

Modelo sobre las preferencias de hábitat a escala local de *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters en una población del límite septentrional de su área de distribución

María José Nicolás, Miguel Ángel Esteve, José Antonio Palazón y José Joaquín López Hernández
Departamento de Ecología e Hidrología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia, España.

Resumen

Correspondencia

M.J. Nicolás

Tel.: +34 968 364985

Fax: +34 968 363963

e-mail: mjnp2@alu.um.es

Recibido: 27 de julio de 2004

Aceptado: 17 septiembre de 2004

En el presente trabajo se analizan los efectos en la distribución a escala local de *Tetraclinis articulata* de los diferentes factores ambientales, tanto de índole física (altitud, orientación, iluminación solar, drenaje y pendiente), como de índole biológica (competencia con *Pinus halepensis*). Se han utilizado modelos lineales generalizados con objeto de describir dicha relación. El análisis confirma que, en la zona de estudio (Peña del Águila, Cartagena-Sureste de España), *Tetraclinis articulata* se encuentra en el límite de su distribución, siendo el factor limitante la disponibilidad hídrica, expresada fundamentalmente en función de la orientación. *Tetraclinis articulata* presenta un comportamiento diferencial en función de dicha orientación, con su óptimo fisiológico en orientaciones umbría (nordeste), y su óptimo ecológico en las orientaciones sur de componente este debido, probablemente, a la competencia con *Pinus halepensis*. La umbría está ocupada por un pinar con baja presencia de *Tetraclinis articulata* pero con individuos de gran porte. Por el contrario, la solana (sur-sureste) está dominada por un sabinar de mayor densidad, pero con individuos de porte medio menor. En el Este se instala un mosaico a base de manchas de *Tetraclinis articulata* y de *Pinus halepensis* fruto aparentemente de una competencia más equilibrada entre ambos.

Palabras clave: *Tetraclinis articulata*, matorral y bosque mediterráneos, ecosistemas semiáridos, Modelos de distribución, Modelos Lineales Generalizados, Disponibilidad hídrica, Competencia interespecífica.

Abstract

Modelling the habitat preferences at local scale of Tetraclinis articulata (Vahl) Masters of a population in the Northern boundary of its distribution area.

The aim of the study is to investigate, at local scale, the relationship between the distribution of *Tetraclinis articulata* and different environmental factors: physical as elevation, orientation, solar rays incidence, drainage, slope; and biological as the competition with *Pinus halepensis*. Generalized linear models were used to describe this relation, offering its explanation by means of the major ecological theories. The study corroborates that the *Tetraclinis articulata* distribution limits are in the area, where the limiting factor is the water availability stated by the orientation. *Tetraclinis articulata* also presents a differential behaviour depending on the orientation: its physiological optimum is in the shaded one (north-east) but its ecological optimum is in the east because

of competition with *Pinus halepensis*. The shaded orientation is taken up by a pinewood with some big size *Tetraclinis articulata* trees, the sunny-spot (south-south-east) is under control of a *tetraclinar* opened of high density of small size trees while the east is organized as a mosaic of *Tetraclinis articulata* patches and *Pinus halepensis* patches where there is a balanced competition between both.

Key words: *Tetraclinis articulata*, Mediterranean scrubland and forest, Semi-arid ecosystems, Distribution models, Generalized linear models, Water availability, Interspecies competition.

Introducción

Tetraclinis articulata es un fanerófito iberoafricano cuya área de distribución está centrada en el Norte de Africa. La Sierra de Cartagena y la Unión, en el Sureste Ibérico, principal localidad europea de *Tetraclinis articulata*, se comporta, para esta especie y para otros iberoafricanismos, como un ecotono zonal entre el bioma típicamente mediterráneo y los matorrales subtropicales de zonas áridas, en términos de Walter (1981). En estos ecotonos es de esperar que las especies situadas en los márgenes de su bioma se muestren con un menor tamaño de hábitat y una mayor especificidad del mismo como postulan Neilson & Wullstein (1983) en su Modelo de Control Regional del Tamaño y Especificidad del Hábitat Local.

Los estudios de López Hernández (2000) demuestran las limitadas dimensiones del área potencial de la especie en la Región de Murcia y por ende del Sureste Ibérico (en torno a una milésima parte de su distribución mundial, cifrada en un millón de hectáreas), así como su dependencia de unas condiciones térmicas (media de las mínimas del mes más frío por encima de 4°C) y de recursos hídricos muy específicos (precipitación de invierno de al menos 90-95 mm.), que le permitirían ocupar este margen de su área biogeográfica. La especie estaría en esta localidad en su límite inferior térmico y pluviométrico. Las condiciones térmicas extremas no varían sustancialmente dentro de su área de distribución local (López Hernández 2000), por el contrario la disponibilidad hídrica, por razones topográficas, sí que se muestra más variable y clave para la distribución de su hábitat local, y dado que se trata de un recurso escaso, puede ser objeto de fenómenos de competencia con otros fanerófitos presentes en el área.

La Sierra de Cartagena y La Unión, como ocurre en toda la cuenca circummediterránea (Naveh & Lieberman 1984 entre otros), es un mosaico vegetal complejo producto de la variación espacial de los distintos factores ambientales clave y la heterogeneidad derivada del régimen de perturbaciones (Ferrer 1994,

Ferrer et al. 1999). Así, las umbrías están ocupadas por pinares densos, y las solanas por matorrales arbolados. En estas solanas es donde se ha descrito fitosociológicamente la asociación *Arisaro simorrhini-Tetraclinetum articulatae*, constituida por *Tetraclinis articulata* y otras especies de óptimo mediterráneo o iberoafricano como *Pistacia lentiscus*, *Chamaerops humilis*, *Periploca angustifolia* o *Maytenus senegalensis*, considerada propia del termomediterráneo inferior y del semiárido-seco inferior del sector almeriense de la Provincia Murciano-Almeriense (Esteve-Chueca 1972, Alcaraz et al. 1991, Varios 1999).

