



Universidad Autónoma de Madrid  
Facultad de Ciencias  
Departamento Interuniversitario de Ecología

Balance de la interacción entre plantas

# Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos

Cristina Armas Kulik



Estación Experimental de Zonas Áridas  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

2004

Cristina Armas Kulik  
Febrero 2004



DEPARTAMENTO INTERUNIVERSITARIO DE ECOLOGÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

**Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes  
semiáridos: mecanismos y procesos**

Memoria presentada por la Licenciada Cristina Armas Kulik para optar al título de Doctora por la Universidad Autónoma de Madrid, dirigida por el Dr. Francisco I. Pugnaire de Iraola

**Febrero 2004**

La Doctoranda

V.º B.º del Director

Cristina Armas Kulik

Francisco I. Pugnaire de Iraola

*A Chris Kulik*

## **Agradecimientos**

Agradezco al Doctor Francisco I. Pugnaire, mi director de Tesis, la confianza y apoyo que me ha brindado todos estos años tanto en el ámbito personal como profesional, la constante formación académica que he recibido conversando con él, su continua disponibilidad, la paciencia que ha tenido que desplegar en las múltiples correcciones de los capítulos de esta Tesis y que me diera la oportunidad de ampliar mis conocimientos y puntos de vista trabajando con otros grupos de investigación especializados en ecosistemas semiáridos y en la interacción entre plantas.

Este trabajo se ha realizado en la Estación Experimental de Zonas Áridas del C.S.I.C. en Almería, alias el “Chumbo”. Sus integrantes han conseguido que más que un centro de investigación me sintiera en mi segunda casa. Sus charlas científicas y las que no lo fueron, su amabilidad, ayuda y compañerismo han sido imprescindibles para poder realizar esta Tesis. A todos ellos muchas gracias.

Al departamento de Ecología de la UAM, porque siempre he recibido una bienvenida cordial y ayuda, en especial a Antonio Pou, mi tutor de Tesis, Juan Traba y Juan Malo por todo su apoyo y disponibilidad permanente para cualquier problema o papeleo que tuviera que resolver.

La Tesis se ha desarrollado en el ámbito de varios proyectos subvencionados por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (AMB98-1108-C02-01, AGL2000-0159-P4-01 y REN2001-1544/GLO) y por la Junta de Andalucía, y su financiación ha sido fundamental para llevarla a cabo.

Reyes ha compartido conmigo madrugones campestres, preocupaciones y alegrías comunes, viajes, ideas y aprendizaje durante todo este periodo. Sus conocimientos, sensatez e inteligencia me han ayudado a pulir las ideas de la Tesis. Gracias, Reyes. La ayuda de Ramón Ordiales y su contribución en el desarrollo matemático del índice de intensidad de la interacción han sido fundamentales y el montaje de la portada es obra suya. Pilar Aldavero, Miryan Miguélez y Olga Corona han realizado con rapidez y pericia los análisis químicos, y la experiencia de Montse Guerrero, Miguel Ángel Domene y Maria José Jorquera en el laboratorio han sido un importante apoyo. Gracias a Maite Checa, José Miguel Pérez, Marian Fernández, Rosario Padilla, Pilar Tirado y Olga Corona por su ayuda veraniega en los muestreos de campo. Con ellos terminé creyendo que trabajar los “mediodías” de agosto en el semiárido era la tarea más divertida que tenía entre manos. Gregorio Molina y M<sup>a</sup> Mar Márquez me ayudaron con infinita paciencia y cuidado a lavar y separar cada una de las raíces y hojas del experimento de vivero. Gracias a las

correcciones y sugerencias de Fernando Valladares, Paco Domingo, Luis Balaguer, Zaal Kikvidze y Juande Miranda pude mejorar el contenido de la Tesis y plantearme nuevas ideas.

Agradezco a muchos otros inquilinos de la E.E.Z.A. su particular contribución en los distintos aspectos de la Tesis. La eficacia de Isabel Jiménez y Paquita Mingo en la búsqueda y captura de la bibliografía ha sido una constante en todos estos años. Olga Delgado, Andrés Castro y Manolo Arrufat han conseguido que cualquier problema burocrático, por enrevesado que fuera, se solucionara rápidamente. Alfredo Durán y Enrique Cortés han tenido siempre una idea y solución para el material en los muestreos de campo y el arreglo y puesta a punto de los aparatos. Paqui Aguilera y M<sup>a</sup> Angeles Pozo no han dejado que se despistara ni una sola llamada, carta o paquete. Ramón Ordiales, Alberto Ruiz y Sebastián Vidal siempre han conseguido enmendar con soltura mis descalabros informáticos.

