

**BALANCE HÍDRICO EN *QUERCUS SUBER* Y TRES ESPECIES DEL MATORRAL MEDITERRÁNEO ANTE LOS CAMBIOS EN LA HUMEDAD DEL SUELO EN DOS LADERAS CON ORIENTACIONES NORTE Y SUR (PROVINCIA DE MÁLAGA, SUR DE ESPAÑA)**

M.A. Gabarrón Galeote<sup>1</sup>, J.F. Martínez Murillo<sup>1</sup>, M.A. Quesada<sup>2</sup>, J.D. Ruiz Sinoga<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Departamento de Geografía, Universidad de Málaga, Campus de Teatinos s/n; magabarron@uma.es.

<sup>2</sup> Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Málaga, Campus de Teatinos s/n.

**RESUMEN.** El estudio se realizó en un área experimental situada en el municipio de Almogía (Málaga, España), en dos laderas con orientaciones opuestas (norte y sur), bajo clima termomediterráneo con ombrotipo seco. Desde Abril-09 a Diciembre-10 se midió el potencial hídrico de la planta en cada ladera en cuatro especies características de la vegetación mediterránea de la zona: *Quercus suber*, *Cistus albidus*, *Cistus monspeliensis* y *Lavandula stoechas*. Las medidas se realizaron cada 45 días, antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) y al mediodía ( $\Psi_{md}$ ). Cada 7 días se midió la humedad del suelo ( $HS_{25}$ ) a 5, 15 y 25cm bajo matorral y suelo desnudo en cada ladera. La precipitación se midió con una estación meteorológica automática cada 10 minutos. La humedad de los perfiles sigue la tendencia de las precipitaciones pero con matices. En la ladera norte la humedad es ligeramente más alta bajo el matorral que bajo el suelo desnudo mientras que en la ladera sur la diferencia entre ambos es mayor. Las especies de matorral responden al contenido de humedad del suelo con un valor mínimo de potencial hídrico muy acusado en verano y se recuperan rápidamente con las primeras lluvias otoñales; en el alcornoque, los valores son más uniformes pero su recuperación es más tardía. Durante el invierno los valores de las cuatro especies son más parecidos que en verano y las diferencias entre laderas son menores. Los resultados evidencian diferentes estrategias hídricas de árbol y las especies del matorral. El alcornoque regula más su transpiración que el matorral y en este, cuando hay menos agua en el suelo, los valores de potencial son 3 Mpa superiores. Al tomar el agua de la capa más superficial los valores de potencial de las especies del matorral se recuperan con las primeras tormentas tras el verano. Por el contrario, el alcornoque necesita más precipitación para que el agua llegue a la zona donde sus raíces captan el agua, siendo su recuperación más tardía.

**ABSTRACT.** The research was carried out in the experimental area of Almogía (Málaga, Spain), in two hillslope with opposite exposure (North and South), and under dry-Mediterranean climatic conditions. From April-09 to December-10 water potential was measured in four different mediterranean species (*Quercus suber*, *Cistus albidus*, *Cistus monspeliensis* and *Lavandula stoechas*) in both hillslopes. Measurements were done every 45 days at predawn ( $\Psi_{pd}$ ) and midday ( $\Psi_{md}$ ). Soil water content ( $HS_{25}$ ) was measured every 7 days at 5, 15 and 25 cm depth beneath scrub and in bare soil. Rainfall was registered in a meteorological station.  $HS_{25}$  was closely related to rainfalls

but with variations depending on the exposure. In the northfacing hillslope  $HS_{25}$  in vegetated patches was slightly higher than in bare soil patches, whereas this difference increased in the southfacing hillslope. Shrub species responded to low  $HS_{25}$  values with a pronounced minimum  $\Psi_{pd}$  at the end of the summer, but they recovered sharply with the first autumn rains;  $\Psi_{pd}$  of *Quercus* was more homogeneous throughout the year but its recovery occurred later. In winter, the differences among species and hillslopes were reduced comparing to the summer.

Results indicated different water strategies of trees and shrubs. Transpiration rate control was higher in *Quercus suber* and, when  $HS_{25}$  was low,  $\Psi_{pd}$  was 3 Mpa higher than in shrub species. Due to the water source for shrubs was the top soil layers, they recovered rapidly with the first rains after summer. On the contrary, *Quercus suber* needed a higher amount of rainfall to recover because it had to reach the deep soil layers from roots took the water.