Las perturbaciones históricas acaecidas en la zona, debidas principalmente al régimen de incendios asociado al pastoreo y a los movimientos de tierras generados por la minería en galería y a cielo abierto, han sido determinantes en la configuración actual de la vegetación. El cambio de uso ocurrido en las últimas décadas, hacia un difícil binomio urbano-turístico y proteccionista, ha entrañado una disminución de algunas de dichas perturbaciones con lo que *Tetraclinis articulata* se muestra como una población en franco proceso de recuperación y expansión. No obstante, por presiones urbanísticas y recreativas, la zona ha sufrido varios incendios en los últimos años. El más importante de ellos en septiembre de 1992 con 55 ha de superficie quemada, en varias de las cuales existían poblaciones importantes de *Tetraclinis articulata*. Los efectos ambientales de este incendio han resultado moderados (López-Hernández et al. 1995) y están desapareciendo rápidamente pues la vegetación ha respondido con una recuperación rápida y masiva.

El presente trabajo intenta describir el patrón de distribución de *Tetraclinis articulata* en la localidad más típica del margen septentrional de su área de distribución, Peña del Aguila en la Sierra de Cartagena-La Unión, en la que se espera un papel destacado de la disponibilidad hídrica, gobernada localmente por los factores topográficos, y la posible competencia con otros fanerófitos con los que coexiste. *Pinus halepensis* es el fanerófito dominante en la localidad. Para *Pinus halepensis* la zona también está

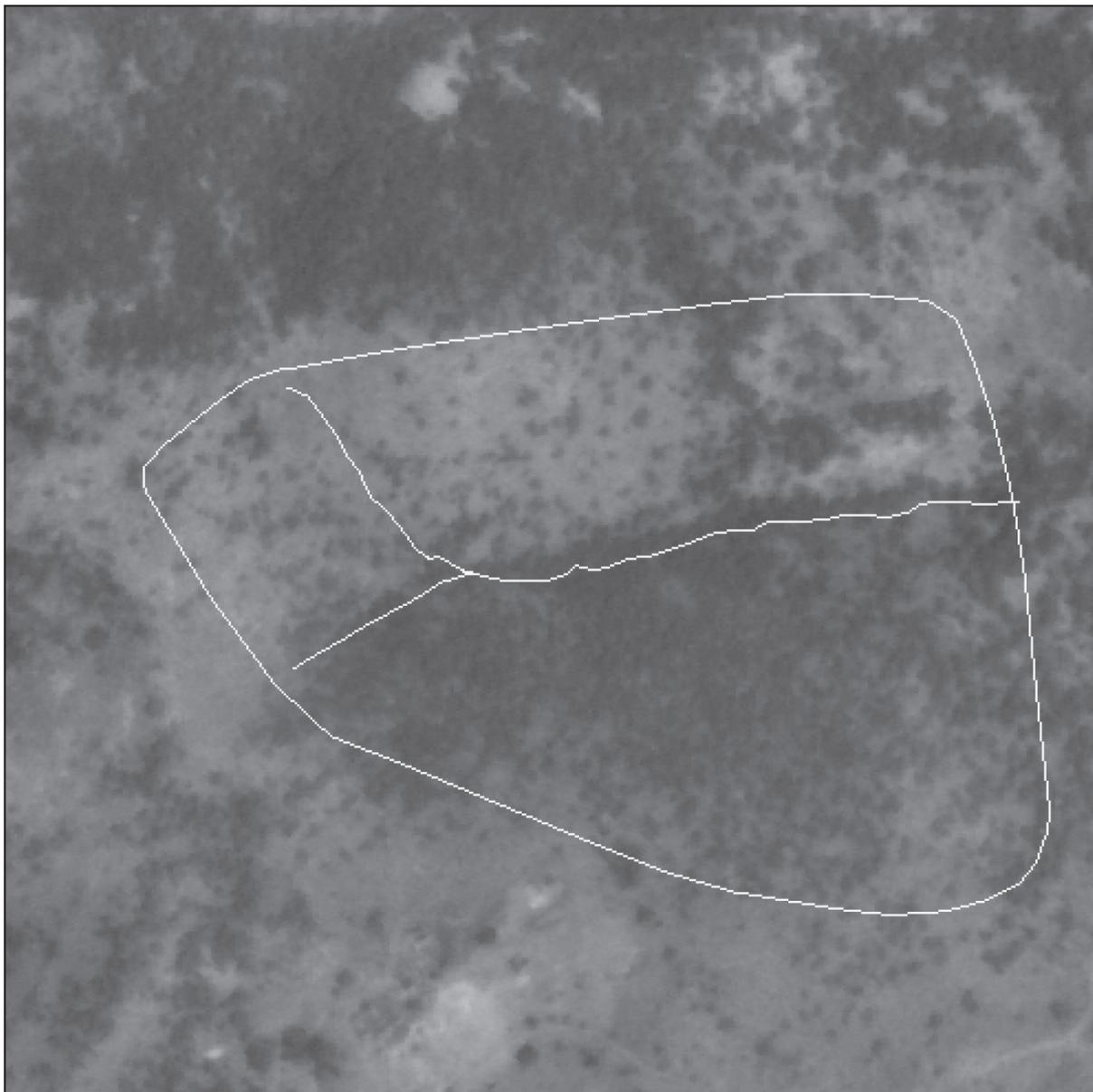


Figura 1. Foto aérea del área de estudio tomada en 1991 mostrando los límites y la rambla. Norte (arriba) y sur (abajo). Dimensiones reales de la imagen 500x500 metros.

Figure 1. Overhead of study area taken in 1991 showing the limits and the stream. North (up) and south (down). True dimensions 500x500 meters.

ubicada en la mitad inferior de su rango de distribución en razón de sus limitadas disponibilidades hídricas (Chaparro 1996, Esteve et al. 2003). Este caso de estudio resulta similar al investigado por Benhabid (1984) en las poblaciones de *Tetraclinis articulata* norteafricanas de rango más árido.