A los amigos que he disfrutado en este tiempo les debo la buena salud anímica, la mucha alegría que me llevo y haber terminado irremediamente encandilada por Almería. Eva, Pedro, Alfonso, Joaquín, Rita y Von, hicieron mi familia aun más numerosa. Ha sido un lujo disfrutar de la inmensa cultura y humanidad de Pedro, y sus paellas, migas, pistos y otras suculencias gastronómicas han sido el sostén y placer culinario de la Tesis. “Balneario, Recreativo” Plaza Flores ha sido un continuo trasiego de amigos y personajes. No hubo día sin alguna anécdota, jolgorio o sorpresa con las visitas de Javier “el Marqués”, Willi, Ignacio, Isa, Zuco, Alonso, Ferdinan y Ángel, Guillermo, Pedro Manuel y al derroche de cariño de Encarna y Gaspar. Me dejo a muchos en el tintero pero a todos, mil gracias.

Las charlas con Ana, las bromas con Teresa y Alfredo, mi compañero mitinero, las amenas conversaciones y leyendas chumberas de Roberto, esos cafés en spaans-nederlands macarrónico con Matthias, los compañeros del Peñón, Reyes, María, Juande y PacoPa, los primeros años con Yolanda, Leo, Gerardo y Montse, las reuniones con todos ellos y Luis, Hector, Pascual, Ana, Paqui, Enrique, Encarni e Isa han sido la esencia de mi “Chumbo” particular.

Paco Pugnaire ha sido también un amigo durante este tiempo, aprendiendo con él el gusto por los pequeños detalles que hacen aún más agradable la existencia, el sentido de recorrer 800 km a la carrera para llegar a tiempo de disfrutar ese paté de perdiz, esa copa de vino o ese monumento, ruina, paisaje o artesanía en un lugar sin mapa que lo recuerde.

Gracias a Barlo, por su insaciable interés por todo y su capacidad de hacerlo a su vez interesante, por su permanente buen y corrosivo humor, por las carcajadas, charlas y paseillos de “mil kilómetros” cada poco. Las nocturnidades con Ddojo y compañía, las sesiones

musicales en el Vértice, los conciertos, teatros, cines y tapeos con Paco, Ramón y Eva han sido la salsa noctámbula de mi estancia almeriense.

Y gracias a Chris Kulik, sin su apoyo en todos los frentes no habría llegado hasta aquí, por las conversaciones con digestivo y candela, por las escapadas y viajes durante la Tesis y por sus siempre cabales consejos. A mi familia les agradezco que se hayan mofado de algún que otro achaque que he tenido a lo “Angustitas-Mari”, no dejando que me tomara demasiado en serio mis dudas e inseguridades durante la Tesis. En mijn dank aan Tine en Carol voor jullie energievolle supplementen in de vorm van lekkere letters.



**Balance de la interacción entre plantas superiores en  
ambientes semiáridos: mecanismos y procesos**

# Índice

---

<b>Introducción general y objetivos</b> .....	1
---	---

## Capítulo 1

MEDIDA DE LA INTENSIDAD DE LA INTERACCIÓN ENTRE PLANTAS: COMPARACIÓN ENTRE ÍNDICES Y UNA NUEVA PROPUESTA .....	9
Introducción .....	9
Base lógica .....	11
Propiedades estadísticas .....	12
Análisis comparativo.....	14
Análisis de sensibilidad.....	15
Operaciones matemáticas y el uso de los índices en los modelos .....	18
Casos particulares: exclusión y simbiosis.....	19
LnRR versus RII .....	19
Conclusiones .....	20
Anexo: Cálculo de la sensibilidad.....	21

## Capítulo 2

CAPACIDAD COMPETITIVA Y VARIABILIDAD EN LA INTERACCIÓN ENTRE PLANTAS MEDITERRÁNEAS .....	25
Introducción .....	25
Métodos.....	27
Diseño experimental, tipo y procedencia de las plantas .....	27
Variables medidas en las plantas .....	29
Análisis estadísticos .....	29
Resultados .....	30
Crecimiento de las plantas .....	32
Proporción de biomasa destinada a las raíces y a la parte aérea (R/T) .....	33
Magnitud de la interacción.....	36
Capacidad competitiva.....	39
Discusión.....	39

