AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 16 (2): 111-130. Mayo 2007.
http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=480

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA Y TÉCNICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE
www.revistaecosistemas.net

# Ecología del esparto (*Stipa tenacissima* L.) y los espartales de la Península Ibérica

F.T. Maestre[1], D.A. Ramírez[2], J. Cortina[3]

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España.
(2) Laboratorio de Ecología de Procesos, Departamento de Biología, Universidad Nacional Agraria La Molina, Ap. 465, Lima, Perú.-Departament d' Ecologia e Institut Multidisciplinar per a l'Estudi del Medi, Universitat d' Alacant, Ap. 99, 03080 Alicante, España.
(3) Departament d' Ecologia e Institut Multidisciplinar per a l'Estudi del Medi, Universitat d' Alacant, Ap. 99, 03080 Alicante, España.

Recibido el 22 de febrero de 2007, aceptado el 22 de febrero de 2007.

**Ecología del esparto (Stipa tenacissima L.) y los espartales de la Península Ibérica.** Las formaciones vegetales dominados por el esparto o atocha (Stipa tenacissima L.) constituyen uno de los ecosistemas más representativos de las zonas semiáridas de la Península Ibérica y del norte de África. Estas formaciones han estado íntimamente ligadas a la actividad humana desde hace no menos de 4.000 años. Los espartales son formaciones vegetales abiertas, muy heterogéneas en su composición y estructura. La funcionalidad de los espartales está muy relacionada con la disposición espacial de las matas, así como con la cobertura de arbustos rebrotadores. El esparto es una especie anemócora capaz de reproducirse sexual y asexualmente, mostrando vecería en la producción de flores y semillas. Presenta una serie de adaptaciones morfo-estructurales y fisiológicas que le han permitido colonizar con éxito los adversos ambientes semiáridos mediterráneos. El suelo que se encuentra bajo las matas de esparto muestra un a mayor fertilidad y mejores condiciones microclimáticas que el suelo adyacente, originando la formación de "islas de recursos". Por ello, las matas de esparto alteren la distribución y desarrollo de un gran número de organismos, como plantas vasculares, musgos y líquenes. Los avances en nuestro conocimiento sobre la composición y funcionamiento de los espartales están siendo utilizandos para mejorar su gestión.

Palabras clave: esparto, Stipa tenacissima, zonas semiáridas, Península Ibérica

**The ecology of alpha grass (Stipa tenacísima L.) and alpha grass steppes from the Iberian Peninsula.** Open steppes dominated by alpha grass (Stipa tenacissima L.) constitute one of the most representative ecosystems of the semi-arid zones of Eastern Mediterranean Basin (Iberian Peninsula North of Africa).These formations have been intimately tied to human activities since 4,000 years ago. Alpha grass steppes show a high degree of variability in composition and structure. Ecosystem functioning is strongly related to the spatial pattern of alpha grass tussocks, as well as with the cover of sprouting shrubs. Alpha grass is an anemocorous species that is able to reproduce both sexually and clonally, showing masting in the production of flowers and seeds. This species exhibits efficient morpho-structural and physiological adaptations to cope with abiotic stress alloweing a successful colonization of adverse semi-arid Mediterranean environments. Soils beneath alpha grass show higher fertility and improved microclimatic conditions, favouring the formation of "resource islands". These promote the establishment and growth of vascular plants, mosses and lichens. Advances in our knowledge on the composition and functioning of alpha grass steppes are being incorporated into management.

Key words: alpha grass, Stipa tenacissima, semiarid areas, Iberian Peninsula

## Morfología del esparto

El "esparto" o "atocha" (*Stipa tenacissima* L.) es una gramínea perenne con forma de mata, compuesta por un conjunto de macollas de crecimiento radial (**Fig. 1**). El esparto es una planta vivaz provista de rizomas y que posee numerosas raíces superficiales. Las macollas del esparto son agrupaciones de tallos compactos y separados entre sí, donde las hojas se conservan por largo tiempo entre penachos de vainas erectas. Sánchez (1995) distingue módulos dentro de las macollas, que constituyen unidades formadas por tallos potencialmente independientes (**Fig. 2**). Las hojas del esparto son filiformes, esclerófilas y tenacísimas, entre 30 y 100 cm de longitud y 1 a 4 mm de ancho. En el centro de la península se ha encontrado una correlación negativa entre la precipitación media anual y la longitud de las hojas (Rejos, 2000), situación que contrasta con lo observado en zonas más áridas del sudeste peninsular, donde el tamaño foliar aumenta con la precipitación (Haase *et al.*, 1999). Las hojas de

Ecosistemas no se hace responsable del uso indebido de material sujeto a derecho de autor. ISBN 1697-2473.

esparto tardan unos 6 meses en completar su desarrollo, estando su longevidad comprendida entre los 12 y los 24 meses (Sánchez, 1995; Rejos, 2000). Su haz es pubescente con nervaduras prominentes de epidermis muy pilosa con surcos longitudinales donde se encuentran hundidos los estomas (**Fig. 3**). Un conjunto de hojas se une a un tallo por medio de vainas formando el penacho. La edad de las hojas en dicho penacho va en aumento desde las interiores, desde donde se generan las hojas nuevas o rebrotes, hasta las exteriores muertas (**Fig. 2**).

***Figura 1**. Matas de Stipa tenacissima L. en floración en la cuenca del Montnegre (Alicante, izquierda), y en Rambla Honda (Almería, derecha). Fotografías: Jorge Monerris y David A. Ramírez.*

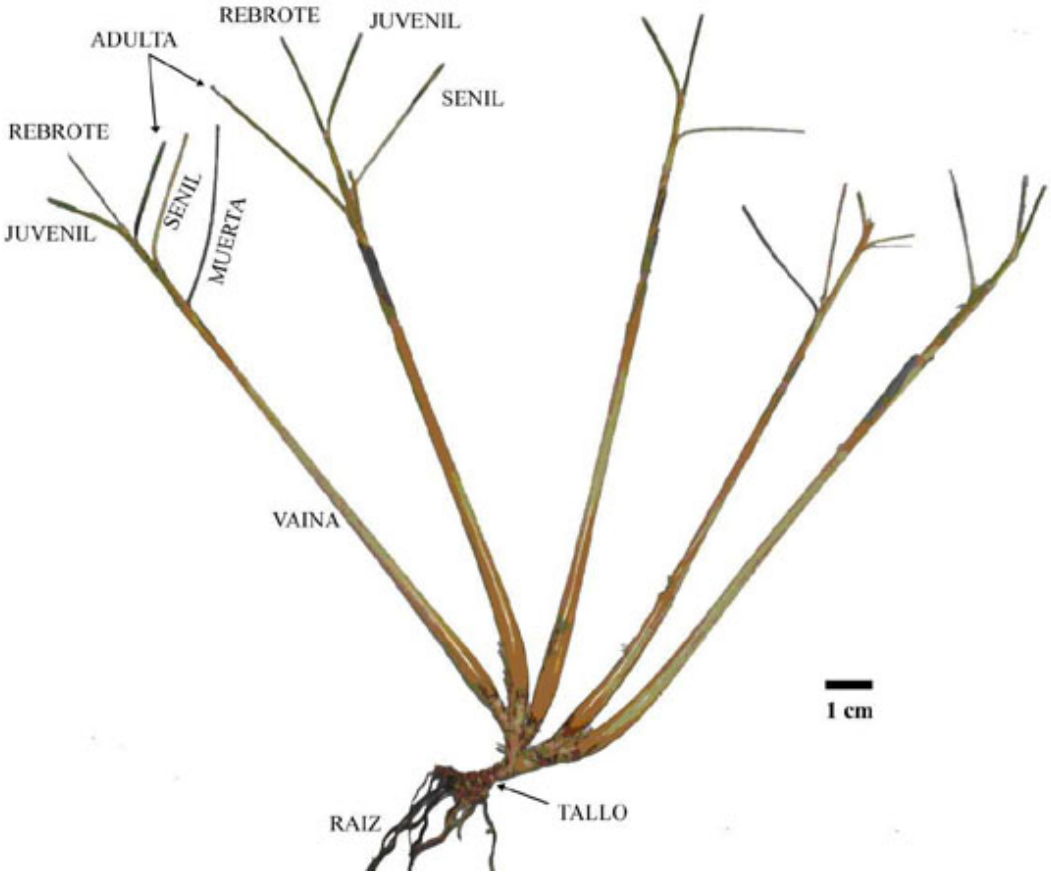


***Figura 2.*** *Módulo extraído de una macolla de esparto. Las hojas fueron cortadas para una mejor apreciación de la estructura y disposición de las mismas en el penacho. Se resaltan las cohortes de hojas en las siguientes categorías: rebrote, hoja juvenil, hoja adulta, hoja senil y hoja muerta. Fotografía: David A. Ramírez.*

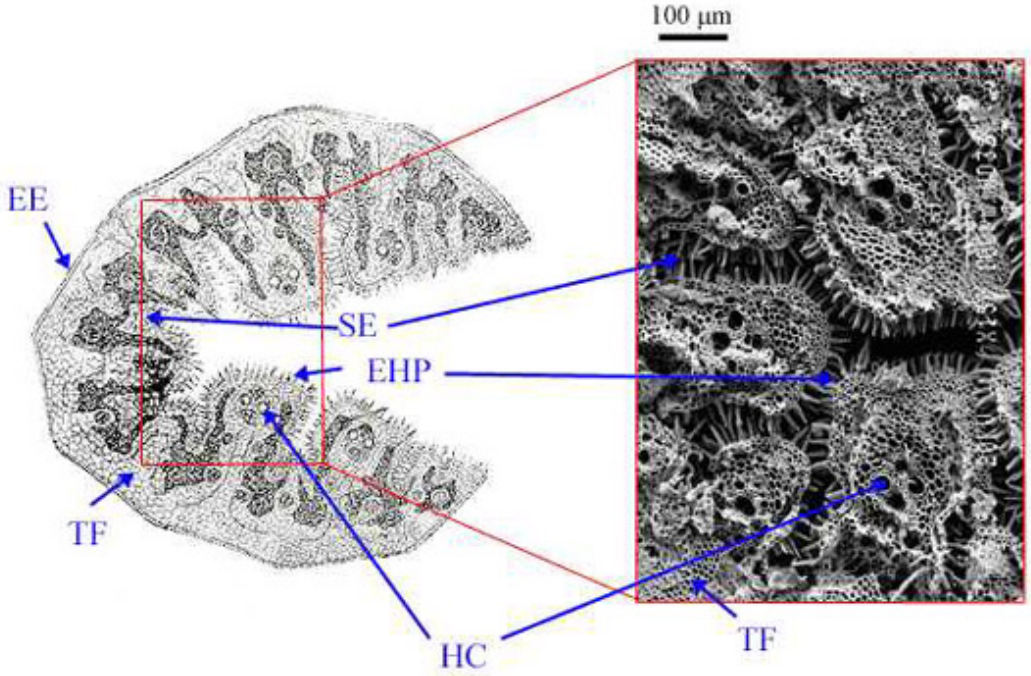


***Figura 3.*** *Esquema de un corte transversal de la hoja de esparto (izquierda) y micrografía detallando la estructura del haz de la hoja (derecha). SE = surcos donde se encuentran los estomas, EE = epidermis del envés de la hoja, EHP = epidermis pubescente del haz de la hoja, HC = haces conductores, TF = tiras de fibras (esclerénquima). Fotografías: David A. Ramírez.*