Material y métodos

El área de estudio corresponde a una cuenca de drenaje de 8.55 ha, en el paraje conocido como El Co-

llado de la Rebollada al sureste de la mencionada Peña del Águila (37°26'N, 0°50'W), ubicado geográficamente en el sistema montañoso costero en el Sur de Murcia, sureste ibérico. Peña del Águila es la localidad donde ubica su óptimo ambiental regional *Tetraclinis articulata* (López 2000). Dadas sus dimensiones, no posee una variación significativa de las variables climáticas (en torno a los 340 mm anuales de precipitación y más de 4 grados centígrados en la media de las mínimas del mes más frío) ni litológicas (calizas y dolomías), influencia estudiada a esca-

la regional y comarcal (López-Hernández 2000). El área de estudio presenta orientaciones Sur y Norte dominantes, con laderas Este. Como se ha mencionado, en esta localidad *Tetraclinis articulata* convive con *Pinus halepensis*.

Para llevar a cabo el estudio se consideró como unidad de muestreo una superficie de un cuadrado de 10x10 m (un área de superficie). Como variables físicas se consideraron la altitud en metros (*A*), la pendiente en porcentaje (*P*), el drenaje como número de líneas de flujo por metro cuadrado (*D*), la orientación en grados (*Orien*) y la radiación como ángulo de incidencia medio anual de iluminación de los rayos solares en grados (*R*). Todas ellas fueron obtenidas a partir de las curvas de nivel georreferenciadas de la zona de estudio y equidistantes 5 m, utilizando el sistema de información geográfica GRASS Geographic Resources Analysis Support System versión 5.0 (Jenco 1992, Mitsova 1993, Mitsova & Hofierka 1993, Mitsova & Hofierka 1996, Mitsova et al. 1995, Neteler & Mitsova 2002). Como variables biológicas se consideraron la densidad de pies de *Tetraclinis articulata* (*NPies*, número de pies por área), las coberturas de *Tetraclinis articulata* (*CT*) y de *Pinus halepensis* (*CP*) (número de metros cuadrados con presencia de la especie por área). De cada pie de *Tetraclinis articulata* se recogió su localización mediante GPS (Geoploter 3 Trimble, con error máximo de aproximadamente un metro) y el diámetro de la copa, en un muestreo total llevado a cabo en 1999-2000. Por un lado, con las localizaciones se obtuvo la densidad de *Tetraclinis articulata* (*NPies*) y por otro lado, a partir de la localización y del diámetro de la copa de cada individuo se realizó una estimación de la cobertura de *Tetraclinis articulata* en términos de número de metros cuadrados con presencia de la especie. Con este tipo de estimación se tiene valores algo mayores que la cobertura real de la especie. Se estimó la cobertura de *Pinus halepensis* (*CP*) mediante la comparación de la cobertura arbórea y la atribuida a *Tetraclinis*, ya que no existen otras especies arbóreas en la zona. La cobertura vegetal se estimó a partir de la fotografía aérea de 1991 previa al incendio (Figura 1). Con esta información se construyó una base de datos con las diferentes variables comentadas y como casos todas y cada una de las unidades de muestreo dentro de la zona de estudio.

Para cuantificar la respuesta de *Tetraclinis articulata* en función de las variables ambientales se utilizaron los modelos lineales generalizados (GLM), técnica de regresión propia del análisis directo de gradientes (Austin et al. 1984). Se ajustaron modelos de regresión exponencial para la densidad de *Tetraclinis articulata* (*NPies*) y modelos de regresión

logística para las coberturas de *Tetraclinis articulata* (*CT*) y de *Pinus halepensis* (*CP*) (McCullagh & Nelder 1989). La medición de la bondad de ajuste de los modelos se llevó a cabo realizando un análisis de la desviación (deviance). El análisis de datos se llevó a cabo con el paquete estadístico R versión 1.5 (Maindonald 2000, R Development Core Team 2000).

El análisis de la desviación ha permitido estudiar los efectos de los factores considerados y de sus interacciones en cada una de las variables dependientes (*NPies*, *CT* y *CP*). En un primer término se han construido sendos modelos multivariantes procediendo a analizar el porcentaje de desviación explicada por cada variable independiente, incorporándolos al modelo paso a paso. Seguidamente se han construido los modelos bivariantes de cada una de las variables dependientes en función de los factores ambientales más relevantes, con el objeto de poder ilustrar su respuesta concreta a éstos.

Resultados y discusión

El modelo multivariante construido para la densidad de *Tetraclinis articulata* (*NPies*) (Tabla 1) logra explicar un 49% de desviación del modelo nulo, donde el ángulo de iluminación (*R*) y la cobertura de *Pinus halepensis* (*CP*) son las que más pesan y además de forma similar, 21 y 18%; el drenaje (*D*) logra explicar un 8%. Por su parte, en el modelo multivariante ajustado para la cobertura de *Tetraclinis articulata* (*CT*) (Tabla 1), la variable independiente que más peso tiene es la cobertura de *Pinus halepensis* (*CP*). Por el contrario el ángulo de iluminación (*R*) no posee peso significativo alguno, mientras que el drenaje explica por sí misma un 7% de la desviación, similar al que tenía en el modelo anterior. Estos resultados indican que el comportamiento de la variable densidad de *Tetraclinis articulata* no es el mismo que el de la variable cobertura. La densidad de *Tetraclinis* está influida tanto por el ángulo de iluminación como por la cobertura de *Pinus halepensis*, mientras que la cobertura de *Tetraclinis* está controlada principalmente por la cobertura de *Pinus*. En cuanto al modelo ajustado para la cobertura de *Pinus halepensis* (*CP*) (Tabla 1), la variable que más peso posee es el ángulo de iluminación (*R*) que explica un 25% de la desviación del modelo nulo; la cobertura de *Tetraclinis articulata* (*CT*) también tiene bastante influencia con un 16%, mientras que el drenaje (*D*) no posee por sí mismo un peso significativo, aunque sí lo tiene su interacción con la radiación (*R*).

De los resultados de los modelos multivariantes se deduce que la presencia de *Pinus halepensis* es

| Variables | Variables independientes | | | | | | | | Total | Nulo |
|--------------|--------------------------|------------|--------------|--------------|-------------|-----------|-----------|-----------|--------------|---------------|
| | A | D | R | CP | CT | RxD | CPxA | DxA | | |
| NPies | 28 2% | 129 8% | 349 21% | 312 18% | (-) | | | | 818 49% | 1683 100% |
| CT | | 2769 7% | | 11226 29% | (-) | | 758 2% | 748 2% | 15501 40% | 38863 100% |
| CP | 1944 4% | | 12025 25% | (-) | 7728 16% | 924 2% | | | 22621 47% | 47873 100% |

Tabla 1. Análisis de la desviación de los modelos multivariantes. A altitud (metros), D drenaje (número líneas flujo por m²), R ángulo medio anual de la incidencia solar (grados), CP cobertura de *Pinus halepensis* (número de m² con presencia por área), CT cobertura de *Tetraclinis articulata* (número de m² con presencia por área), NPies densidad de *Tetraclinis articulata* (número de árboles por área). (-) variable no considerada.