## 1.- Introducción

El clima mediterráneo se caracteriza por una elevada variabilidad a la que tiene que hacer frente la vegetación. Las condiciones van de un invierno fresco a un verano caluroso, con ausencia de precipitaciones y altas intensidades de radiación, lo cual lo convierte en una estación de elevado estrés para las plantas (Mooney et al., 1974; Tenhunen et al., 1985; Werner et al, 1999). El clima mediterráneo comprende zonas con una elevada variabilidad pluviométrica, desde más de 1000 mm anuales hasta menos de 300 mm. Las zonas con una elevada pluviometría se caracterizan por un sistema eco-geomorfológico controlado por factores bióticos mientras que en las zonas semiáridas y áridas el sistema está controlado por factores abióticos. En las situaciones intermedias, con un régimen pluviométrico seco, el sistema se encuentra en una situación umbral, de modo que pequeños cambios en uno u otro sentido pueden hacer derivar al sistema a una de las situaciones extremas anteriormente descritas (Lavee et al., 1998). Es por este motivo por el que la orientación adquiere una gran importancia en estas zonas umbral, ya que la mayor radiación solar soportada por las laderas con exposición sur se puede traducir en situaciones más graves de fotoinhibición del fotosistema II (Powles, 1984; Long et al,

1994), sobre todo en coincidencia con situaciones de elevada temperatura o sequía. Este aspecto ha sido evaluado por diversos autores en distintas especies características del matorral mediterráneo (Demming-Adams et al., 1988; Angelopoulos et al, 1996; Werner y Correia, 1996, Valladares y Pearcy, 1997; Werner et al, 1999). Los efectos del estrés hídrico y térmico sobre la vegetación, acrecentados por las altas intensidades de radiación en la ladera sur, pueden actuar negativamente sobre la cubierta vegetal fragmentándola y degradándola (Odum et al., 1979), dando origen a islas de fertilidad separadas por zonas sin vegetación (García-Moya y McKell, 1970). Los cambios en la vegetación afectarán a la dinámica de humedad del suelo y esto repercutirá a su vez en la vegetación, creándose situaciones de retroalimentación (Lavee et al, 1988). Cada especie representada en la vegetación se verá afectada en la medida que lo esté la capa de suelo de donde toman el recurso hídrico, de modo que es de esperar que el nivel de afectación de *Quercus suber*, con raíces profundas (Lansac et al., 1994; Oliveira y Peñuelas, 2000; Otieno et al., 2004), sea diferente del que manifiesten las tres especies de matorral estudiadas, con sistemas radiculares poco profundos (Correia y Catarino, 1994; Lansac et al., 1994; Oliveira y Peñuelas, 2000). El objetivo de este trabajo es estudiar la evolución de la humedad del suelo y del estado hídrico de la vegetación a lo largo del año, en laderas con orientaciones opuestas, y establecer unas primeras relaciones de causa y efecto entre esta variable ambiental y el potencial hídrico de las plantas.

## 2.- Material y métodos

El estudio se llevó a cabo en un área experimental ubicada en el municipio de Almogía, situada en los Montes de Málaga (Cordilleras Béticas), en el sur de la Península Ibérica (Fig. 1), donde se seleccionaron dos laderas con orientaciones de 0 y 180 °N y pendiente del 25%. El sustrato rocoso es metamórfico y consiste en filitas (Complejo Maláguide). El principal proceso geomorfológico es la erosión hídrica. El clima es mediterráneo de régimen seco (precipitación anual, 518 mm; temperatura anual, 15.5°C; ETP, 1250 mm año<sup>-1</sup>). La vegetación consiste en un alcornoque abierto con abundante cobertura de matorral. Los suelos en ladera norte son más profundos y de textura franca o franco-arenosa y contenido de materia orgánica de 4-14 %; en la ladera sur, la textura es franco-arenosa y la materia orgánica inferior al 3 %.