## Distribución, hábitat e importancia socio-económica

El esparto es una especie de una gran amplitud ecológica, que se desarrolla en suelos pobres, pedregosos, limosos, calizos, yesosos o arcillosos desde el nivel del mar hasta altitudes de más de 2.000 m (Djebaili, 1988; Costa, 1973; Barber *et al.*, 1997). Puede encontrarse en zonas de hasta 600 mm de precipitación anual, siendo especialmente abundante en zonas con precipitación comprendida entre 200 y 400 mm anuales (Haase *et al.*, 1999). El esparto forma comunidades denominadas espartales o atochales, donde es la especie dominante (**Fig. 4**). Los espartales se distribuyen de manera natural por el Mediterráneo Occidental, y más concretamente en el Noroeste de África -Marruecos, Argelia, Túnez y Libia, donde ocupa entre 60.000 y 80.000 km$^2$ (Le Houérou, 1986)- y la Península Ibérica (**Fig. 5**).

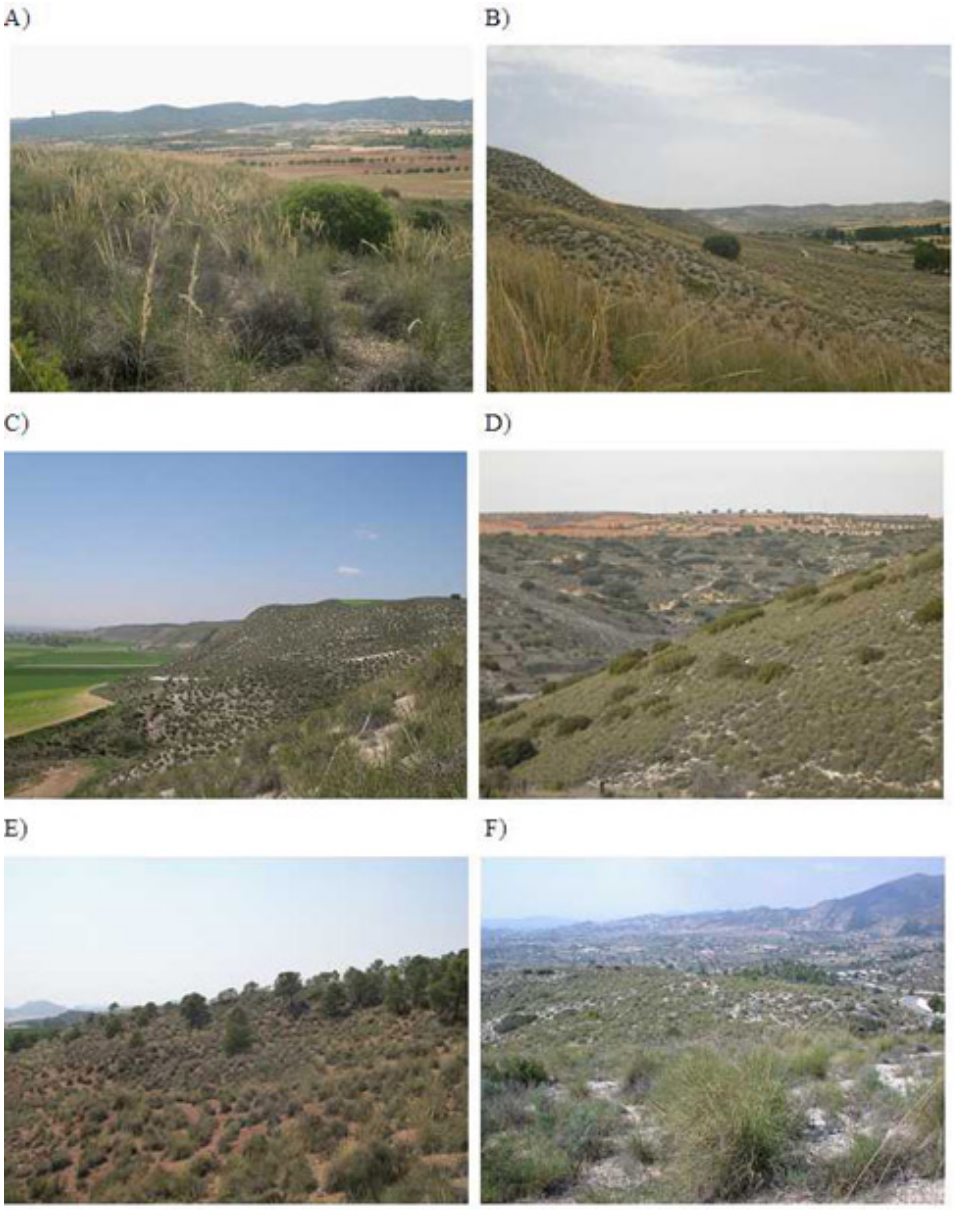


***Figura 4.*** *Vista de la vegetación en distintos espartales: A) Almoracid de Zorita (Guadalajara), B) Carabaña (Madrid), C) Fuentidueña de Tajo (Madrid), D) Ocaña (Toledo), E) Ossa de Montiel (Albacete), y F) Aigües de Busot (Alicante). Fotografías: Fernando T. Maestre.*

***Figura 5**. Distribución del esparto en la Península Ibérica e Islas Baleares. Fuentes: Vázquez y Devesa, 1996; Rejos, 2000.*

Un aspecto importante a la hora de abordar el estudio de la distribución de los espartales ibéricos es el hecho de que estos ecosistemas han estado íntimamente ligados a las actividades humanas, ya que el hombre ha utilizado la fibra de esparto para la fabricación de pasta de papel, cuerdas y los más variados utensilios (que incluyen, entre otros, zapatos, cestas, redes de pesca, costales, espuertas y capachos para el prensado de la uva y la aceituna) desde hace no menos de 4.000 años (Barber *et al.*, 1997; Díaz-Ordoñez, 2006). En época romana, extensas zonas del SE peninsular debían estar dominadas por el esparto (por ejemplo, la zona denominada "Spartarion Pedion" o "Campus spartarius", situada en las cercanías de la actual Cartagena), y existen referencias antiguas sobre su sobre-explotación (Hernández, 1997; Díaz-Ordoñez, 2006). La recolección de la fibra de esparto y el manejo de los espartales se mantuvo hasta la segunda mitad del siglo XX. Su uso fue especialmente intenso durante el siglo XIX, cuando se recolectaron grandes cantidades de esparto para la fabricación de pasta de papel (un uso que sigue siendo importante en el N de África), especialmente en el Reino Unido (Rejos, 2000). Debido a sus usos, el hombre ha promovido la expansión del esparto, cultivándolo en ocasiones (mediante la plantación de porciones de las matas durante el otoño; **Fig. 6**), estimulando su crecimiento (por medio del entresacado de las matas y la eliminación de las hojas muertas), y eliminando aquellas especies que competían con ella por el agua y los nutrientes mediante quemas repetidas, que se realizaban cada 4 ó 5 años, y con el pastoreo (Yanes, 1993). Los flujos migratorios hacia las ciudades que comenzaron en los años sesenta, la irrupción de las fibras sintéticas y la pérdida de parte de los usos tradicionales provocaron que la superficie de los espartales y su producción disminuyera de manera drástica. Así, los espartales ocupan en la actualidad en España unas 409.000 ha -en 1968 habían 684.000 ha-, mientras que el aprovechamiento se ha reducido de 40.757 Tm en 1969 a 89 Tm en 1994 (Ministerio de Medio Ambiente, 1999).

***Figura 6**. Aspecto de un espartal plantado en las inmediaciones de Fortuna (Murcia). Nótese la alineación de las matas de esparto. Fotografía: Fernando T. Maestre.*

## Composición y estructura de los espartales ibéricos

Los espartales son formaciones vegetales abiertas, con valores de cobertura vegetal entre el 18 y el 60% del total de la superficie (**Fig. 4**; Maestre, 2004; Ramírez, 2006). El propio esparto, puede representar hasta el 95% de la cobertura total. Pese a ello, los espartales albergan numerosas especies de plantas perennes. Como es esperable en un sistema tan antropizado, la estructura de los espartales es muy variable. Así, se han encontrado valores de diversidad de plantas vasculares perennes entre 0,5-3,5 bits/individuo, que aumentan hasta 2,4-3,9 en terófitos, así como de acumulación de biomasa que oscilan entre 1 y 13 Tm/ha (Maestre, 2004; Ramírez, 2006; Sánchez, 1995; Gauquelin *et al.*, 1996; Puigdefábregas *et al.*, 1999).

Desde el punto de vista fitosociológico, se han reconocido distintas asociaciones dentro de los espartales ibéricos en función de su composición florística y sus características corológicas, bioclimáticas y ecológicas,incluyendo *Lapiedro martinezii-Stipetum tenacissimae* Rivas-Martínez y Alcaraz *in* Alcaraz 1984, *Arrhenathero erianthi-Stipetum tenacissimae* Rivas-Martínez *in* Izco 1969, *Thymo gracilis-Stipetum tenacissimae* Pérez Raya y Molero Mesa 1988, *Fumano ericoidis-Stipetum tenacissimae* Br.-Bl. y O. Bolòs 1958, *Helictotricho filifolii-Stipetum tenacissimae* Costa, Peris y Stübing 1988, *Heteropogono contorti-Stipetum tenacissimae* M. B. Crespo *in* De la Torre *et al.* 1997, y *Sedo dianii-Stipetum tenacissimae* De la Torre , M. B. Crespo y Solanas 1997 (Rejos, 2000).