Table 1. Deviance analysis table of multivariate models. A elevation (meters), D drainage or flowline density downhill (number of flowlines per m²), R annual mean of solar rays incidence angle (degrees), CP *Pinus halepensis* cover (number of m² with species presence per area (10x10 m square)), CT *Tetraclinis articulata* cover (number of m² with species presence per area), NPies *Tetraclinis articulata* density (number of trees per area). (-) no considered variable.

| Variable | Desviación | Coefficiente | Pr(> z) |
|------------------|------------|--------------|--------------|
| Constante | | -1.368884 | 1.69e-07 *** |
| R | 335 (20%) | 0.029979 | 3.10e-12 *** |
| CP | 276 (16%) | -0.043687 | < 2e-16 *** |

Tabla 2. Modelo de densidad de *Tetraclinis articulata* (NPies) en función del ángulo medio anual de iluminación solar (R) y de la cobertura de *Pinus halepensis* (CP). El modelo nulo tiene de desviación 1683.

Table 2. Model of *Tetraclinis articulata* density (NPies) with independent variables annual mean solar rays incidence angle (R) and *Pinus halepensis* cover (CP). Null deviance 1683.

| Variable | Desviación | Coefficiente | Pr(> z) |
|------------------|------------|--------------|--------------|
| Constante | | 0.209267 | 6.55e-05 *** |
| R | 332 (1%) | -0.016739 | < 2e-16 *** |
| CP | 11226(29%) | -0.046095 | < 2e-16 *** |

Tabla 3. Modelo de cobertura de *Tetraclinis articulata* (CT) en función del ángulo medio anual de iluminación solar (R) y de la cobertura de *Pinus halepensis* (CP). El modelo nulo tiene de desviación 38663.

Table 3. Model of *Tetraclinis articulata* cover (CT) with independent variables annual mean solar rays incidence angle (R) and *Pinus halepensis* cover (CP). Null deviance 38663.

| Variable | Desviación | Coefficiente | Pr(> z) |
|------------------|------------|--------------|-------------|
| Constante | | 2.482 | < 2e-16 *** |
| R | 12025(25%) | -0.06799 | < 2e-16 *** |
| D2 | 720 (2%) | 1.748e-06 | < 2e-16 *** |

Tabla 4. Modelo de cobertura de *Pinus halepensis* (CP) en función del ángulo medio anual de iluminación solar (R) y del número de líneas de flujo por m² (D). El modelo nulo tiene de desviación 47873.

Table 4. Model of *Pinus halepensis* cover with independent variables annual mean solar rays incidence angle (R) and drainage (D). Null deviance 47873.

| Variable | Desviación | Coefficiente | Pr(> z) |
|--------------------------------------|------------|--------------|-------------|
| Constante | | -4.719 | < 2e-16 *** |
| R | 1767 (5%) | 4.772e-02 | < 2e-16 *** |
| D | 622 (2%) | 2.017e-02 | < 2e-16 *** |
| D² | 1390 (4%) | -7.489e-05 | < 2e-16 *** |
| RxD | 108(0.3%) | -1.925e-04 | < 2e-16 *** |
| RxD² | 118(0.3%) | 2.061e-06 | < 2e-16 *** |
| R² x D² | 97(0.25%) | -1.543e-08 | < 2e-16 *** |

Tabla 5. Modelo de cobertura de *Tetraclinis articulata* (CT) en función del ángulo medio anual de iluminación solar (R) y del número de líneas de flujo por m² (D). El modelo nulo tiene de desviación 38663.

Table 5. Model of *Tetraclinis articulata* cover with independent variables annual mean solar rays incidence angle (R) and drainage (D). Null deviance 38663.

el factor que más claramente influye en la distribución de *Tetraclinis articulata*, dependiendo *Pinus halepensis* principalmente del ángulo de iluminación (R) y en menor medida de la cobertura de *Tetraclinis articulata*. Para entender cómo es la respuesta de ambas especies a las variables clave anteriores, se han realizado sus modelos bivariantes y sus respectivas representaciones gráficas. Los resultados, en lo que respecta a porcentaje de desviación explicada por las variables, coinciden lógicamente de forma general con los de los modelos multivariantes. Los porcentajes de desviación explicada por las variables R y CP en el modelo bivalente para NPies (Tabla 2) son similares a los obtenidos para el modelo multivariante. Análogamente ocurre para la cobertura de *Tetraclinis* y la variable R (Tabla 3 y Tabla 1). El porcentaje de la desviación explicada por la variable R para el modelo bivalente de la cobertura de *Pinus* (CP) (Tabla 4) sí que es similar al del modelo multivariante (Tabla 1), sin embargo en el modelo bivalente para la cobertura de *Tetraclinis* con variables independientes R y D (Tabla 5) los porcentajes no coinciden, dado que en el correspondiente modelo multivariante, la variable con más peso es CP.

Los resultados de los modelos bivariantes (Tabla 2 y Tabla 3) indican que la densidad de *Tetraclinis articulata* (NPies) no responde ante las variables R y CP de igual forma que lo hace su cobertura, CT. Efectivamente, si nos fijamos en el signo de los coeficientes de regresión, se observa que para la variable CP es siempre negativo, es decir cuando aumenta la cobertura de *Pinus halepensis* disminuye tanto el número de pies de *Tetraclinis* como su cobertura. Sin embargo, para la variable R, los signos de los coeficientes son contrarios para la densidad y para la cobertura por unidad de superficie, aunque para este último el peso de R es reducido aunque significativo. De esta manera, cuando aumenta la radiación solar la densidad de *Tetraclinis* aumenta pero su cobertura

por unidad de superficie es máxima en orientaciones de baja radiación.