La humedad del suelo (HS) se midió en ambas laderas desde junio 2009 hasta diciembre de 2010, con sondas de humedad TDR, instaladas a varias profundidades (5, 15 y 25 cm), en dos perfiles: uno en suelo desnudo (SD) y otro bajo matorral (en concreto de *Cistus sp.*) (CV). La media de estos tres valores se consideró el contenido medio de humedad en los 25 primeros cm de suelo (HS<sub>25</sub>) En total se realizaron 59 días de medidas, totalizando 708 mediciones. La HS fue calculada mediante la ecuación de Topp *et al.* (1980). La precipitación se midió con una estación meteorológica instalada en el área experimental. La precisión del pluviómetro era de 0.3mm. La evapotranspiración potencial (ETP) fue calculada según Hargreaves y Samani (1985). Para las medidas de potencial hídrico ( $\Psi$ ) se seleccionaron cuatro especies presentes en las dos laderas: *Quercus suber*, *Cistus albidus*, *Cistus monspeliensis* y *Lavandula stoechas*. Las medidas se realizaron en las dos laderas simultáneamente cada 45-60 días, desde abril de 2009 hasta diciembre de 2010: En total fueron 13 días de muestreo, en los que se midió antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) y al mediodía ( $\Psi_{md}$ ) siguiendo el método descrito por Scholander et al. (1965), usando dos cámaras de presión (PMS Instrument, OR, USA), una por cada ladera. En el caso del alcornoque, se utilizaron hojas individuales y en los matorrales ramitas con varias hojas, al carecer de peciolo. Las medias se obtuvieron con 4-5 medidas de hojas o ramitas independientes. Las hojas fueron tomadas de la parte media de la planta e introducidas en la cámara menos de un minuto después.

Para comparar la influencia de la orientación y de la especie vegetal sobre  $\Psi_{pd}$  se realizó un ANOVA de dos factores. Dada la falta de homogeneidad en las varianzas de los datos de humedad, para comparar sus medias, se aplicó el test U de Mann-Withney. También se usó el análisis de regresión, tanto lineal, como no lineal. En todos los análisis el límite de significancia fue  $p=0.05$ . El programa usado fue el SPSS 17.

## 3.- Resultados

La humedad de los 25 primeros cm de suelo tuvo una evolución claramente dependiente de las precipitaciones,

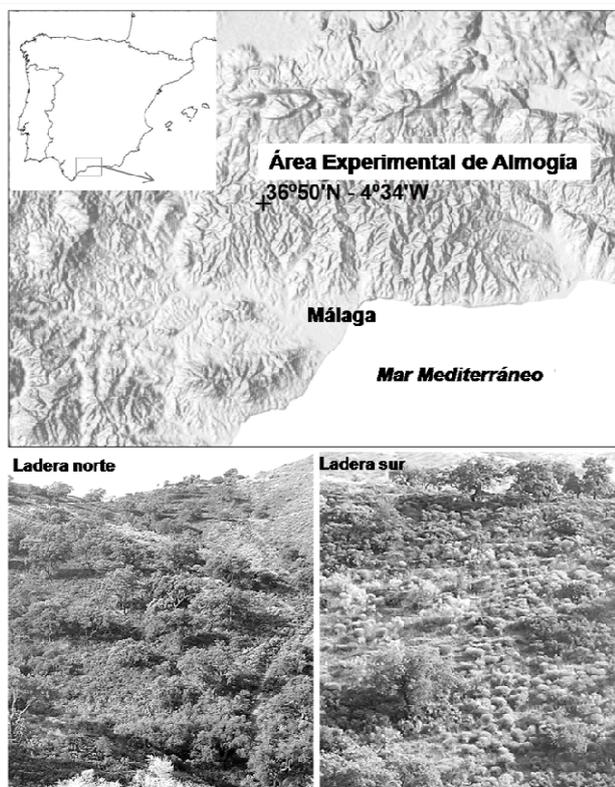
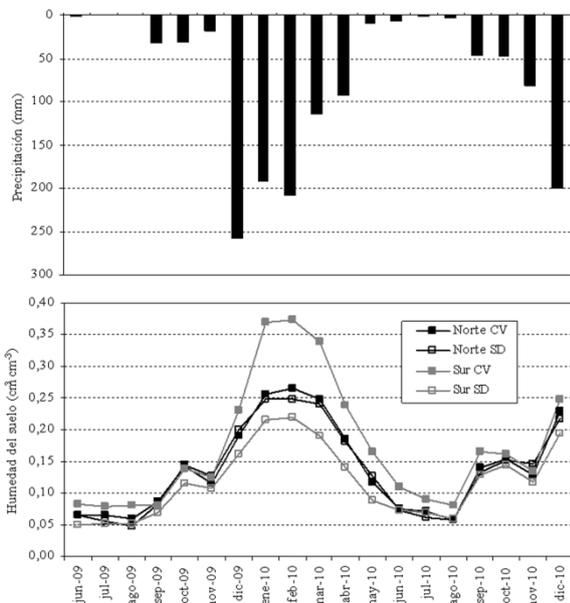