Al igual que en otras zonas áridas y semiáridas, la distribución espacial de la vegetación en los espartales no es homogénea, sino que forma bandas o manchas cuya morfología depende de la topografía, y de los flujos de agua y sedimentos (**Fig. 7**; Puigdefábregas y Sánchez, 1996). Las bandas perpendiculares a la línea de máxima pendiente de espartales poco perturbados permitiría un uso eficiente de la humedad a escala de ladera (Puigdefábregas *et al.*, 1999), aunque esta disposición es frecuente en cultivos de esparto (**Fig. 6**), con lo que resulta difícil saber hasta qué punto es el resultado de un proceso de organización espacial espontáneo o potenciado por siglos de gestión humana.

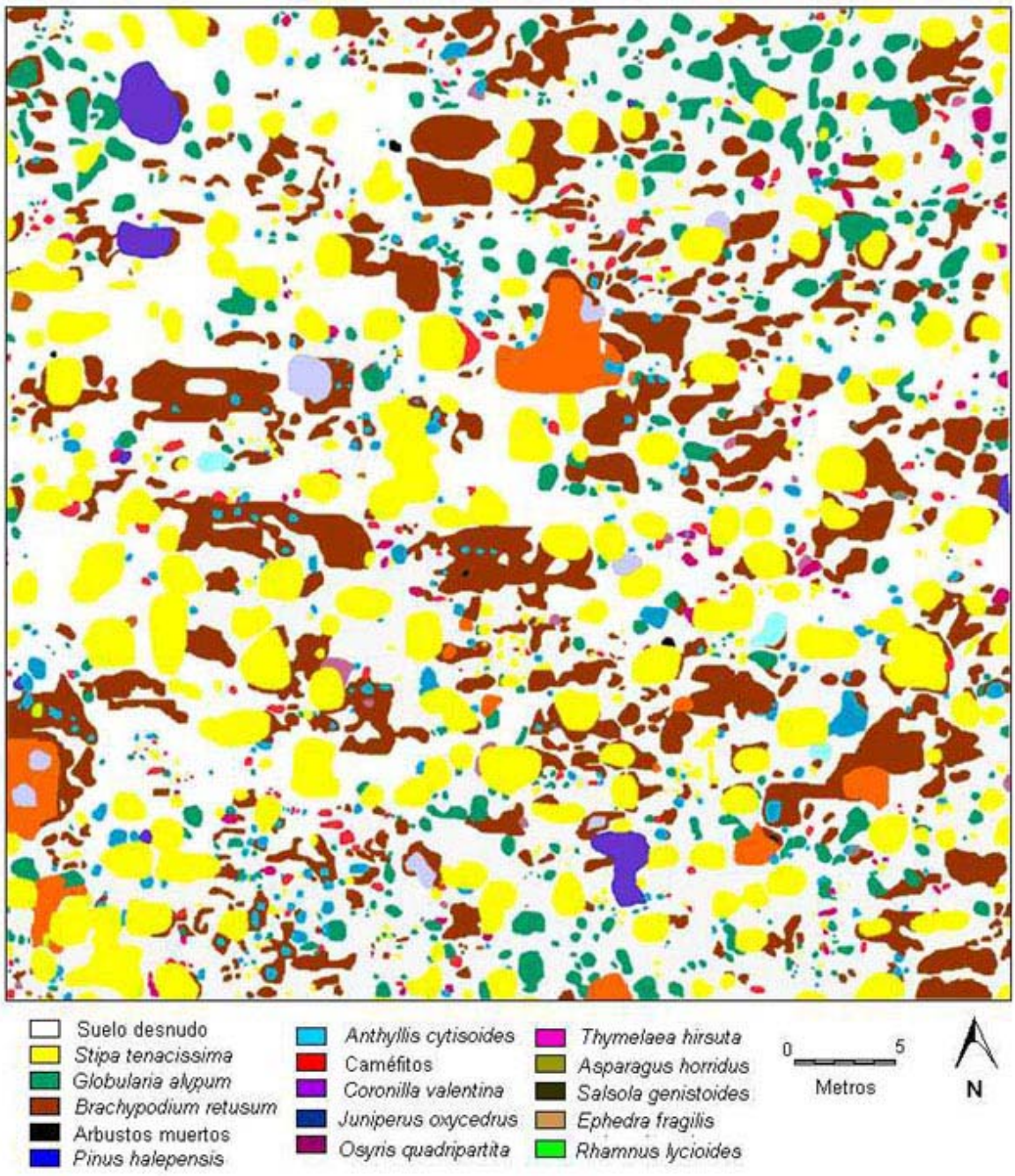


***Figura 7.*** *Vista de un mapa digital de la vegetación en una parcela de 50 x 50 m situada en Aigües de Busot (Alicante), donde puede apreciarse la dominancia del esparto y la complejidad estructural de la vegetación en los espartales. Figura tomada de Maestre (2002).*

## Biología reproductiva del esparto

El esparto es una especie capaz de reproducirse sexual y asexualmente, habiéndose discutido ampliamente la importancia relativa de ambas modalidades como mecanismos para la colonización del espacio (Le Houérou, 1986; White, 1983; Sánchez, 1995; Gasque, 1999). La generación de nuevas matas en los extremos de una mata original y la senescencia de los tallos centrales más viejos genera estructuras en anillo que, con el paso del tiempo, dan lugar a matas independientes (**Fig. 8**; Servicio del Esparto, 1950; White, 1983). Este proceso es muy lento, habiéndose calculado valores de crecimiento radial de las matas de 1 cm año$^{-1}$ (Le Houérou, 1969). El estrés hídrico estival y el frío invernal son los dos factores más limitantes para el crecimiento del esparto (Rejos, 2000; Haase *et al.*, 1999).

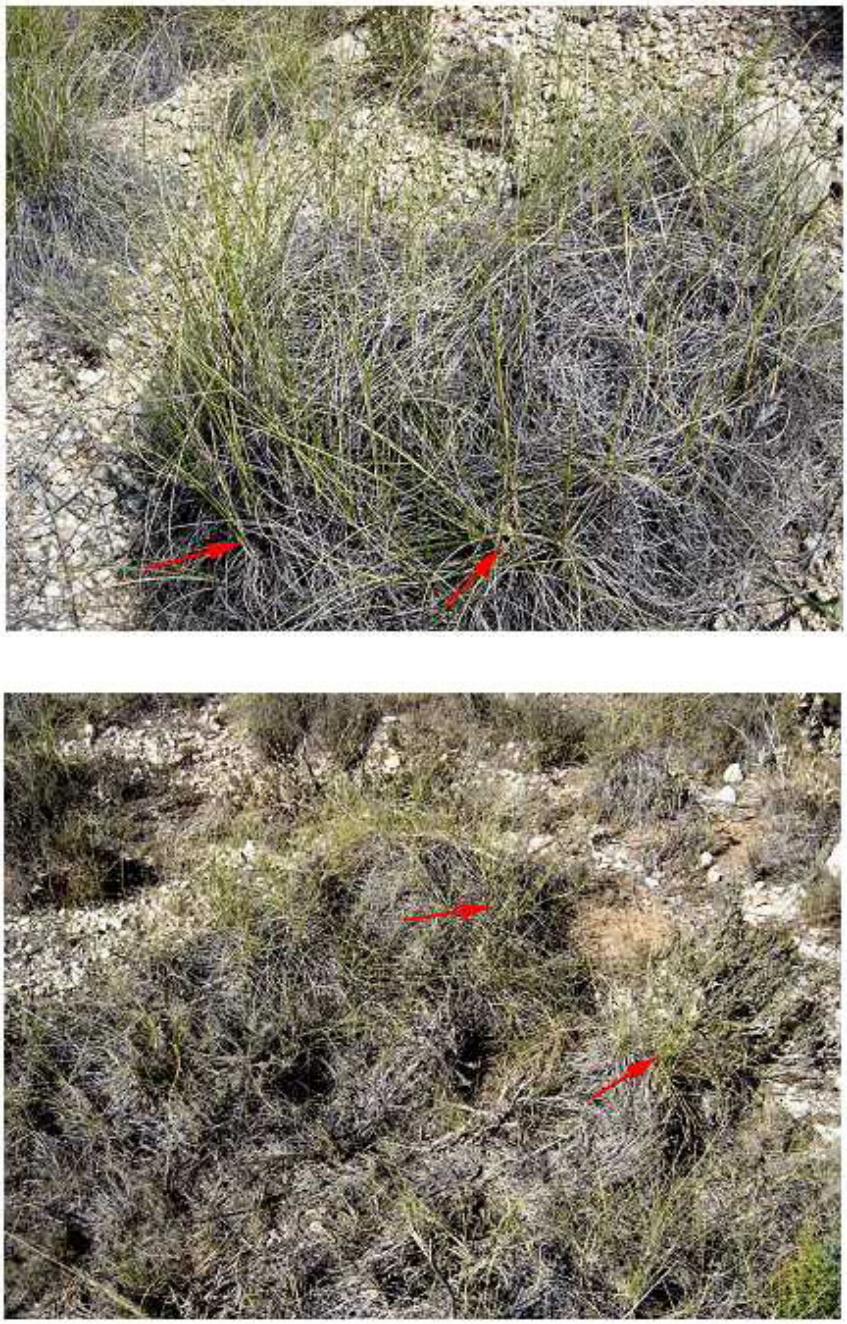

***Figura 8.*** *Matas seniles de esparto correspondientes a la Sierra de "El Ventós" en Alicante (superior) y Agua Amarga – Almería (inferior). Obsérvese la acumulación de necromasa en el centro de la mata. Las flechas rojas resaltan algunos rebrotes que en el futuro podrían formar nuevas matas independientes. Fotografías: David A. Ramírez.*

La floración en el esparto tiene lugar durante los meses de marzo-abril, aunque ésta depende de que las condiciones ambientales (lluvias otoñales y una temperatura adecuada) permitan una adecuada asimilación de carbono que le proporcione a las matas un nivel adecuado de recursos (Haase *et al.*, 1995). Durante estaciones con condiciones ambientales muy favorables (lluvias en invierno, altas temperaturas en primavera y lluvias estivales excepcionales), el esparto muestra vecería en la producción de flores y semillas (Haase *et al.*, 1995; Gasque, 1999). Dicha producción es un proceso que demanda una importante distribución de recursos dentro de la planta, siendo ésta, junto con el estrés hídrico, los principales procesos responsables de la mortalidad de tallos y hojas (Sánchez, 1995).