Las correspondientes gráficas de las superficies de respuesta obtenidas a partir de los modelos bivariantes (Figura 2) reflejan estos patrones. *Tetraclinis articulata* está presente cuando la cobertura de *Pinus halepensis* es baja, comportándose de forma diferencial según sea solana (R=70°) o umbría (R=30°): cuando *Pinus halepensis* está ausente las mayores densidades de *Tetraclinis articulata* se alcanzan en la solana mientras que las mayores coberturas se encuentran en la umbría.

Estos resultados sugieren una cierta jerarquía en la comprensión de la distribución de *Tetraclinis* a escala local. Inicialmente, parece que el espacio que dispone depende de la ocupación previa del mismo por parte de *Pinus halepensis*, ya que su relación siempre es negativa con respecto a su cobertura. No obstante, cuando no hay pinos, la cobertura por unidad de superficie y la densidad de *Tetraclinis* muestran comportamientos contrarios. Planteada así la situación de competencia interespecífica de *Tetraclinis articulata* con *Pinus halepensis* y dado que el déficit hídrico es el principal factor limitante en la zona, se han construido los modelos bivariantes para las coberturas de *Pinus halepensis* y de *Tetraclinis articulata* en función de las variables físicas independientes R y D, las variables más relacionadas con dicha disponibilidad hídrica.

Como resultado se obtuvo que la cobertura de *Pinus halepensis* (CP) depende, como ya sabíamos, principalmente de R, 25% de desviación explicada (Tabla 4), y sin embargo el modelo para la cobertura de *Tetraclinis articulata* es menos explicativo y mucho más complejo, entrando R, D, los términos cuadráticos y sus interacciones (Tabla 5). Un análisis directo de las correspondientes superficies de regresión (Figura 3) indica que *Pinus halepensis* domina claramente las orientaciones Norte y Noreste, estan-

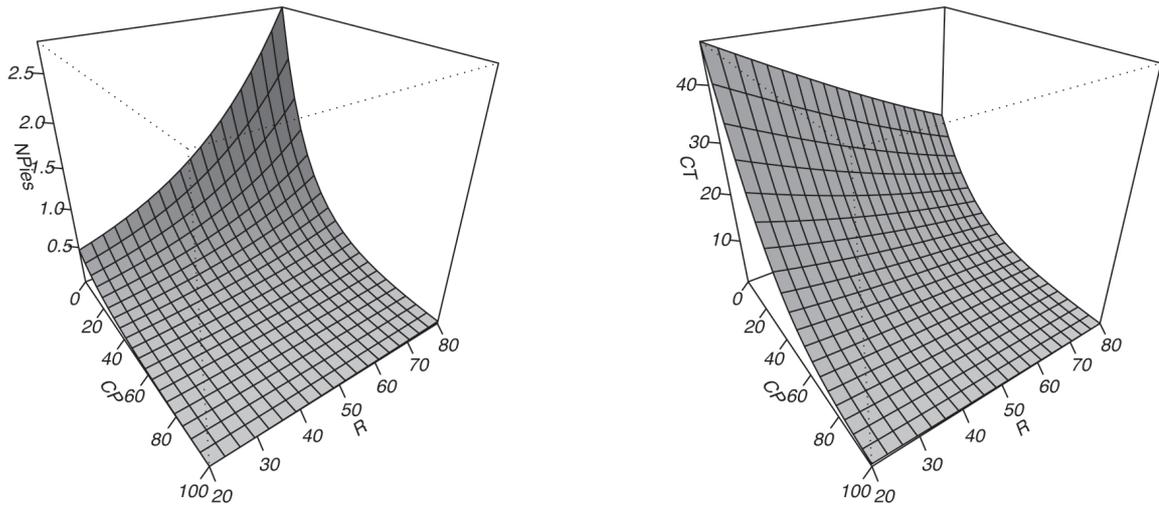


Figura 2. Densidad (NPies) y cobertura (CT) de *Tetraclinis articulata* en función del ángulo de iluminación solar (R en grados: 30° Norte; 50° Este; 70° Sur) y de la cobertura de *Pinus halepensis* (CP).
 Figure 2. *Tetraclinis articulata* density (NPies) and cover (CT) as a function of annual mean solar rays incidence (R in degrees: 30° North; 50° East; 70° South) and *Pinus halepensis* cover (CP).

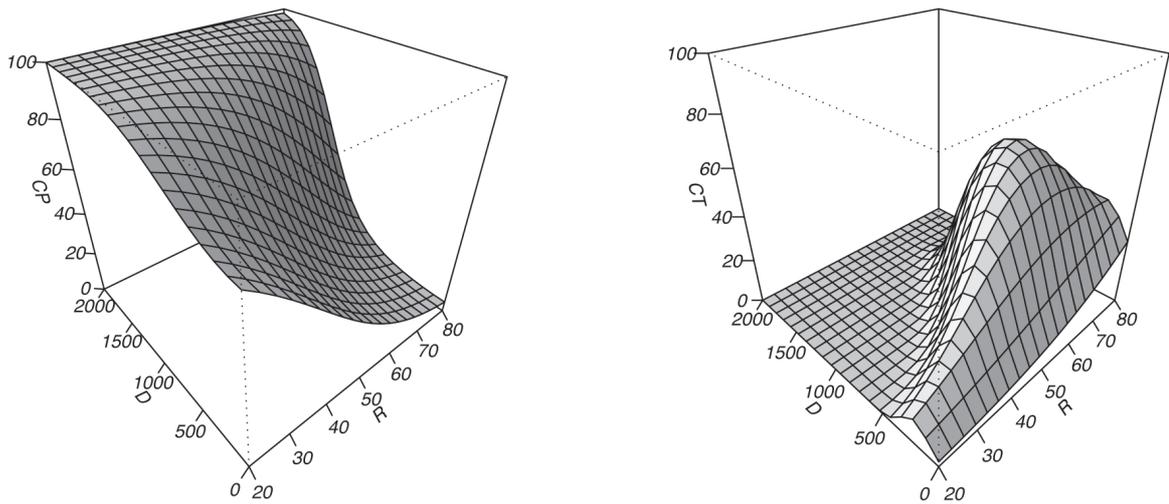


Figura 3. Cobertura de *Tetraclinis articulata* (CT) y de *Pinus halepensis* (CP) en función del ángulo de iluminación solar (R en grados: 30° Norte; 50° Este; 70° Sur) y del drenaje (D).
 Figure 3. *Tetraclinis articulata* (CT) and *Pinus halepensis* (CP) covers as function of annual mean solar rays incidence angle (R in degrees: 30° North; 50° East; 70° South) and drainage (D).