Fig 1. Localización del área experimental y vista general de ambas laderas.

alcanzando, en los cuatro puntos de medición, valores mínimos en la estación seca estival (por debajo del punto de marchitez permanente estimado en cada perfil) y máximos en la estación lluviosa de invierno y primavera (Fig. 2). Sin embargo hay matices que diferencian ambas laderas. En la ladera sur la HS<sub>25</sub> fue significativamente diferente en las dos coberturas (p<0.001), mientras que en la ladera norte no se apreció esta diferencia (p=0.868) (Tabla 1). Fue en la estación lluviosa cuando las diferencias se hicieron más evidentes en la ladera sur, con valores muy superiores bajo matorral (CV) que bajo su ausencia (SD). Al contrario de lo esperado, los valores medios de HS<sub>25</sub> en la ladera sur fueron mayores que en la ladera norte, sobre todo en la estación lluviosa.

**Tabla 1.** Humedad media y desviación en los cuatro perfiles. P-value de la comparación de medias con el test de la U de Mann-Withney.

Orientación	Cobertura	HS <sub>25</sub> (cm <sup>3</sup> cm <sup>-3</sup> )	p-value	n
Norte	CV	0.15 ± 0.08	0.868	174
	SD	0.15 ± 0.08		
Sur	CV	0.19 ± 0.13	0.000	177
	SD	0.12 ± 0.07		



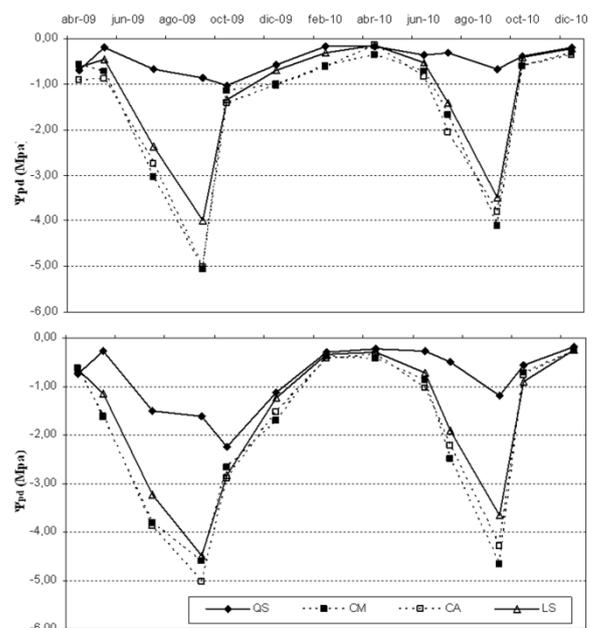
**Fig 2.** Evolución de la precipitación mensual (arriba) y de la humedad del suelo en sus primeros 25 cm (HS<sub>25</sub>) (abajo) en los cuatro perfiles. Abreviaturas: CV: bajo matorral; SD: suelo desnudo.

El ANOVA realizado con los datos de  $\Psi_{pd}$  mostró que tanto el factor “ladera” como el factor “especie” tuvieron efectos significativos sobre el potencial, mientras que la interacción de los dos factores no los tuvo (Tabla 2). El análisis de Tuckey separó las especies en dos grupos: *Quercus suber* y las especies de matorral, lo cual pone de manifiesto el diferente comportamiento hídrico de árbol y de las tres especies del matorral analizadas en este trabajo.