La inflorescencia del esparto es una panícula fusiforme, sustentada por un tallo de hasta 40 cm de longitud, que contiene flores hermafroditas productoras de frutos en forma de cariópside. El esparto es una especie auto-incompatible y alógama, ya que la transferencia de polen entre flores de una misma mata conduce a una producción de semillas baja o nula (Gasque, 1999). La polinización resulta más eficiente cuando la mata se encuentra en matorral abierto (Gasque y García Fayos, 2004). El esparto es

una especie anemócora, aunque más del 50 % de las semillas dispersadas lo hacen a menos de 2,5 m de distancia de la planta madre (Gasque, 1999). Ello es debido a la morfología de la diáspora, provista de una arista geniculada, cubierta de pelos en la parte basal y con ausencia de estructuras propicias para su dispersión por el viento (Gasque, 1999). El esparto llega a formar bancos de semillas, aunque su viabilidad diminuye rápidamente con el tiempo (Gasque y García-Fayos, 2003).

Las hormigas granívoras del género *Messor* (*M. barbarus*, *M. capitatus* y *M. bouvieri*) son las principales depredadoras de las semillas de esparto. La amplitud del nicho trófico de estas hormigas, no pone en riesgo el reclutamiento del espartal (Gasque, 1999; García-Fayos y Gasque, 2006). Asimismo, la larga arista de la diáspora, que ejerce un movimiento giratorio higroscópico que promueve el enterramiento de la parte basal de la semilla, dificulta la depredación de semillas por las hormigas (Schöning *et al.*, 2004). Es interesante destacar que el camachuelo trompetero (*Rhodopechys githaginea*), de origen africano, cuya área de distribución se está expandiendo por el S de la Península Ibérica, es un eficiente depredador de semillas de esparto (G. López, Univ. de Alicante, com. pers.). Las semillas de esparto muestran dormancia, promovida por su cubierta rígida e impermeable (Gasque y García-Fayos, 2003). La germinación es muy variable en el espacio y el tiempo (entre sub-poblaciones y estaciones; Gasque y García-Fayos, 2003). El establecimiento de nuevas plántulas se ve favorecido por la presencia de matas adultas de esparto, pero no por una cubierta de pinos (Gasque y García-Fayos, 2004; Barberá *et al.*, 2006).

## Adaptaciones morfo-fisiológicas del esparto

El esparto presenta una serie de características morfo-estructurales y fisiológicas que le han permitido colonizar con éxito los adversos ambientes semiáridos mediterráneos. Entre las primeras se encuentran el mantenimiento de las hojas muertas en la mata y, sobre todo, la inclinación natural de las hojas (Valladares y Pugnaire, 1999). Estas adaptaciones contribuyen a la creación de un microambiente favorable, tanto a escala de hoja como de mata (Ramírez et al., 2006; Domingo *et al.*, 1996). Además, la hoja de esparto, al igual que las de muchas otras gramíneas, tiene la capacidad de plegarse, evitando las pérdidas de agua en épocas de alto estrés hídrico (Pugnaire *et al*., 1996). Algunos autores han enfatizado la capacidad del esparto de expresar una rápida respuesta fisiológica a los cambios de las condiciones hídricas, siendo catalogado como especie “oportunista” (Pugnaire *et al.*, 1996), “de respuesta plástica” (Pugnaire y Haase, 1996), “poiquilohídrica” (contenido de agua estacionalmente variable) (Balaguer *et al.*, 2002), e incluso “poiquiloclorofílica” (contenido de clorofilas estacionalmente variable) (Balaguer *et al.*, 2002).

Otras adaptaciones fisiológicas del esparto a la sequía incluyen: i) una gran capacidad para mantener un contenido de humedad elevado en la hoja cuando las células empiezan a perder turgencia (en el punto de plasmólisis incipiente), ii) la presencia de una pared celular rígida, que permite mantener el volumen de las células foliares, pese a la disminución de la disponibilidad de agua, y reducir la transpiración, iii) gran control estomático de las pérdidas hídricas y iv) gran capacidad para resistir la desecación y proteger la maquinaria fotosintética (Pugnaire y Haase, 1996; Pugnaire *et al.*, 1996; Balaguer *et al.*, 2002; Domingo *et al*., 2002; Ramírez, 2006).

El sistema radical del esparto constituye la mayor parte de su biomasa (61%; Sánchez, 1995). Las raíces del esparto se concentran fundamentalmente debajo de las matas (Puigdefábregas *et al.*, 1999). Si bien pueden alcanzar profundidades superiores a 50 cm (Sánchez, 1995), la mayor parte de ellas se encuentran a 10-20 cm de profundidad (Puigdefábregas *et al.*, 1999). Este sistema radical superficial probablemente permite al esparto responder rápidamente a variaciones súbitas de agua en el suelo (Domingo *et al.,* 1991; Ramírez *et al*., 2007).

## Un uso cooperativo del agua

En las zonas semiáridas, las plantas vasculares deben desarrollar mecanismos para resistir la sequía y aprovechar pulsos de recursos como las lluvias torrenciales. En los espartales se ha demostrado que el agua y los sedimentos arrastrados por la escorrentía superficial -generados tras eventos lluviosos de cierta magnitud- se desplazan desde las zonas sin vegetación hacia las matas de esparto (Puigdefábregas y Sánchez, 1996; Puigdefábregas *et al.*, 1999; Martín *et al.*, 2003; Imeson y Prinsen, 2004). Esta dinámica se ve favorecida por una mayor tasa de infiltración de agua en la base de los espartos, que actúan a modo de embudo (Cerdà, 1997). El esparto es, además, capaz de captar agua acumulada en las zonas de suelo desnudo, e incluso es posible que pueda utilizar directamente el agua procedente de precipitaciones que apenas llegan a mojar el suelo (Ramírez *et al.*, 2007).

## Integración clonal y competencia intra-específica

Uno de los aspectos más desconocidos sobre la ecología del esparto es el relativo a la integración fisiológica de los clones dentro de un mismo individuo. Algunas evidencias sugieren que existe un funcionamiento integrado de las matas, especialmente durante el período de floración (Sánchez, 1995; Gasque, 1999). Sin embargo, Puigdefábregas y Sánchez (1996) consideran que los penachos individuales (módulos o *ramets*) tienen un funcionamiento muy independiente, y a la postre compiten por los recursos edáficos. Estos autores demostraron que al reducir la superficie foliar de la mata aumentó la tasa anual de formación de nuevas hojas por penacho, la longitud foliar y el contenido de agua en el suelo, lo que sugiere un proceso de competencia por agua entre

los módulos dentro de una misma mata. Estos resultados fueron corroborados por Armas (2003), quien observó que tanto los módulos de una misma planta como las matas distintas compiten por el agua. Las experiencias de Armas (2003) también mostraron que conforme aumenta la disponibilidad de recursos en el medio se produce una ligera disminución de la competencia subterránea entre clones, lo que origina un mayor crecimiento de los mismos.

A escalas espaciales mayores, Ramírez (2006) encontró que las poblaciones más densas de esparto muestran individuos de menor tamaño (**Fig. 9**). Así, a partir de una determinada densidad de matas (0,9 matas $m^{-2}$) el aumento de la densidad de la población no implica un aumento en su biomasa foliar (oscilando en un valor aproximado de 450 g $m^{-2}$) (**Fig. 9**). Por otra parte, los espartales menos densos (0,4 matas $m^{-2}$) transpiraron un 60% más que las poblaciones con mayor densidad (1,5 matas $m^{-2}$) en una temporada de alta disponibilidad de agua en el suelo (20%) en la Sierra de "El Ventós" (Alicante, SE España), por lo que es probable que la estructura de las poblaciones tenga un impacto sobre la eficiencia en el uso de agua a escala de ladera.

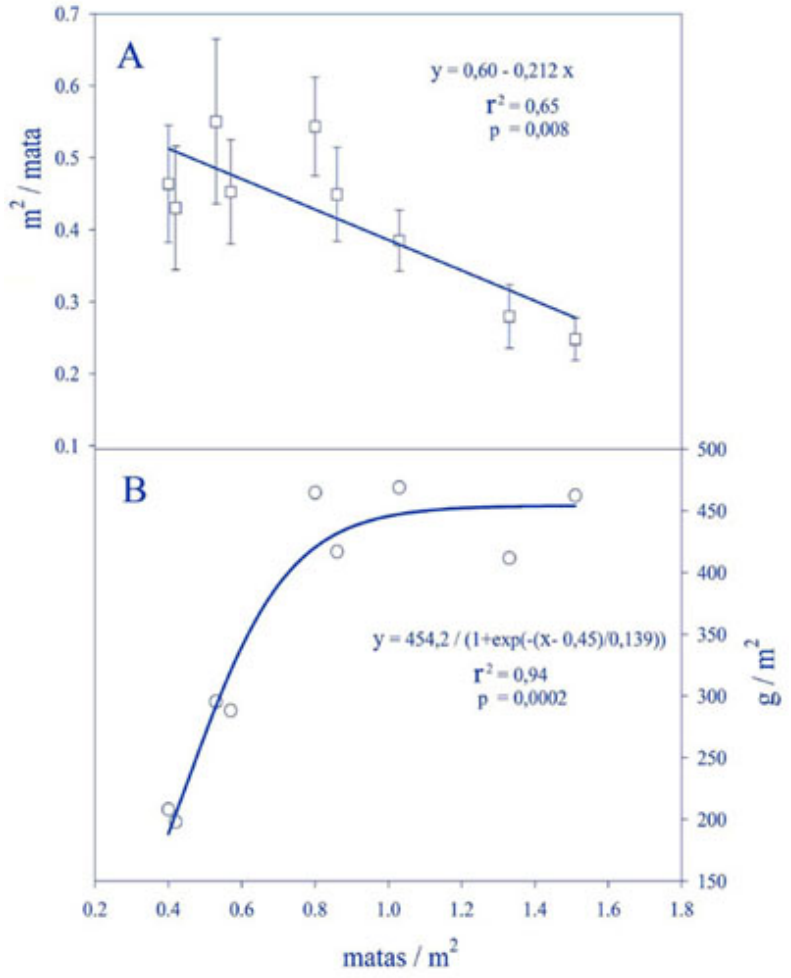


***Figura 9.*** *Relación entre el promedio de la superficie foliar por mata y la densidad de matas (A) y entre esta última y la biomasa foliar (B) en distintos espartales de la Cuenca del Ventós (Agost, Alicante). Adaptada de Ramírez (2006).*

## Modificación de las condiciones ambientales por el esparto e interacciones con otros organismos

La distribución espacial del esparto está, con frecuencia, relacionada positiva o negativamente con la que muestran otros componentes de la comunidad (Webster y Maestre, 2004; Maestre *et al.*, 2005; Armas y Pugnaire, 2005). Este fenómeno puede ser resultado de la presencia de zonas favorables para una u otra especie, pero también puede reflejar la interacción entre el esparto y el resto de componentes del ecosistema.