do presente en las orientaciones Sur y Sureste donde existe una compensación hídrica por acumulación de líneas de flujo hídrico. La zona de estudio forma parte desde el punto de vista de *Pinus halepensis* de su tramo inferior de distribución por escasez hídrica (la cobertura disminuye drásticamente al aumentar R o disminuir D). Por su lado, *Tetraclinis articulata* queda relegado principalmente a las orientaciones Sur y de componente Este, a pesar de las mejores condiciones hídricas en las orientaciones Norte y Noreste ($R < 44^\circ$). El modelo predice las mayores coberturas

de *Tetraclinis articulata* en las orientaciones entre el Este y el Sureste ($R = 60^\circ$) siempre y cuando haya cierta compensación hídrica asociada al drenaje.

Si analizamos conjuntamente las cuatro figuras, comprenderemos mejor las pautas de distribución. Si en las umbrías no hubieran formaciones densas de pinar, *Tetraclinis articulata* las podría ocupar, dando lugar a ejemplares de un porte destacado (óptimo de cobertura por unidad de superficie en estas condiciones). No obstante, casi nunca *Pinus halepensis* está ausente de esas umbrías. Por el contrario las ocupa

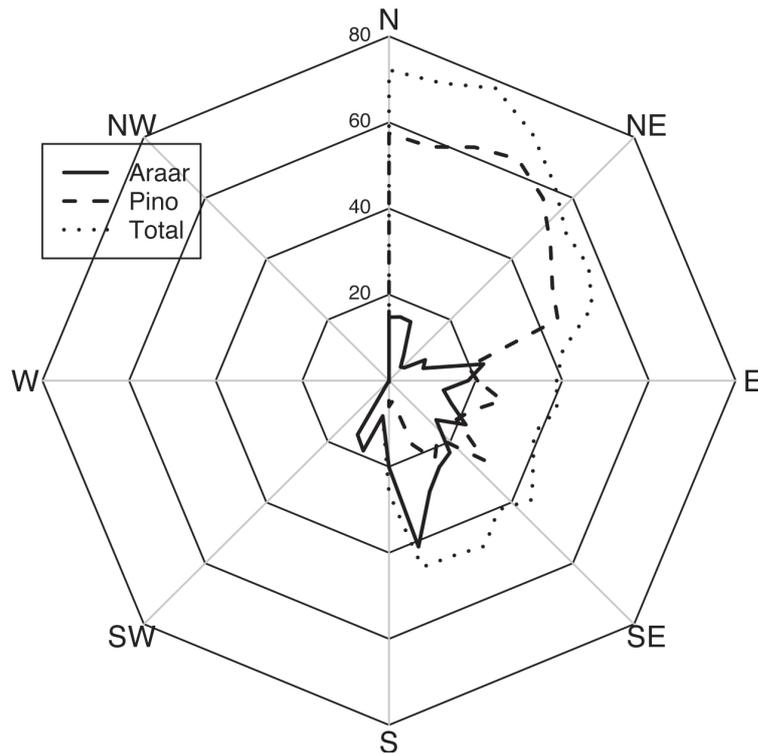


Figura 4. Distribución media de las coberturas de *Tetraclinis articulata* (CT: Araar), de *Pinus halepensis* (CP: Pino) y total en función de la orientación.

Figure 4. Mean distribution of *Tetraclinis articulata* (CT: Araar) and *Pinus halepensis* (CP: Pino) covers as function of orientation.

prácticamente en su totalidad. Únicamente los sectores que corresponden a las partes altas de esas laderas umbrosas o a afloramientos rocosos en su interior, siempre con un nivel bajo de líneas de flujo, quedan disponibles para la especie, si no media alguna perturbación. En las solanas el espacio sin Pino carrasco es mayor, habiendo hábitat disponible para *Tetraclinis*. No obstante, aquí precisa más claramente de los terrenos que reciben más flujo de agua de escorrentía (que poseen más líneas de flujo), aunque cuando este flujo es ya importante, el hábitat vuelve a ser ocupado por *Pinus halepensis*. En estas situaciones es cuando *Tetraclinis* logra un reclutamiento relevante. Las posibles zonas de competencia más equilibrada entre ambas especies serían las orientaciones Este y los espacios de contacto en las solanas asociados a cierto valor intermedio de las líneas de flujo.

Para ilustrar en parte lo anterior, se ha representado la cobertura media de ambas especies en función de la orientación (Figura 4), cuya interpretación permite distinguir tres tipos de situaciones: i) Las zonas orientadas al Sur (desde SO al SE) las poblaciones de *Tetraclinis articulata* dominan el paisaje con una cobertura media aproximada del 30%. Los bosques de *Pinus halepensis* ocupan una media del

10% de estas laderas. ii) Las laderas orientadas al Norte (desde el Norte hasta el E-ENE), los bosques de *Pinus halepensis* ocupan la mayor parte del paisaje (más del 60%), mientras que las poblaciones de *Tetraclinis articulata* no superan el 10% de media. iii) Las orientaciones intermedias, de componente Este (desde E-ENE hasta el SE), las coberturas de ambas especies se aproximan, con *Tetraclinis articulata* entre un 15 y un 25% y *Pinus halepensis* entre un 20 y un 30%, con intervalos discontinuos donde domina una u otra especie. En estas orientaciones Este parece que la competencia entre ambas especies se muestra más equilibrada, pudiendo dominar una u otra especie por razones de segundo orden.