**Tabla 2.** Valores de F y p en el ANOVA de dos vías de los datos de introduciendo como factores Ladera y Especie.

Factor	F	p-value
Ladera	8.96	0.003
Especie	20.04	<0.001
Interacción	0.51	0.677

Las tres especies de matorral siguieron la misma tendencia durante el ciclo analizado (Fig. 3). Los mínimos anuales se alcanzaron al final de los dos periodos secos (septiembre). En ambas laderas el mínimo de 2009 fue inferior al de 2010, debido al periodo excepcionalmente lluvioso de diciembre de 2009 a abril de 2010, que retardó la desecación del suelo respecto a lo ocurrido el año anterior. Las cistáceas fueron las que registraron los valores mínimos, de hasta -5 MPa en Sep-2009. Los valores mínimos de *Lavandula stoechas* fueron un poco más altos. La recuperación de los matorrales tras el mínimo de 2009 fue diferente en ambas laderas. En la norte se recuperaron rápidamente alcanzando valores próximos a -1 MPa en octubre, mientras que en la sur, se quedan en torno a -3 MPa. No obstante, la recuperación total hasta los valores máximos no tiene lugar hasta el primer muestreo una vez comenzadas las lluvias abundantes, en febrero de 2010. En ese mismo año el cese de las precipitaciones trae como consecuencia la bajada brusca de  $\Psi_{pd}$  en matorrales. La recuperación en estas tres especies se produce inmediatamente después de las primeras lluvias de 2010, más abundantes que las de 2009, y de forma similar en las dos laderas, alcanzándose valores superiores a -1 MPa.



**Fig 3.** Evolución del potencial hídrico de la planta antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) en las laderas norte (arriba) y sur (abajo). Abreviaturas: QS: *Q. suber*; CM: *C. monspeliensis*; CA: *C. albidus*; LS: *L. stoechas*.

El comportamiento de *Quercus suber* tuvo ciertas diferencias respecto al de las especies de matorral. Aunque los valores mínimos también se alcanzaron al final del primer ciclo seco, desde un punto de vista cuantitativo estos fueron superiores a los de matorrales (-2.24 MPa en la ladera sur y -1.03 MPa en la norte). También fue diferente el momento en el que se alcanzó este mínimo, ya que las lluvias de septiembre y principios de octubre no afectaron a *Quercus suber*, cuyo  $\Psi_{pd}$  siguió disminuyendo hasta el muestreo de octubre. Posteriormente la recuperación fue gradual hasta febrero. Durante el segundo

ciclo seco los valores mínimos fueron sensiblemente superiores a los del anterior ciclo y, además, la recuperación se produjo antes, tras las lluvias de septiembre y octubre.

Los valores de  $\Psi_{md}$  siguieron una evolución muy parecida a los de  $\Psi_{pd}$ . Sobre todo en las especies de matorral el ajuste de ambas variables fue muy alto (Tabla 3).

**Tabla 3.** Coeficientes de la recta de regresión  $\Psi_{md}=a+b\Psi_{pd}$ , significancia y coeficiente de ajuste  $R^2$ .

Especie	Ladera	a	b	p-value	$R^2$
<i>Quercus suber</i>	Norte	-0,70	1,40	0,009	0,48
	Sur	-0,78	0,95	0,000	0,73
Matorral	Norte	-0,95	0,96	0,000	0,89
	Sur	-0,83	0,96	0,000	0,93

#### 4.- Discusión

De acuerdo con los resultados obtenidos, se puede deducir que las tres variables medidas estuvieron muy relacionadas. En primer lugar, es evidente que una de las consecuencias de la precipitación es el aumento de la humedad el suelo, sobre todo en sus capas superficiales. Sin embargo, siendo la precipitación prácticamente igual en ambas laderas, la ETP fue mayor en la ladera sur que en la norte mientras que para la  $HS_{25}$  ocurrió lo contrario. Esta aparente contradicción se puede explicar por las diferencias en cobertura vegetal de las dos laderas. La vegetación afecta a la humedad del suelo de diferentes maneras (Puigdefábregas, 2005). En primer lugar, antes de que llegue al suelo, parte de la lluvia es interceptada y queda retenida en la cubierta vegetal. Para el matorral mediterráneo los valores de interceptación están alrededor del 27% de la lluvia total y los de escorrentía cortical varían entre el 25% y el 44%, dependiendo de la especie y de la época del año (Belmonte *et al.*, 1998; Belmonte, 2001). Por otro lado, aparte del agua transpirada, los matorrales consumen agua para incorporarla a sus tejidos y poder crecer. En el caso de las especies de matorral estudiadas, predominantes en la cuenca, todos los años renuevan gran parte de su masa foliar, ya que presentan dimorfismo estacional (Aronne and De Micco, 2001). Estas hojas soportan mejor el estrés estival. Con las primeras lluvias otoñales los matorrales vuelven a desarrollar hojas nuevas en los dolicoblastos por lo que consumen mucha agua (Werner *et al.*, 1999). En definitiva, la mayor cobertura vegetal de la ladera norte hace que llegue menos agua al suelo y que el consumo de esta sea mayor, explicando que la  $HS_{25}$  fuese mayor en la ladera sur, a pesar de la mayor radiación solar soportada, que conlleva una mayor ETP.