El flujo de agua y sedimentos desde las zonas sin vegetación hacia las matas de esparto, mencionado anteriormente, favorece la aparición de una pequeña terraza que modifica la topografía en este lugar (Sánchez y Puigdefábregas, 1994). El suelo existente en estas terrazas se caracteriza por presentar una menor compactación (Bochet *et al.*, 1999), una mejor estructura (Puigdefábregas *et al.*, 1999), mayores contenidos de humedad después de las lluvias (Puigdefábregas y Sánchez, 1996; Maestre *et al.*, 2001) y de materia orgánica (Sánchez, 1995; Puigdefábregas y Sánchez, 1996, Gauquelin *et al.*, 1996; Maestre *et al.*, 2001), un mayor número propágulos micorrízicos (Azcón-Aguilar *et al.*, 2003) y valores mayores del cociente C:N (Martínez-Sánchez *et al.*, 1994; Sánchez, 1995) que los espacios desnudos contiguos. Junto a estas modificaciones edáficas, la sombra producida por esta especie atenúa el exceso de radiación y temperatura (Sánchez, 1995; Maestre *et al.*, 2001). Así pues, la mejora de las condiciones edáficas y microclimáticas en las inmediaciones del esparto hace que esta especie forme verdaderas "islas de recursos" (*sensu* Reynolds *et al.*, 1999).

Mediante la creación de islas de recursos y la modificación del microclima y los flujos de escorrentía e infiltración, las matas de *S. tenacissima* alteran la distribución y desarrollo de un gran número de organismos. La costra biológica formada por bacterias, cianobacterias, algas, musgos y líquenes constituye uno de los componentes bióticos más importantes de los ecosistemas semiáridos en todo el globo (Belnap y Lange, 2001). En espartales semiáridos del sudeste peninsular se ha observado que la distribución del esparto modifica la de los componentes de la costra biológica a distintas escalas espaciales (Martínez-Sánchez *et al.*, 1994; Maestre y Cortina, 2002; Maestre *et al.*, 2002a; Maestre 2003a, 2003b). La mejora de las condiciones edáficas y microclimáticas en los alrededores de *S. tenacissima* permite un mayor desarrollo de los musgos y de algunas especies de líquenes (e.g. *Cladonia convoluta*) cuyo crecimiento en zonas semiáridas se encuentra fuertemente limitado por la escasez de precipitaciones y la baja humedad ambiental, mientras que las zonas desnudas sin vegetación están dominadas por líquenes (entre los que se encuentran *Psora decipiens*, *Catapyrenium sp.*, *Collema sp.*, y *Squamarina cartilaginea*) y cianobacterias (*Microcoleus steentrupii*, *Phormidium* sp., *Oscillatoria* sp., *Leptolyngbya boryanum*, *Leptolyngbya foveolarum* y *Chroococcidiopsis*, entre otras especies) (**Fig. 10**). A escalas espaciales mayores (parcelas de 50 ´ 50 m) también se han detectado asociaciones positivas entre el patrón espacial de las matas de esparto y el de la costra biológica (Maestre y Cortina, 2002).

***Figura 10**. Vista de un espartal sobre yesos situado en Aranjuez (Madrid). Nótese como los espacios de suelo entre las matas están cubiertos por la costra biológica dominada por especies de líquenes (Diploschistes diacapsis, Squamarina cartilaginea, Squamarina lentigera, Acarospora reagens, y Toninia sedifolia, entre otras). Fotografía: Fernando T. Maestre.*

Numerosos estudios han abordado el efecto del esparto sobre otras plantas vasculares. A escalas espaciales pequeñas, se ha observado en espartales de Almería y Madrid que las inmediaciones de las matas de esparto albergan una mayor diversidad y cobertura de especies anuales que las zonas sin vegetación (Sánchez, 1995; A. López de Luzuriaga, Univ. Rey Juan Carlos I, comunicación personal). Distintos experimentos y observaciones realizados en espartales de Valencia, Murcia, Almería y Alicante han encontrado que tanto la germinación como la supervivencia de plántulas y adultos de especies leñosas como el lentisco (*Pistacia lentiscus*), pino carrasco (*Pinus halepensis*), la albaida (*Anthyllis citisoides*), el falso romero (*Cistus clusii*) y la coscoja (*Quercus coccifera*) es mayor junto al esparto que en las zonas desnudas, indicando que el esparto facilita el establecimiento de estas especies (Maestre *et al.*, 2001, 2003a; García-Fayos y Gasque, 2002; Gasque y García-Fayos, 2004; Maestre y Cortina, 2004a; Armas y Pugnaire, 2005; Barberá *et al.*, 2006). La mejora de las condiciones microclimáticas ha sido identificada como el principal mecanismo de facilitación por parte del esparto, por encima del aumento de la fertilidad edáfica y la captación de agua procedente de la escorrentía (Maestre *et al.*, 2003). Conviene destacar, no obstante, que el resultado neto de esta interacción depende de las condiciones ambientales (García-Fayos y Gasque, 2002; Maestre y Cortina, 2004c; Armas y Pugnaire, 2005).

Diversos estudios han analizado los efectos de la interacción recíproca, es decir, de otras especies sobre el esparto. Armas y Pugnaire (2005) observaron, en un espartal de Almería, que los ejemplares adultos de *Cistus clusii* facilitaron el establecimiento de juveniles de esparto, mejorando su estado hídrico y nutricional. Gasque y García-Fayos (2004) evaluaron el desarrollo de plántulas e individuos adultos de esparto en áreas con y sin cubierta de pino carrasco. Estos autores encontraron una menor densidad de individuos de esparto bajo pinar, así como una menor tasa de emergencia y supervivencia de las plántulas en este ambiente, que a su vez desarrollan menor biomasa en la sombra que en las zonas sin árboles (Gasque y García-Fayos, 2004). De igual modo, se ha observado que el reclutamiento en espartales con mayor disponibilidad hídrica (en el norte de su distribución geográfica), también se ve reducido significativamente por la presencia de otras plantas perennes, probablemente debido a la sombra generada por esta vegetación (García-Fayos y Gasque, 2006).

Es interesante mencionar que, a escala de parcela, se han encontrado relaciones negativas entre la cobertura de esparto y la diversidad de plantas vasculares (Alados *et al.*, 2006; Ramírez, 2006). Estos resultados, que se han interpretado como el resultado de la dominancia competitiva del esparto (Alados *et al.*, 2006), no concuerdan con la facilitación observada en numerosos casos a escala de mata individual. Los mecanismos y consecuencias de los efectos del esparto en otras especies en función de la escala de observación no han sido adecuadamente estudiados todavía.

Las interacciones entre el esparto y otros grupos de organismos (animales y microorganismos) han sido evaluadas recientemente en la Península Ibérica. Diversos estudios han analizado las comunidades microbianas presentes en los suelos de los espartales (Roldán-Fajardo, 1994; Azcón-Aguilar *et al.*, 2003; Goberna *et al.*, 2005, 2006; Maestre *et al.* 2006a). La utilización de técnicas moleculares basadas en el ADN y la actividad fisiológica de los microorganismos ha permitido describir comunidades bacterianas

complejas y diversas (e.g., más de 15 especies de cianobacterias en 22 $cm^2$; Maestre *et al.*, 2006a), si bien éstas presentan un menor grado de complejidad que el encontrado en matorrales bien desarrollados (Goberna *et al.*, 2005). Asimismo, se ha observado en espartales de Alicante y Murcia que la cantidad de micorrizas y de glomalina (una glicoproteína producida por las hifas y esporas de las micorrizas arbusculares que juega un importante papel como almacén de carbono en el suelo y agente estabilizador del mismo) aumenta debajo de las matas respecto a suelos adyacentes desprovistos de plantas vasculares (Azcón-Aguilar *et al.*, 2003; Rillig *et al.*, 2003). Entre las especies de micorrizas encontradas en la rizosfera del esparto destacan por su abundancia *Glomus aggregatum* y *G. mosseae* (Roldán-Fajardo, 1994).

## Dinámica de la vegetación: impacto humano y posibles tendencias futuras

Numerosos autores han estudiado el papel de los espartales dentro de la sucesión vegetal, siendo éste un aspecto sujeto a cierto debate. Dentro de la Península Ibérica, se ha sugerido que los espartales actúan como etapas intermedias en la degradación de encinares de *Quercus ilex*, pinares de pino carrasco o matorrales esclerófilos mediterráneos dominados por especies como la coscoja, el lentisco y el espino negro (*Rhamnus lycioides*) (e.g., Costa, 1973; Valdés y Herranz, 1989). Otros autores consideran a los espartales semiáridos ibéricos como formaciones climácicas o, cuanto menos, altamente estables en el tiempo (Barber *et al.*, 1997), de manera análoga a los espartales arbolados del N de Africa (Le Houérou, 1986). En este sentido, conviene mencionar que los espartales han sido formaciones vegetales dominantes en el sudeste peninsular desde hace milenios (ver más arriba).