No cabe duda de que las poblaciones de *Tetraclinis articulata* estudiadas se encuentran en su límite inferior de distribución en función de los recursos hídricos disponibles, ya que tanto los trabajos realizados por Benhabid (1982, 1984) en las poblaciones del norte de África como los realizados por Templado (1974) y López-Hernández (2000) en las de las sierras de Cartagena, consideran los 300 mm como su límite extremo en términos de precipitación media anual. En esta situación es de esperar que las poblaciones de *Tetraclinis articulata* se instalen en aquellos lugares donde las condiciones locales les

compensen el estrés hídrico. Entre estas condiciones, las orientaciones que presentan menor evapotranspiración potencial (González Bernáldez 1963) y los ambientes que reciben más agua que la derivada de la precipitación directa (que acumulen más escorrentía) parecen los más adecuados para compensar las limitaciones hídricas generales. No obstante, la impresión general obtenida por distintos autores (Ceballos & Ruiz de la Torre 1971, Esteve-Chueca 1972, Templado 1974, Guerra et al. 1990) en las poblaciones locales de Peña del Águila, es contraria a este patrón, ya que las poblaciones más patentes de la especie se encuentran en las laderas de orientación Sur donde el déficit hídrico se acentúa. Únicamente López-Hernández (2000) propone otra visión de esta aparente paradoja, insistiendo en las orientaciones de componente Este como una de las claves para entender la distribución de la especie en la localidad murciana, algo que también había propuesto Benhabid (1984) para las poblaciones norteafricanas de rango más árido. Por otra parte, el papel de *Pinus halepensis* como posible competidor de *Tetraclinis articulata*, también ha sido propuesto en varias ocasiones (Benhabid 1984, Templado 1974, Quezel et al. 1982) por lo que su presencia modularía de alguna manera la distribución de la misma.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo refuerzan y confirman estas hipótesis: desde una perspectiva individualista *Tetraclinis articulata*, en su límite inferior de disponibilidad de recursos hídricos, preferiría las orientaciones umbría y las localizaciones asociadas a la red de drenaje, receptoras de las aguas de escorrentía. Esta es la visión que se derivaría de su nicho fundamental o fisiológico, pero su nicho efectivo o ecológico dependería además de las relaciones biológicas con los posibles competidores que podrían reducir aún más el tamaño del hábitat disponible. Esta reducción del tamaño del hábitat es coherente con una mayor especificidad ante el mismo, que se refleja en la complejidad del modelo de *Tetraclinis* frente a radiación y drenaje (ver Tabla 5 y Figura 3)

En esta lógica, y como ya habíamos indicado con anterioridad, para comprender bien las pautas de distribución de *Tetraclinis articulata*, previamente, es necesario conocer a grandes rasgos el patrón de distribución de *Pinus halepensis* en la localidad en función de las principales variables físicas. Este patrón va a determinar en primera instancia el tamaño del hábitat disponible para *Tetraclinis articulata* y por tanto su nicho efectivo, ecológico o real. Esta pauta de distribución de *Pinus halepensis* se refleja de forma básica en la Figura 3 en la que además se observa que *Pinus* deja en las umbrías una pequeña por-

ción de espacio disponible. La imagen contraria a esta distribución sería el espacio o hábitat disponible para *Tetraclinis articulata* (Figura 3) pero en su ocupación adopta diferentes estructuras poblacionales: i) Las poblaciones de la umbría (ángulo de incidencia solar entre 20 y 53 grados aproximadamente) presentan bajas densidades pero con individuos de gran cobertura media, de tal forma que la cobertura por unidad de muestreo es máxima en esta localización, cuando *Pinus halepensis* está ausente, duplicando prácticamente la más elevada de la solana. ii) Las poblaciones de la solana (ángulo de incidencia de 54 o más grados) tienen menor cobertura máxima (aunque la media es mayor), pero duplican en su óptimo la densidad de ejemplares de la umbría. Lógicamente la cobertura media por individuo es mucho más baja que en la umbría.

Las poblaciones de las umbrías estarían compuestas de individuos grandes, en muchas ocasiones bastante viejos, que han resistido la competencia con el *Pinus halepensis*. Lo más relevante es que en estas poblaciones están ausentes los ejemplares muy jóvenes, no apreciándose reclutamiento alguno. Dado que la producción de frutos viables (observaciones propias) no parece afectada por la competencia con *Pinus halepensis*, parece ser que la germinación sí estaría muy dificultada, quizás por dos razones: i) las condiciones umbrosas producidas por el tapiz arbóreo pueden afectar a los brinzales de *Tetraclinis articulata* ya que éstos precisan de cierta insolación directa (Ceballos & Ruiz de la Torre 1971, Templado 1974) y ésta ya es reducida en las umbrías; y ii) el pastizal seco constituido por *Brachypodium retusum*, que tapiza el suelo del pinar, puede dificultar en primera instancia la llegada de la semilla al sustrato y consecuentemente su implantación en el mismo, ya que su facultad germinativa es muy efímera (pocos meses) o competir en segunda instancia con la plántula en los primeros estadios tras la germinación.

De manera general *Tetraclinis articulata* parece actuar frente a *Pinus halepensis* como un competidor débil. No obstante, en las umbrías, si *Tetraclinis articulata* logra implantarse, su crecimiento vegetativo no presenta dificultades aparentes (ejemplares de gran biomasa aérea), por lo que la competencia en estado adulto no parece ser la clave. Obviamente, el grado de insolación que gobierna primariamente la distribución de ambas especies, no se expresa en términos duales (umbrías frente a solanas) como hasta aquí se ha analizado, sino que organiza un gradiente ambiental. Dentro de este gradiente, las posiciones de componente Este presentan unas condiciones intermedias en términos de radiación solar. No obstante, estas orientaciones Este, desde una perspectiva

hídrica, se asemejan más a las umbrías, dado que el gradiente topográfico de humedad-aridez corresponde al eje NE-SO, como se ha comprobado para otras especies en la misma zona (Ferrer 1994, Ferrer et al. 1995).

Todo ello da como consecuencia un paisaje en la umbría dominado por el pinar, mientras que en la solana y el Este se muestra un paisaje a base de manchas de pinar más abierto y de pequeños bosquetes de *Tetraclinis articulata*. Pequeños cambios en la orografía (o en el régimen de perturbación) dan ventaja a una u otra especie. Esta competencia más simétrica en el Este explicaría en parte el peso notable de la variable cobertura de *Tetraclinis articulata* como segunda variable independiente en el modelo de *Pinus halepensis*, es decir, la presencia de *Tetraclinis articulata* también condiciona la cobertura del pinar de forma secundaria. Por último, como dato sugerente, cabe recordar que la única localidad cuya toponimia hace referencia a las formaciones de *Tetraclinis* (El Sabinar, en las cercanías de la localidad de estudio) está constituida por dos cabezos cuyas laderas se disponen de tal manera que su orientación dominante es el Este y, además, carecen de *Pinus halepensis*.