### Capítulo 3

INTERACCIONES ENTRE PLANTAS Y DINÁMICA DE UNA COMUNIDAD SEMIÁRIDA.....	43
Introducción.....	43
Material y métodos .....	46
Descripción de la zona de trabajo y de las especies .....	46
Análisis de la distribución espacial de las plantas.....	47
Diseño experimental: tratamientos realizados a las plantas .....	48
Características microclimáticas y de suelos .....	49
Relaciones alométricas: análisis del tamaño y peso de las hojas.....	49
Estado fisiológico de las plantas.....	50
Esfuerzo reproductivo.....	51
Análisis estadístico .....	51
Resultados.....	52
Distribución espacial .....	52
Características del microclima y del suelo .....	53
Tamaño de las plantas.....	56
Tamaño de las hojas .....	57
Esfuerzo reproductivo.....	58
Estado fisiológico de las plantas.....	60
Estado hídrico .....	63
Discusión .....	65
Efecto nodriza.....	65
Competencia entre la plántula y su benefactor.....	67
Balance final: interacción entre individuos adultos.....	69
Conclusiones.....	70

### Capítulo 4

COMPONENTES AÉREA Y SUBTERRÁNEA DE LA INTERACCIÓN ENTRE INDIVIDUOS DE STIPA EN UN GRADIENTE DE PRODUCTIVIDAD .....	71
Introducción.....	71
Material y métodos .....	75
Sitio de campo y especie.....	75

Diseño experimental .....	77
Caracterización de las diferencias abióticas entre las dos parcelas.....	79
Diferencias microclimáticas entre tratamientos .....	80
Relaciones alométricas y crecimiento.....	80
Estado fisiológico de las plantas .....	81
Potencial reproductivo .....	82
Intensidad de la interacción entre vecinos .....	82
Manipulación de la densidad de macollas y medidas realizadas .....	83
Análisis estadísticos .....	83
Resultados .....	84
Diferencias entre las dos parcelas .....	84
Tamaño de los módulos y hojas al final del experimento.....	87
Tasas de crecimiento de las hojas .....	89
Estado fisiológico de las plantas .....	90
Esfuerzo reproductivo .....	94
Cambios en la intensidad de la interacción con la productividad .....	95
Competencia entre macollas .....	97
Discusión.....	99
Interacción entre plantas y módulos vecinos .....	99
Variaciones en la intensidad de la interacción con la productividad .....	102
Evidencias de integración fisiológica entre clones .....	104

## Capítulo 5

EFFECTO DE LA FLUCTUACIÓN CLIMÁTICA SOBRE EL BALANCE DE LA INTERACCIÓN ENTRE JUNIPERUS PHOENICEA Y PISTACEA LENTISCUS EN UN ECOSISTEMA DUNAR COSTERO.....	107
Introducción .....	107
Material y métodos.....	110
Sitio de estudio y especies .....	110
Estructura de la comunidad.....	112
Diseño experimental: selección de individuos.....	113
Características de los suelos.....	113
Relaciones alométricas: cálculo del área específica de hoja.....	114
Seguimiento del estado fisiológico de la planta.....	114

Parámetros reproductivos de las plantas.....	115
Análisis estadístico .....	116
Resultados.....	117
Distribución espacial .....	117
Características de los suelos .....	119
Evolución del estado fisiológico de la planta .....	120
Área específica de hoja.....	121
Parámetros reproductivos de las plantas.....	122
Estado fisiológico de las plantas.....	123
Discusión .....	131
Efectos de la interacción interespecífica.....	132
El sistema radicular de las dos especies .....	133
Esfuerzo reproductivo.....	135
Magnitud de la interacción y variabilidad climática.....	135
Dinámica poblacional .....	136
<b>Conclusiones.....</b>	<b>139</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>141</b>

## BALANCE DE LA INTERACCIÓN ENTRE PLANTAS SUPERIORES EN AMBIENTES SEMIÁRIDOS: MECANISMOS Y PROCESOS

La interacción entre especies es uno de los temas capitales de estudio en Ecología de comunidades (Connell 1983, Schoener 1983, Bruno *et al.* 2003). La composición y estructura de las comunidades vegetales pueden estar fuertemente influenciadas por las interacciones entre las plantas que las forman, además de las influencias del medio físico y la capacidad de dispersión de las especies (Roughgarden y Diamond 1986). Aunque el éxito de una especie en los medios naturales está supeditado a las condiciones abióticas, uno de los factores más importantes que lo determina es su interacción con las otras plantas (Lambers *et al.* 1998). Por eso, uno de los debates más activos en ecología de comunidades se centra en entender cuales son los mecanismos de interacción entre plantas.