El análisis de la dinámica de los espartales ibéricos no debe dejar de lado el hecho de que la acción del hombre ha modelado el funcionamiento y dinámica de los espartales durante siglos. Pese a ello, el efecto de esta actividad en la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas en la actualidad, así como en su dinámica futura, es todavía una incógnita. En un reciente estudio, Maestre (2004) evaluó el efecto de las actividades humanas realizadas en los espartales durante los últimos siglos, estimadas indirectamente a partir de datos históricos de población y de accesibilidad, en el número y diversidad de especies de plantas perennes en espartales de Alicante y Murcia. Los resultados de este estudio muestran la existencia de una relación significativa y negativa entre las cifras de población durante los últimos 300 años (entre 1787 y 1950) y estas variables, si bien su importancia relativa fue menor que la de las características estructurales del ecosistema (como la cobertura de arbustos rebrotadores y las características espaciales de las matas de esparto), y que la de los factores abióticos (como la altitud). En la misma línea, estudios llevados a cabo en Almería indican que usos tradicionales del ecosistema como el pastoreo han favorecido la degradación de los matorrales y su conversión en espartales (Alados *et al.*, 2003). Estos autores han encontrado una relación negativa entre la probabilidad de que un espartal evolucione hacia un matorral y la densidad de casas en el área, así como una relación positiva entre dicha probabilidad y la distancia del espartal al núcleo de población más cercano. Estos estudios ponen de manifiesto la importancia de las actividades humanas pasadas en el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de los espartales en la actualidad, así como la necesidad de realizar nuevos estudios para evaluar sus efectos.

Si los modelos clásicos de dinámica sucesional son ciertos (e.g., Costa, 1973; Valdés y Herranz, 1989), en ausencia de perturbaciones sería esperable observar un aumento progresivo de especies leñosas en los espartales. No obstante, pese a que la mayor parte de actividades humanas han cesado en estos ambientes, dicho aumento no se observa fácilmente, especialmente en zonas del sudeste peninsular. En este sentido, estudios realizados en el Cabo de Gata (Almería) y en la Cuenca del Ventós (Alicante) han comprobado como la extensión de espartales en estas zonas en los últimos 40 años ha aumentado (Alados *et al.*, 2004) y permanecido estable (Peña, 2001), respectivamente. Hasta la fecha todavía no se han hecho estudios que analicen en profundidad las posibles causas de esta escasa recolonización. La escasez de individuos adultos capaz de generar semillas viables (Maestre y Cortina, 2005), la posible falta de dispersadores apropiados y las actuales condiciones ambientales, fuertemente limitantes para el reclutamiento de las plántulas de especies leñosas, podrían ser los principales mecanismos que están limitando la recuperación de una mayor cubierta arbustiva en los espartales. Este proceso puede verse más limitado aún en el futuro, debido al cambio climático en el que nos encontramos inmersos (de Castro *et al.*, 2005). El cambio climático afectará, probablemente, al propio mantenimiento y regeneración del esparto. Como ya han apuntado distintos autores (Haase *et al.*, 1999; Ramírez, 2006), la mayor evaporación y sequía que probablemente caracterizará el clima del futuro en los espartales, derivará en un menor crecimiento de las matas, una mayor mortalidad de plántulas y un menor esfuerzo reproductivo. Este fenómeno afectará especialmente a los juveniles de esparto, que mostrarán un aumento en la tasa de mortalidad foliar que podría derivar en la muerte de toda la mata. Por el contrario, la disminución de la capacidad competitiva de especies como el pino carrasco (*Pinus halepensis*) podría suponer una expansión del esparto hacia zonas actualmente más mésicas.

## Hacia una gestión ecológica de los espartales ibéricos

Los espartales, debido a las características climáticas, geomorfológicas, litológicas y edáficas de las zonas donde se desarrollan, y a la continuada y, a veces, intensa presión antrópica a la que se han visto sometidos, muestran diferentes niveles de degradación (**Fig. 11**). Con frecuencia, los procesos de degradación no son graduales, sino que se caracterizan por presentar fases de relativa estabilidad seguidas de fases de cambios repentinos (Whisenant, 1999). Estos "umbrales de degradación" suelen estar caracterizados por el deterioro de los componentes bióticos y abióticos del ecosistema, en este orden. Son especialmente relevantes para la restauración de ecosistemas, ya que representan cambios que pueden ser irreversibles de forma natural, o que pueden revertirse a una tasa inferior a la demanda por las necesidades de la sociedad (Cortina *et al*., 2006).

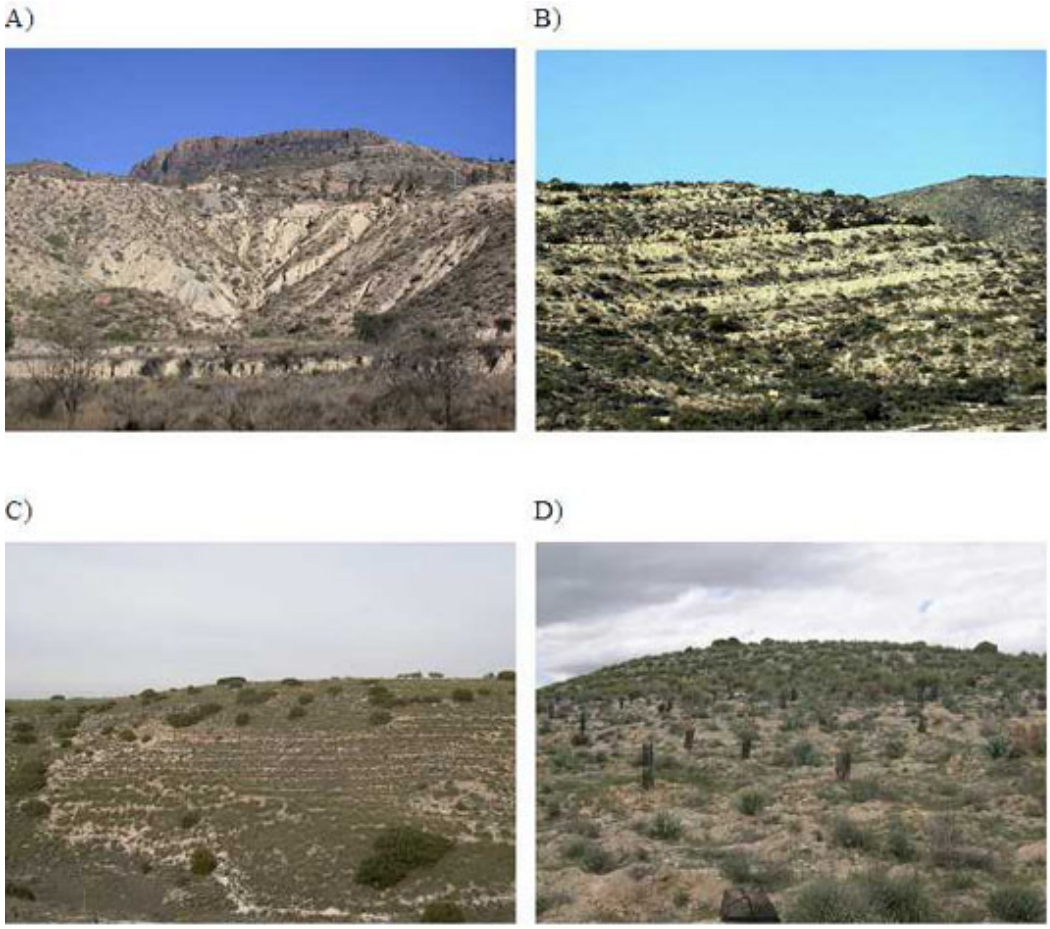


***Figura 11**. Debido a su situación geográfica, a la presión antrópica que han sufrido con el tiempo y a sus características edáficas, los procesos erosivos pueden ser muy intensos en los espartales (A). Así pues, no es de extrañar que los espartales hayan sido (y sean) objeto de repoblaciones forestales, que en ocasiones no han promovido una recuperación de la vegetación (B-D). Procedencia de las imágenes: A) Zona del Palomaret (Petrel, Alicante), B) El Campello (Alicante) C) Inmediaciones de Ocaña (Toledo) y D) Fuentidueña de Tajo (Madrid). Fotografías: Fernando T. Maestre.*

La formación de “islas de recursos”, y las interacciones entre el esparto y otros organismos, descritas anteriormente, son procesos que operan a escala fina, de mata individual y que, en buena medida, van a verse afectados por atributos de las matas de esparto como su número y tamaño. Estas características de las matas también van a jugar un papel clave en el funcionamiento del ecosistema a escalas mayores. Así, recientes estudios sugieren que la funcionalidad de los espartales (evaluada a partir de su capacidad para reciclar nutrientes, infiltrar el agua de escorrentía y resistir la pérdida de suelo por erosión) está positivamente relacionada con atributos como el número, tamaño y distancia media entre matas de esparto consecutivas, así como con la cobertura de los arbustos rebrotadores (Maestre y Cortina, 2004b). Conviene destacar el importante papel que estos arbustos juegan en los espartales, ya que no sólo son importantes determinantes de la función del ecosistema, sino que también lo son de la riqueza específica y diversidad de plantas vasculares perennes, pese a que su cobertura no suele ser muy elevada (Maestre, 2004; Maestre y Cortina 2005). La eliminación de estas especies representa un primer umbral de degradación en los espartales (**Fig. 12**). La pérdida de dominancia del esparto, la de la cobertura de especies perennes por debajo del 30% (Thornes, 1987), y la decapitación de la superficie del suelo pueden representar sucesivas etapas en la secuencia de degradación de estos ecosistemas.