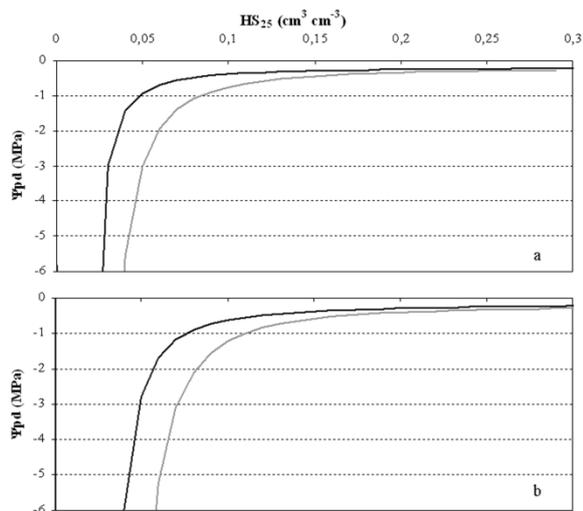
Respecto a las diferencias entre coberturas en  $HS_{25}$ , la causa apuntada es la distribución de la vegetación. En la ladera sur hay un mayor estrés lumínico. Este afecta directamente a la vegetación disminuyendo la eficiencia fotosintética, lo que repercute negativamente en la asimilación de carbono y en consecuencia en el crecimiento. Werner *et al.* (1999) da pérdidas de eficiencia de fotosintética de hasta el 53% en hojas verticales y del

77% en horizontales. El mayor estrés sufrido por la vegetación puede afectar a su cobertura y desnivelar el sistema hacia condiciones similares a las de climas semiáridos. En estos la vegetación se agrupa en islas de fertilidad, en las que las condiciones del suelo facilitan la infiltración. Las islas de fertilidad están separadas por zonas de suelo desnudo en las que la infiltración se ve dificultada. En la ladera norte el estrés sufrido por la vegetación es menor y esta se distribuye de forma más homogénea. La diferente distribución de la vegetación en ambas laderas y, por consiguiente, las diferentes características del suelo, pueden ser la causa de las diferencias de  $HS_{25}$  entre coberturas.

El  $\Psi_{pd}$  es una variable muy ligada a la humedad del suelo, ya que, tras pasar la noche con los estomas cerrados, el potencial hídrico de la hoja se espera que este en equilibrio con el de la capa de suelo más húmeda a la que llegue la raíz (Breda *et al.*, 1995). La diferente respuesta de *Quercus suber* y matorrales a la humedad del suelo está causada parcialmente por la diferente distribución de raíces que tienen. Los matorrales tienen raíces poco profundas y por lo tanto toman agua casi exclusivamente de la franja superficial de suelo muestreada. La relación entre  $HS_{25}$  y  $\Psi_{pd}$  no es lineal (Fig. 4). Hay un umbral de humedad, aproximadamente en los  $0.14 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ , que separa dos comportamientos diferentes. Cuando la  $HS$  está por encima de este umbral los valores de  $\Psi_{pd}$  se mantienen muy altos cualquiera que sea el valor de  $HS_{25}$ . Cuando la humedad cae por debajo de  $0.14 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  (valor intermedio entre el contenido de agua a capacidad de campo y en punto de marchitez:  $0.24$  y  $0.09 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  respectivamente), los valores de  $\Psi_{pd}$  responden con grandes bajadas a pequeñas disminuciones de la  $HS_{25}$ . Las raíces poco profundas y las características de la relación  $HS_{25}$ -  $\Psi_{pd}$  son las causas de que a la rápida desecación del suelo en junio responda una bajada abrupta del  $\Psi_{pd}$ , mientras que tras las primeras lluvias en septiembre, el  $\Psi_{pd}$  comienza a recuperarse. El grado ajuste de estas ecuaciones fue alto, con un  $R^2$  del 71 % en la ladera norte y del 85 % en la ladera sur.

