistema Ibérico). El análisis de gradientes y los problemas de escala*. Tesis Doctorado, Universidad de Murcia.
- FERRER, D.; CALVO, J.F.; ESTEVE-SELMA, M.A.; TORRES-MARTINEZ, A.; RAMIREZ, L. (1995) On the use of three performance measures for fitting species response curves. *J. Veg. Sci.*, 6: 57-62.
- FISHER, G.C.; ROMERO, M.A.; LOPEZ BERMUDEZ, F.; THORNES, J.B.; FRANCIS, C. (1987) La producción de biomasa y sus efectos en los procesos erosivos en un ecosistema semiárido del SE de España. *Ann. de Biol.*, 12: 91-102.
- FRANCIS, C. and THORNES, J.B. (1990) Runoff hydrograms from three mediterranean vegetation cover types. En *Vegetation and Erosion*: 363-384 (J B THORNES Ed).
- GARCÍA-PAUSAS, J. y FONS-ESTEVE, J. (1992) Estructura i creixement d'algunes pinedes en diferents situacions topogràfiques. *Fòl. Bot. Mis.*, 8: 199-213.
- GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. (1988) *Geomorfología y procesos morfogénéticos en las márgenes del polígono de riegos de la Violada. Aproximación metodológica*. Tesis Msc. ICAMAS, 239 p + carpeta de mapas.
- GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. y LÓPEZ, M.V. (1989) Distribución de formaciones vegetales: influencia de la exposición topográfica en dos ambientes morfoclimáticos mediterráneos. *Rev. Lucas Mallada*, 1: 51-65.
- GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. (1994) Relaciones hídricas suelo - planta afectadas por exposición de ladera. *Sivdia OEcologica*, X-XI: 89:100.
- GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. y RAVENTÓS, J. (1994) Efecto de la exposición de ladera y pendiente en la evaluación de la demanda atmosférica potencial. Un ejemplo de cálculo en el semiárido aragonés (la Violada, Huesca). *Cuadernos de Investigación Geográfica*, XVIII-XIX: 29-46.
- HENCHI, B.; BOUKHRIS, M.; LOUGUET, P.; VIEIRA, J. (1988) Evolution des paramètres hydriques de deux écotypes de *Pantago albicans* L sous l'effet de contraintes hydriques. En *Time scales and water stress*: 561-568 (Di CASTRI et al Eds).
- KADMON, R.; YAIR, A.; DANIN, A. (1989) Relationship between soil properties, soil moisture and vegetation along loess-covered hillslopes, Northern Negev. Israel. *Catena Supp.*, 14: 43-67.
- KIRKBY, M. J.; ATKINSON, K.; LOCKWOOD, J. (1990) Aspect, vegetation cover and erosion in semi-arid hillslope. En *Vegetation and Erosion*: 25-89 (J B THORNES, Ed).
- KRAMER, P. J. (1980) Drought, stress and the origin of adaptations. En *Adaptation of plants to water and high temperatures stress*: 7-20 (N TURNER and P J KRAMER Eds).
- KUTIEL, P. y LAVÉE, H. (1995) Vegetation dynamics along a medite-

- rranean-arid transect. En *Field Guide to Judean Desert Climatological gradient excursion*: 38-41 (H LAVEE Ed).
- MERINO, O. (1988) Xylem water potential and phenological relationships in narrowleaf species growing on sand dunes in southern Spain. En *Time scales and water stress*: 227-22 (Di CASTRI et al Eds).
- MONTENEGRO, G. (1987) Quantification of mediterranean plants phenology and growth. En *Plant response to water stress*: 469-488 (J TENHUNEN et al Eds).
- MOONEY, H. (1981) Primary production in mediterranean climate regions. En *Mediterranean type shrublands*: 249-256. (Di CASTRI et al Eds).
- OKE, T.R. (1987) *Boundary layer climates*. Methuen, Londres, 435 p.
- PAPANASTASIS, U (1988) Response of grassland biomass to interannual variability of air temperature and rainfall in MACedonia, Greece. En *Time scales and water stress*: 447-449 (Di CASTRI et al Eds).
- PARKER, K.C. (1991) Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Jour. of Biogeogr.*, 18: 151-163.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GÓMEZ GUTIÉRREZ, J.M. (1983 a) Pautas repetitivas en los pastizales salmantinos: la vaguada como unidad sintética y paisajística. *Rev. Salamanca*, 7: 119-144.
- PUERTO, A.; TORRES, M.D.; RICO, M. (1983 b) Diferenciación de comunidades en función de la orientación y del efecto del redileo. *Studia OEcologica*, 4: 125-136.
- SACHS, L. (1978) *Estadística aplicada*. Ed. Labor, Barcelona.
- SALA, A.; PICOLO, R.; PIÑOL, J. (1989) Efecto del frío en las relaciones hídricas de *Quercus ilex* en la serra de Prades (Tarragona). *Options Med. Ser. Sem.*, 3: 57-61.
- SAVE, R.; RABELLA, R.; TERRADAS, J. (1988) Effects of low temperature on *Quercus ilex* water relations. En *Time scales and water stress*: 103-105 (Di CASTRI et al Eds).
- SPECHT, R.L. (1981) Grow indices - their Rôle in understanding the growth, structure and distribution of Australian vegetation. *OEcologia*, 50: 347-356.
- USDA (1975) *Agriculture Handbook*, US Dep. Agr. Soil. Con. Serv., n 436, 754 p.
- VIZCAINO, E. (1988) Soil water relations of boojum tree (*Idria Fouqueira columnaris*) and jojoba (*Simmondsia chinensis*) in Baja California ecotone. En *Time scales and water stress*: 549-553 (Di CASTRI et al Eds).
- WHITTAKER, R.H.; COHEN, N.; OLSON, J. (1963) Net production relations of three tree species at oak ridge, Tennessee. *Ecology*: 44 (4): 806-809.
- WHITTAKER, R.H. and MARKS, P.L. (1975) Methods of assessing terrestrial productivity. En *Primary productivity of the Biosphere*: 55-118 (H. LIETH y R.H. WHITTAKER, Eds).
- WHITTAKER, R.H. y NIERING, W.A. (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains Arizona. V Biomaa, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56: 771-790.
- WHITTAKER, R.H. and WOODWELL, G. (1968) Dimension and production relations of trees and shrubs in the Boookhaven forest, New York. *Jour. of Ecology*, 56: 1-25.
- YAIR, A. and BERKOWICZ, S.M. (1989) Climate and non-climate controls of aridity: the case of the northern Negev of Israel. *Catena Supp.*, 14: 145-158.
- YAIR, A.; LAVEE, H.; BRYAN, R.B.; ADAR, E. (1980) Runoff and erosion processes and rates in the Zin valley badlands, Northern Negev, Israel. *Earth Surf. Proc.*, 5: 205-225.