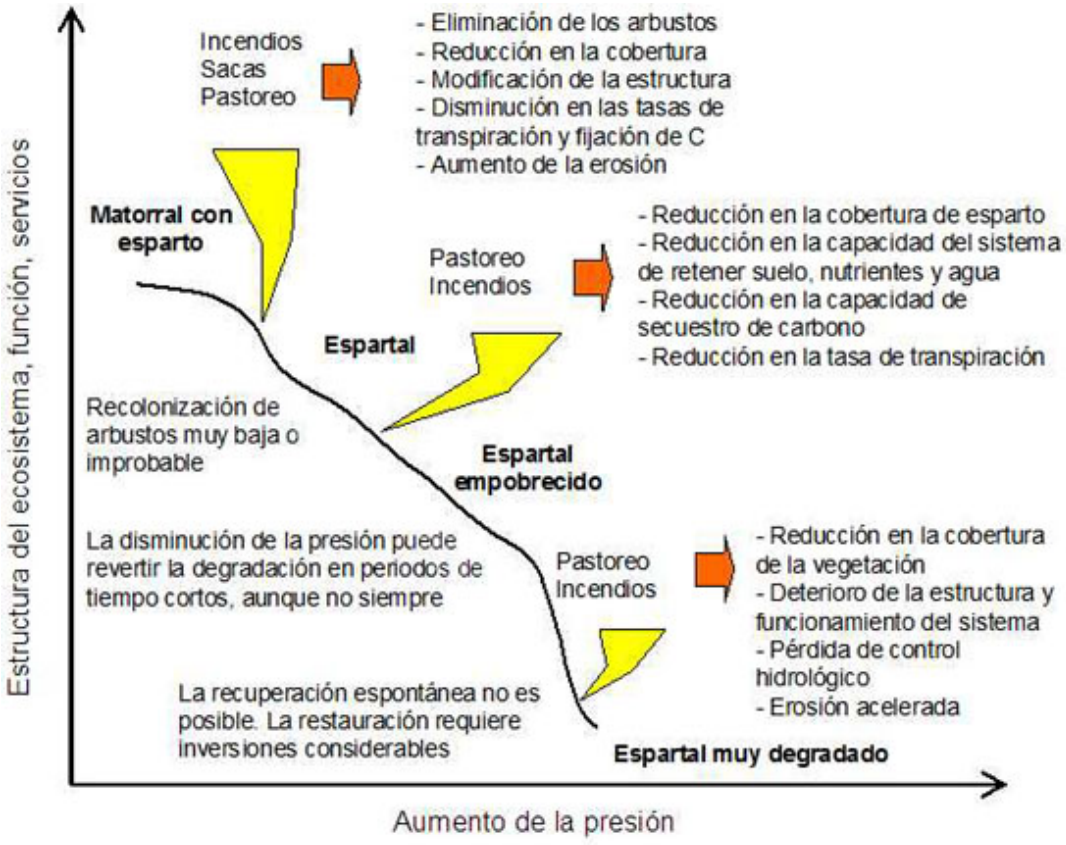


***Figura 12**. Esquema de los procesos de degradación de los espartales en respuesta a presiones externas. La dirección e intensidad de los cambios en la estructura, funcionamiento y servicios del ecosistema es muy dependiente de las condiciones climáticas, la litología y la variable que se utilice para caracterizar el ecosistema. Figura adaptada de Cortina et al. (2007).*

Si la presión humana es lo suficientemente importante, puede llegar a modificar no sólo la composición de los espartales, sino también la distribución espacial de sus componentes, un aspecto que puede afectar drásticamente la funcionalidad del sistema. En este sentido, un aumento de la distancia entre matas de esparto y otras especies puede incrementar la cantidad de agua y sedimentos transportados por la escorrentía superficial hasta niveles que pueden exceder la capacidad de las mismas para retenerlos. Si ello ocurre, se puede producir una pérdida de recursos, y una disminución de la resistencia del ecosistema frente a nuevos eventos de escorrentía.

La relación entre estructura espacial y funcionalidad tiene consecuencias interesantes para la gestión de los espartales. Por un lado, los atributos espaciales de la vegetación pueden utilizarse para estimar la funcionalidad del ecosistema de una manera suficientemente sencilla y rápida como para ser aplicados de manera rutinaria en tareas de evaluación y monitorización (Maestre y Cortina, 2004b; Imeson y Prinsen, 2004). Por otra parte, la estrecha relación entre estructura y función, puede ser utilizada para diseñar un programa de restauración de espartales semiáridos degradados. En los casos en los que el espartal está muy alterado, la restauración podría iniciarse con actuaciones encaminadas a aumentar el número de sumideros de recursos y a reducir la distancia entre los mismos, lo cual puede conseguirse de una manera sencilla y económica apilando ramas muertas u otros obstáculos en las zonas desnudas. Ello permitiría reducir las pérdidas de suelo y nutrientes por erosión y proporcionar microambientes favorables para la germinación de especies anuales y leñosas. La siguiente fase de la restauración pasa por realizar plantaciones de especies arbustivas rebrotadoras, que permitirían una recuperación a medio y largo plazo de las funciones relacionadas con el reciclado de nutrientes, y facilitarían la llegada de nuevas especies vegetales y animales que utilizan a los arbustos como lugar de alimento y refugio. Estas plantaciones son la opción a utilizar cuando el espartal no está muy degradado y presenta ciertos niveles de funcionalidad. No obstante, conviene mencionar que un reciente estudio realizado en espartales de Alicante (Maestre *et al.*, 2006b) no se encontró una relación clara entre el nivel funcional del espartal y su "restaurabilidad" (evaluada como la supervivencia de plantones de lentisco introducidos experimentalmente), lo que sugiere que un buen estado funcional no es un pre-requisito para establecer especies arbustivas en estos ambientes (véase Cortina *et al.*, 2006 para una discusión sobre este tema). Atendiendo al efecto "nodriza" del esparto, estas plantaciones deberían aprovechar la presencia de las matas, o alternativamente, transformar las condiciones microclimáticas y edáficas, con el fin de facilitar el establecimiento de los plantones, protegiendo los componentes y la funcionalidad remanente del sistema degradado. Esta aproximación contrasta sustancialmente con la seguida en numerosas repoblaciones forestales realizadas durante la segunda mitad del siglo XX, en las que, por encima de todo, primaba el establecimiento de un especie forestal concreta (*Pinus halepensis*;

Maestre y Cortina, 2004c).

La problemática asociada las repoblaciones forestales realizadas hasta la fecha pone de manifiesto la necesidad de desarrollar nuevas técnicas de gestión y restauración ecológica adecuadas a las características de los espartales, así como de incorporar una gestión adaptativa, basada en la evaluación de las actuaciones, y en el replanteamiento de objetivos y técnicas de acuerdo con sus resultados. Esto es particularmente importante en un contexto climático y social cambiante, que no necesariamente coincidirá con el óptimo para los actuales espartales. El escaso éxito en el establecimiento de algunas especies clave, la aparición de especies exóticas, los cambios recientes en el uso del territorio, o las alteraciones drásticas sufridas por otros ecosistemas en los últimos años, recomiendan extremar las precauciones a la hora de predecir cuál será la evolución de los espartales en las próximas décadas.

## Agradecimientos

FTM agradece el apoyo de un contrato Ramón y Cajal del Ministerio de Educación y Ciencia, así como de los proyectos CEFEMED (URJC-RNT-063-2), REMEDINAL (S-0505/AMB/0335) y SPABIOCRUST (ECPG 231/607), financiados por la Comunidad de Madrid (CM), la CM y la Universidad Rey Juan Carlos y la British Ecological Society, respectivamente. DAR recibió el apoyo de los proyectos REN2000-0529HID y CGL2004-03627 financiado por el CICYT, y "Convenio mundial para prevenir la desertificación", financiado por el Vicerrectorado de Investigación de la Universidad de Alicante. JC agradece el apoyo de la Secretaría de Estado de Universidades e Investigación, Ministerio de Educación y Ciencia (Programa Nacional de Ayudas para la Movilidad), y del proyecto FANCB (REN2001-0424-C02-02 / GLO).

## Referencias

Alados, C. L., Gotor, P., Ballester, P., Navas, D., Escos, J. M., Navarro, T. y Cabezudo, B. 2006. Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 103–113.

Alados, C. L., Pueyo, Y., Giner, M. L., Navarro, T., Escos, J., Barroso, F., Cabezudo, B. y Emlen, J.M. 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling* 163: 1-17.

Alados, C. L., Pueyo,Y., Barrantes, O., Escos, J., Giner, L. y Robles, A. B. 2004. Variations in landscape patterns and vegetation cover between 1957 and 1994 in a semiarid Mediterranean ecosystem. *Landscape Ecology* 19: 545-561.

Armas, C. 2003. *Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Armas, C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.

Azcón-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldán, A., Bautista, S., Vallejo, R. y Barea, J.M. 2003. Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology* 22: 29-37.

Balaguer, L., Pugnaire, F. I., Martínez-Ferri, E., Armas, C., Valladares, F. y Manrique, E. 2002. Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme aridity in Stipa tenacissima L. *Plant and Soil* 240: 343-352.

Barber, A., Cabrera, M. R. y Guardiola, I. 1997. *Sobre la cultura de l'espart al territori valencià*. Fundació Bancaixa. 252 pp.

Barberá, G. G., Navarro-Cano, J. A. y Castillo, V. M. 2006. Seedling recruitment in a semi-arid steppe: The role of microsite and post-dispersal seed predation. *Journal of Arid Environments* 67: 701–714

Belnap, J. y Lange, O. L. (eds). 2001. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer, Berlin .

Bochet, E., Rubio, J. L. y Poesen, J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain . *Catena* 38: 23-44.

Cerdà, A. 1997. Soil erosion after land abandonment in a semiarid environment of southeastern . *Arid Soil Research and Rehabilitation* 11: 163-176.

Cortina, J., F. T. Maestre, V. R. Vallejo, J. Baeza, A. Valdecantos y Pérez-Devesa M. 2006. Ecosystem function and restoration

success: are they related?. *Journal for Nature Conservation* 14: 152-160.

Cortina, J., Maestre, F. T. y Ramírez, D. 2007. Innovations in semiarid restoration. The case of Stipa tenacissima L. grass steppes. En: S. Bautista, J. Aronson y R. Vallejo (ed.). *Land Restoration to Combat Desertification: Innovative Approaches, Quality Control and Project Evaluation*. Fundación CEAM (en prensa).

Costa, M. 1973. Datos ecológicos y fitosociológicos sobre los espartales de la provincia de Madrid. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles* 30: 233-255.

Costa, M. 1999. *La Vegetación y el Paisaje en las Tierras Valencianas*. Editorial Rueda, Madrid.

Costa, M., Peris, J. B. y Stübing, G. 1988. Datos sobre los espartales de la Península Ibérica (Stipion tenacissimae Rivas-Martínez 1977). *Documents Phytosociologiques* XI: 401-415.

de Castro, M., Martín-Vide, J. y Alonso, S. 2005. El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI. En: Moreno, J.M. (coord.) *Evaluación Preliminar de los Impactos en España por Efecto del Cambio Climático*, pp. 1-64. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Díaz-Ordoñez, M. 2006. El empleo del esparto en la cordelería naval española de la antigüedad hasta el siglo XVIII. *Tiempos Modernos* 5(14) (2006/2). 16 pp.
www.tiemposmodernos.org/viewarticle.php?id=120ylayout=html.

Djebaili S. 1988. Connaissances actualles sur l´alfa (Stipa tenacissima L.): autoécologie, phénologie, productivité et valeur nutritive. *Biocénoses* 3: 43-53.