Las raíces de *Quercus suber* alcanzan, por el contrario, profundidades mayores, de modo que la relación entre  $HS_{25}$  y  $\Psi_{pd}$  será menor que para matorrales, lo cual se refleja en los valores de ajuste de la ecuación. Esto explica la tardanza en la recuperación de *Quercus suber* respecto a la mostrada por los matorrales en 2009. La primavera del año 2009 fue especialmente seca, lo que debió repercutir en una disminución de las reservas en las capas profundas de suelo. Las lluvias de principios de otoño en 2009 fueron relativamente escasas, por lo que solo afectaron a las capas superficiales de suelo y no a las reservas más profundas, de donde *Quercus suber* toma sus recursos hídricos. *Quercus suber* esta capacitado para tomar hasta un 33% de sus necesidades de agua de la zona superficial del suelo (Otieno *et al.*, 2006), pero aquí tuvo la competencia de los matorrales. El año 2010, por el contrario, fue muy lluvioso y además las lluvias otoñales fueron abundantes, de modo que la recuperación de *Quercus suber* ocurrió desde septiembre, al igual que la de los matorrales. Al tener las raíces de *Quercus suber* una distribución más profunda que las del matorral, la ecuación que relaciona  $HS_{25}$  y  $\Psi_{pd}$

mostró valores de ajuste más bajos, en concreto un  $R^2$  del 43% en la ladera norte y del 57% en la sur. A pesar de estos ajustes no muy altos estas ecuaciones sirven para describir el comportamiento hídrico de *Quercus suber*. En la ladera norte los potenciales inferiores -1 MPa, que no se registraron durante el periodo de muestreo, se alcanzaron con valores de humedad que tampoco se llegaron a dar ni en las circunstancias más secas. En cambio en la ladera sur la curva empieza a declinar a valores de humedad de 0.1  $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ , que si llegaron a registrarse en los periodos secos. Esto se corresponde con los potenciales inferiores a -2 MPa que se midieron en esta ladera.



**Fig 4.** Relación modelizada entre la humedad del suelo en sus primeros 25 cm ( $HS_{25}$ ) y el potencial hídrico de la planta antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) en las laderas norte (a) y sur (b). Curva negra: *Quercus suber*, curva gris: matorral.

### 5.- Conclusiones

Las conclusiones de este trabajo fueron las siguientes:

- 1) La orientación es un factor importante en situaciones climáticas umbral a varios niveles: distribución de la vegetación, distribución de la humedad en la capa superficial del suelo y estado hídrico de la vegetación.
- 2) *Quercus suber* pertenece a las especies conocidas como tolerante a sequía del término inglés ‘drought-tolerant’. Estas especies conservan las hojas durante el verano y permanecen fisiológicamente activas gracias a su profundo sistema radicular. Durante el verano mantiene el  $\Psi_{pd}$  en valores no muy negativos gracias a su control estomático de la transpiración y a su aparato radicular profundo que le permite seguir tomando agua cuando en las capas superficiales del suelo ya no queda. Su recuperación tras el estrés estival se retrasa, sobre todo en la ladera sur, ya que las hojas han sufrido pérdidas transitorias de eficiencia en su sistema fotosintético y, por otro lado, su capacidad para obtener recursos hídricos de las capas superficiales del suelo es limitada.
- 3) Los matorrales mediterráneos estudiados, sin llegar a poseer mecanismos de evitación (drought avoidance) tan especializados como los de las plantas más adaptadas a la aridez, no invierten demasiado en regulación funcional.

Sus raíces no acceden a recursos hídricos profundos, ni controlan de forma eficaz la transpiración mediante cierre estomático, de ahí sus bajos valores de  $\Psi_{pd}$ . De hecho, su respuesta es más bien fenológica, se desprenden de muchas de sus hojas en la estación seca por abscisión y, en cuanto llegan las primeras lluvias de septiembre que recargan las capas más superficiales del suelo, producen hojas nuevas que funcionan a pleno rendimiento. Esto les permite una recuperación muy rápida tras el verano. No obstante, en la ladera con orientación sur la recuperación se retrasa un poco con respecto a la norte, probablemente debido al mayor estrés lumínico.