Agradecimientos

Al Departamento de Ecología e Hidrología de la Universidad de Murcia por el apoyo prestado referente a materiales y recursos. A José Francisco Calvo, tanto por sus ideas orientadoras como por la bibliografía facilitada. A Francisco Alcaraz por la documentación facilitada. A Marcelo Martínez Palao por su colaboración para localizar los árboles mediante GPS y a la Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de Murcia por facilitar el GPS. A Julia Martínez por la revisión de los textos en inglés.

Referencias

- Alcaraz F, Sánchez-Gómez P, de la Torre A, Ríos S, & Álvarez, J. 1991. Datos sobre la vegetación de Murcia (España). Guía de excursión de XI Jornadas de Fitosociología. Murcia: PPU and Diego Marín.
- Austin M, Cunningham R & Fleming P. 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* 55: 11-27.
- Benabid A. 1982. Études phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif Occidental (Maroc). Marseille: Ph. D. thesis. Université de Droit D'Économique et des Sciences D'Aix-Marseille.
- Benhabid A. 1984. Étude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centrooccidental (Maroc). *Travail Institute Sciences Séries Botaniques (Rabat)* 34: 1-64.
- Ceballos L & Ruiz de la Torre J. 1971. Árboles y arbustos de la España peninsular. Madrid: Servicio de Publicaciones ETSI Montes.
- Chaparro J. 1996. Distribución potencial del bosque y de sus especies arbóreas en zonas mediterráneas semiáridas: Modelos y aplicaciones. Murcia: Tesis doctoral, Universidad de Murcia.
- Esteve-Chueca F. 1972. Vegetación y Flora de las Regiones Central y Meridional de la Provincia de Murcia. Murcia: Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura.
- Esteve-Selma MA, Chaparro J, Pardo M & Vives R. 2003. Los sistemas forestales desde una perspectiva histórica: las repoblaciones forestales. In Los recursos naturales de la Región de Murcia: un análisis interdisciplinar (Esteve-Selma MA, Lloréns M, Martínez Gallur C, eds.). Murcia: Universidad de Murcia. INUAMA/CajaMurcia.
- Ferrer D. 1994. Variaciones Espaciales de la Vegetación de la Sierra de Cartagena (Sureste Ibérico) El análisis de Gradientes y los Problemas de Escala. Murcia: Tesis Doctoral. Universidad de Murcia.
- Ferrer D, Calvo J, Esteve-Selma MA, Torres-Martínez A & Ramírez L. 1995. On the use of several abundance measures for fitting species responses curves. *Journal of Vegetation Science* 6: 57-62.
- Ferrer D, Esteve-Selma MA & Torres A. 1999. El clima de la Sierra de Cartagena (SE de España): Variaciones espacio-temporales a diferentes escalas. *Anales de Biología* 22: 137-152.
- González-Bernáldez F. 1963. La radiación solar y la temperatura en bioclimatología. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural (B)* 61: 305-322.
- Guerra J, Alcaraz F, Carrión J, Egea J, Hernández J, Martínez J & Sánchez P. 1990. Densidad, Estructura Poblacional y Áreas Potenciales para la Expansión de la Sabina Mora (*Tetraclinis articulata*) en el Litoral de la Región de Murcia. ARMAN. Inédito.
- Jenco M. 1992. Distribution of direct solar radiation on georelief and its modelling by means of complex digital model of terrain. *Geograficky casopis* 44: 342-355.
- López-Hernández J. 2000. Respuesta ambiental de las principales especies arbustivas en sistemas áridos y semiáridos mediterráneos: Modelos y Aplicaciones. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- López-Hernández J, Calvo J, Esteve-Selma M & Ramírez-Díaz L. 1995. Respuesta de *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters al fuego. *Ecología* 9: 213-221.

- Maindonald J. 2000. Data Analysis and Graphics Using R. An introduction. Australian National University.
- McCullagh P & Nelder J. 1989. Generalized Linear Models. London: Chapman and Hall.
- Mitasova H. 1993. Surfaces and modelling. Grass Clipping (winter and spring): 18-19.
- Mitasova H & Hofierka J. 1993. Interpolation by Regularized Spline with Tension: II. Application to Terrain Modelling and Surface Geometry Analysis. Mathematical Geology 25: 641-650.
- Mitasova H, Hofierka J, Zlocha M & Iverson L. 1996. Modelling topographic potential for erosion and deposition using GIS. International Journal of Geographical Information Systems 10: 629-641.
- Mitasova H, Mitas L, Brown WM, Gerdes DP, Kosinovsky L. & Baker T. 1995. Modelling spatially and temporally distributed phenomena: New methods and tools for GRASS GIS. International Journal of Geographical Information Systems 9: 433-446.
- Naveh Z & Lieberman AS. 1984. Landscape Ecology. New York: Springer-Verlag.
- Neilson R & Wullstein L. 1983. Biogeography of two southwest American oaks in relation to atmospheric dynamics. Journal of Biogeography 10: 275-297.
- Neteler M & Mitasova H. 2002. Open Source GIS: A GRASS GIS Approach. Internet.
- Quezel P, Tomaselli R & Morandini R. 1982. Bosque y maquia mediterráneos. París: Serbal. UNESCO.
- R Development Core Team 2000. Introducción a R: Un entorno de programación para Análisis de Datos y Gráficos Versión 1.0.1. Australian National University.
- Templado J. 1974. El Araar, *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters, en las sierras de Cartagena. Boletín Estudios Centrales de Ecología 3: 43-56.
- Varios 1999. Atlas del medio natural de la región de Murcia. I.T.G.E, Murcia: Consejería de Política Territorial y Obras Públicas Región de Murcia.
- Walter H. 1981. Los sistemas ecológicos de los continentes: Principios de su clasificación con ejemplos. Barcelona: Omega.