Domingo, F., Puigdefabregas, J., Clark, S.C., Incoll, L.D. y Lockwood, J.G. 1991. Plant Physiological behavior in relation to water in a semiarid environment in southeast . *Hydrological Interactions Betwenn Atmosphere, Soil and Vegetation (Proceedings of the Vienna Syposium)*. IAHS Publ, nº 204.

Domingo, F., Van Gardingen, P. R. y Brenner, A. J. 1996. Leaf boundary layer conductance of two native species in southeast . *Agricultural and Forest Meteorology* 81:179-199.

Domingo, F., Gutiérrez, L., Brenner, A. J. y Aguilera, C. 2002. Limitation to carbon assimilation of two perennial species in semi-arid south east . *Biologia Plantarum* 45: 213-220.

García-Fayos, P. y Gasque, M. 2002. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of Stipa tenacissima L. *Journal of Arid Environments* 52: 199-208.

García-Fayos, P. y Gasque, M. 2006. Seed vs. Microsite limitation for seedling emergence in the perennial grass Stipa tenacissima L. (Poaceae). Acta Oecologica 30: 276-282.

Gasque, M. 1999. *Colonización del esparto (*Stipa tenacissima *L.) en sectores degradadas del clima semiárido*. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos.

Gasque, M. y García-Fayos, P. 2003. Seed dormancy and longevity in Stipa tenacissima L. (Poaceae). *Plant Ecology* 168: 279-290.

Gasque, M. y García-Fayos, P. 2004. Interaction between Stipa tenacissima and Pinus halepensis*:* consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.

Gauquelin, T., Jalut, G., Iglesias, M., Valle, F., Fromard, F. y Dedoubat, J. J. 1996. Phytomass and carbon storage in the Stipa tenacissima steppes of the Baza basin, Andalusia, . *Journal of Arid Environments* 34: 277-286.

Goberna, M., Sánchez, J., Pascual, J. A. y García, C. 2006. Surface and subsurface organic carbon, microbial biomass and activity in a forest soil sequence. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2233-2243.

Goberna, M., Insam, H., Klammer, S., Pascual, J.A. y Sánchez, J. 2005. Microbial Community Structure at Different Depths in Disturbed and Undisturbed Semiarid Mediterranean Forest Soils. *Microbial Ecology* 50: 315-326.

Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. y Incoll, L.D. 1999. Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass Stipa tenacissima. *Plant Ecology* 145: 327-339.

Haase, P., Pugnaire, F.I. y Incoll, L.D. 1995. Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass Stipa tenacissima L. during masting. *Journal of Arid Environments* 31: 55-65.

Hernandez, M. 1997. *Paisajes agrarios y medioambiente en Alicante. Evolución e impactos medioambientales en los paisajes agrarios alicantinos: 1950-1995*. Publicaciones de la Universidad de Alicante, 292 pp.

Imeson, A. C. y Prinsen, H. A. M. 2004. Vegetation patterns as biological indicators for identifying runoff and sediment source and sink areas for semi-arid landscapes in . *Agriculture, Ecosystems y Environment* 104: 333-342.

Le Houérou, H.N. 1969. *La vegetation de la Tunisie steppique*. Tesis doctoral. Faculté des Sciences de L´Université de Marseille.

Le Houérou, H.N. 1986. The desert and arid zones of Northern Africa . En: M. Evenary, I. Noy-Meir y D.W. Goodall (eds). *Ecosystems of the world 12B. Hot deserts and arid shrublands B*, Elsevier, Amsterdam .

Le Houérou, H.N. 1990. Global Change: population, land-use and vegetation in the Mediterranean basin by the mild-21st century, pp 301-367. En: R. Paepe, R.W. Fairbridge y S. Jelgersma (eds) *Greenhouse effect, sea level and drought*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Maestre, F. T. 2002. *La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos*. Tesis doctoral, Universidad de Alicante (http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=8589).

Maestre, F. T. 2003a. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *Lichenologist* 35: 71-81.

Maestre, F. T. 2003b. Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 35-46.

Maestre, F. T. 2004. On the importance of patch attributes, abiotic factors and past human impacts as determinants of plant species richness and diversity in Mediterranean semi-arid steppes. *Diversity and Distributions* 10: 21-29.

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

Maestre, F. T., Bautista, S. y Cortina, J. 2003. Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in semiarid Mediterranean steppes. *Ecology* 84: 3186-3197.

Maestre, F. T. y Cortina, J. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-291.

Maestre, F. T. y Cortina, J. 2004a. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B (Supplement)* 271: S331-S333.

Maestre, F. T. y Cortina, J. 2004b. Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology* 12: 494-502.

Maestre, F. T. y Cortina, J. 2004c. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in degraded semiarid Mediterranean areas?. *Forest Ecology and Management* 198: 303-317.

Maestre, F. T. y Cortina, J. 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* 27: 161-169.

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

Maestre, F. T., Martín, N., Díez, B., López-Poma, R., Santos, F., Luque, I. y Cortina, J. 2006a. Watering frequency, fertilization, and slurry-inoculation promote recovery of biological soil crust function in degraded soils. *Microbial Ecology* 52: 365-377.

Maestre, F. T., Cortina, J. y Vallejo, R. 2006b. Are ecosystem composition, structure and functional status related to restoration success? A test from semiarid Mediterranean steppes. *Restoration Ecology* 14: 258-266.

Maestre, F. T., Rodríguez, F., Bautista, S., Cortina, J. y Bellot, J. 2005. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology* 179: 133-147.

Martín, N., Bautista, S., Maestre, F. T. y Cortina, J. 2003. Evaluación del papel de la costra biológica en los flujos de agua en un espartal semiárido: Diseño experimental y resultados preliminares. En: *Actas del VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre*. Páginas 1458-1468. Soft Congress S. L.

Martínez-Sánchez, J. J., Casares-Porcel, M., Guerra, J., Gutiérrez-Carretero, L., Ros, R. M., Hernández-Bastida, J. y Cano, M. J. 1994. A special habitat for bryophytes and lichens in the arid zones of . *Lindbergia* 19: 116-121.

Ministerio de Medio Ambiente. 1999. *Estrategia Forestal Española*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

Nedjraoui, D. y Touffet, J. 1994. Influence des conditions stationnelles sur la production de´l Alfa (Stipa tenacissima L.). *Ecologia Mediterranea* 20: 67-75.

Peña, J. 2001. *Análisis de los usos del suelo (1946-1999) en una cuenca semiárida (Agost-Alicante) – Efectos sobre la estructura del paisaje y los balances hídricos*. Universidad de Alicante, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología. Tesina de Licenciatura.

Puigdefábregas, J. y G. Sánchez. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semiarid slopes. Páginas 1027-1060 en M. G. Anderson y S. M. Brooks, editores. *Advances in hillslope processes*, Volume 2. John Willey y Sons, Londres.

Puigdefábregas, J., Solé-Benet, A., Gutiérrez, L., Del Barrio, G. y Boer, M. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast Spain . *Earth-Science Reviews* 48: 39-70.

Pugnaire, F. I., Haase, P., Incoll, L. y Clark, S.C. 1996. Response of tussock grass Stipa tenacissima to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology* 10: 265-274.

Pugnaire, F. I. y Haase, P. 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany* 77: 81-86.

Ramírez, D. A. 2006. Estudio de la transpiración del esparto (Stipa tenacissima L.) en una cuenca del semiárido alicantino: un análisis pluriescalar. Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante.

Ramírez, D. A., Valladares, F., Blasco, A. y Bellot, J. 2006. Assessing transpiration in the tussock grass Stipa tenacissima L.: the crucial role of the interplay between morphology and physiology. *Acta Oecologica* 30: 386-398.

Ramírez, D. A., Bellot, J., Domingo, F. y Blasco, A. 2007. Can water responses in Stipa tenacissima L. during the summer season be promoted by non–rainfall water gains in soil?. *Plant and Soil* 291: 67-79.

Rejos, F. J. 2000. La Atocha (Stipa tenacissima Loefl. ex L.) en el centro peninsular: aspectos vegetativos y reproductivos. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá.

Reynolds J. F., Virginia, R. A., Kemp, P. R., de Soyza, A. G. y Tremmel, D. C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69: 69-106.

Rillig, M. C., Maestre, F. T. y Lamit, J. 2003. Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean grasslands. *Soil Biology y Biochemistry* 35: 1257-1260.

Roldán-Fajardo, B. E. 1994. Effect of indigenous arbuscular mycorrhizal endophytes on the development of six wild plants colonizing a semi-arid area in south-east . *New Phytologist* 127: 115-121.

Sánchez, 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. y Puigdefábregas, J. 1994. Interactions of plant growth and sediment movement on slopes in a semi-arid environment.

*Geomorphology* 9: 243-260.

Schöning, C., Espadaler, X., Hensen, I. y Roces, F. 2004. Seed predation of the tussock-grass Stipa tenacissima L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern : the adaptive value of trypanocarpy. *Journal of Arid Environments* 56: 43-61.

Servicio del Esparto. 1950. *El esparto y su economía*. Ministerio de Industria y Comercio de Agricultura, Madrid.

Thornes, J. 1987. Erosional equilibria under grazing. Pp. 193-210 in J. Bratliff, D. Davidson and F. Grant, Eds. *Conceptual Issues in Environmental Archaeology*. Elsevier, New York .

Valdés, A. y Herranz, J. M. 1989. *Matorrales de la provincia de Albacete: espartales, romerales y tomillares*. Instituto de Estudios Albacetenses. Excma. Diputación de Albacete.

Valladares, F. y Pugnaire, F. I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-469.

Vázquez, F. M. y Devesa, J. A. 1996. Revisión del género Stipa L. y Nasella Desv. (Poaceae) en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Acta Botanica Malacitana* 21: 125-189.

Webster, R. y Maestre, F. T. 2004. Spatial analysis of semi-arid patchy vegetation by the cumulative distribution of patch boundary spacings and transition probabilities. *Environmental and Ecological Statistics* 11: 257-281.

Whisenant, S. G. 1999. *Repairing Damaged Wildlands*. Cambridge University Press, Cambridge, .

White, F. 1983. *The vegetation of Africa*. Natural Resources Research, vol. XX, UNESCO, París.

Yanes, M. 1993. La estepa giennense: crónica de una agonía. *Quercus* 94: 12-15.