### 6.-Referencias

Angelopoulos, K., Dichio, B., y Xiloyannis, C., 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *J. Exp. Bot.* 47, 1093-1100.

Aronne, G. y De Micco, V. 2001. Seasonal dimorphism in the Mediterranean *Cistus incanus* L. *subsp. incanus*. *Annals of Botany* 87, 789-794.

Belmonte-Serrato, F., 2001. Balance hídrico, distribución de flujos y modelización de la interceptación en dos arbustos semiáridos mediante lluvia simulada. *Papeles de Geografía* 33, 23-34.

Belmonte-Serrato, F., Romero-Díaz, A., López-Bermúdez, F. y Barberá, G., 1998. Interceptación en matorral mediterráneo semiárido: algunos resultados obtenidos en el área experimental ‘El Ardal’. *Cuenca de Mula (Murcia)*. *Cuadernos Geográficos* 28:33, 223-234.

Bréda, N., Granier, A., Barataud, F., y Moyne, C., 1995. Soil water dynamics in oak stands. I. Soil moisture, water potentials and water uptake by roots. *Plant soil* 172, 17-27.

Correia O.A. y Catarino F.M., 1994. Seasonal changes in soil-to-leaf resistance in *Cistus* sp. and *Pistacia lentiscus*. *Acta Oecol.* 15, 289-300.

Demmig-Adams, B., Winter, K., Krtiger, A. y Czygan, F.C., 1988. Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress, *Plant Physiol.* 87, 17-24.

Hargreaves, G.H. y Samani, Z.A., 1985. Reference crop evapotranspiration from temperature. *Applied Eng. in Agric.*, 1(2): 96-99.

Lansac, A.R., Zaballo, J.P. y Martin, A., 1994. Seasonal water potential changes and proline accumulation in Mediterranean shrubland species, *Vegetatio* 113, 141-154.

García-Moya, E. y McKell, C.M., 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51, 81-88.

Lavee, H., Imeson, A.C. y Sarah P., 1998. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a Mediterranean arid transect. *Land Degrad. Dev.* 9, 407-422.

Long, S.P., Humphries, S. y Falkowski, P.G., 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature, *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45, 633-662.

Mooney, H.A., Parsons, D.J. y Kummerow, J., 1974. Plant development in Mediterranean climates, in: Lieth H.(Ed.), *Phenology and Seasonality Modeling, Ecological Studies* 8, Chapman and Hall, London, pp. 255-268.

Odum, E., Finn, J.T. y Franz, E.H., 1979. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient. *Bioscience* 29, 349-352.

Oliveira, G. y Peñuelas, J., 2000. Comparative photochemical and phenomorphological responses to winter stress of an evergreen (*Quercus ilex* L.) and a semi-deciduous (*Cistus albidus* L.) Mediterranean woody species. *Acta oecologica* 21 (2), 97-107.

Otieno, D.O., Kurz-Besson, C., Liu, J, Schmidt, M.W.T., Vale-Lobo do, R., David, T.S., Siegwolf, R., Pereira J.S. y Tenhunen, J.D., 2006. Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant and soil* 283, 119-135.

Powles, S.B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 154.

Ruiz-Sinoga, J.D., García-Marín, R., Martínez-Murillo, J.F., Gabarrón-Galeote, M.A. 2010. *Land Degradation and Development* 21, 484-495.

Tenhunen, J.D., Lange, O.L., Harley, P.C., Beyschlag, W. y Meyer, A., 1985. Limitations due to water stress on leaf net photosynthesis of *Quercus coccifera* in the Portuguese evergreen scrub, *Oecologia* 67, 23-

30.

Valladares, F. y Pearcy, R.W., 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Hereromeles arbutifolia*. *Plant Cell Env.* 20, 25-36.

Werner, C. y Correia, O., 1996. Photoinhibition in cork-oak leaves under stress: influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. *Trees-structure and function* 10, 288-292.

Werner, C., Correia, O. y Beyschlag, W., 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20, 15-23.