Las interacciones planta-planta varían desde aquéllas donde al menos una de las plantas se beneficia de crecer junto a otra (**facilitación**) hasta aquéllas donde al menos un de las dos plantas se ve perjudicada por la presencia de la otra (**competencia**), pasando por interacciones aparentemente neutras, en las que ninguna se beneficia o perjudica (Bazzaz 1996).

La **competencia** entre plantas generalmente ocurre cuando las especies utilizan la misma fuente de recursos para su crecimiento, como pueden ser agua, nutrientes, luz o espacio, aunque también puede ocurrir cuando un individuo produce sustancias químicas que afectan negativamente a sus vecinos (competencia por interferencia o alelopatía). La competencia entre dos individuos, por lo general, es muy asimétrica, ya que el impacto negativo que sufre uno de ellos es muy superior al que sufre el otro (Lambers *et al.* 1998). Las consecuencias finales de la competencia dependen en gran medida de la escala temporal de estudio. A corto plazo, los estudios sobre competencia generalmente pueden medir las diferencias en la tasa de adquisición de recursos y sus consecuencias para el crecimiento, mientras que conocer el impacto que la competencia tiene en la persistencia equilibrada de las especies en una comunidad depende además de la tolerancia a la variabilidad en la disponibilidad del recurso y la eficiencia en convertir los recursos adquiridos en biomasa – incluida la reproductiva- y la capacidad de retención de dichos recursos (Goldberg 1990).

Sin embargo, este no es el único tipo de interacción que se puede dar entre plantas superiores. Las plantas frecuentemente suavizan el medio abiótico donde viven sus vecinos y les permiten incrementar su crecimiento y supervivencia (**facilitación**), sobre todo durante la fase vital de plántula y juvenil y cuando el medio físico o la disponibilidad de agua o nutrientes limitan fuertemente el crecimiento de las mismas (Callaway 1995). Entre los múltiples mecanismos y fenómenos que existen mediante los cuales una planta facilita a la otra destacamos dos grupos generales:

1) En el primero están todos aquellos que implican una mejora de las condiciones climáticas y la disponibilidad de agua para los vecinos. En ambientes que están fuertemente influidos por unas condiciones climáticas o abióticas extremas –desiertos, suelos salinos de marisma, tundra o alta montaña, por ejemplo- las plántulas se suelen establecer preferentemente al amparo de las copas de individuos adultos, fenómeno éste que se denomina efecto nodriza. Así en los desiertos y ambientes semiáridos cálidos, gracias a la sombra que ejercen los adultos las temperaturas son más suaves que en los claros sin vegetación, con diferencias superiores a los 10 °C (Turner *et al.* 1966, Nobel 1984) que evitan la mortalidad de las plántulas por desecación o sobrecalentamiento. La sombra también reduce la evaporación en el suelo, factor importante en las marismas pues reduce la acumulación local de sales. En general, la sombra mejora la disponibilidad de agua para las plantas en cualquier ambiente donde este recurso sea limitante. Otro mecanismo más activo es la elevación hidráulica, mediante el cual determinadas plantas con raíces profundas transportan agua desde las capas profundas del suelo y la vierten cerca de la superficie, mejorando así la disponibilidad de agua para vecinos con raíces más someras (Richards y Caldwell 1987, Caldwell 1990, Dawson 1993).

2) En el segundo grupo general de mecanismos de facilitación están aquellos que suponen una mejora de la disponibilidad de nutrientes para los vecinos. El ejemplo más clásico es el que ejercen las plantas fijadoras de nitrógeno, como las leguminosas, sobre el resto de las especies en ambientes donde el nitrógeno es limitante (Vitousek *et al.* 1987, Chapin *et al.* 1994, Callaway 1995). En otros casos, la simple presencia de la planta suministra materia orgánica a través de la hojarasca, mejorando la disponibilidad de nutrientes y agua bajo su copa (Callaway 1995).

Existen otros muchos mecanismos de facilitación planta-planta (protección frente a la herbivoría, aumento de las visitas de polinizadores, etc.) pero los dos grupos anteriormente descritos abarcan los principales mecanismos de facilitación en ambientes caracterizados por

unas condiciones abióticas limitantes para la supervivencia y desarrollo de las plantas, como son los ambientes semiáridos que se estudian en esta tesis.

En la naturaleza, las interacciones planta-planta generalmente implican una compleja mezcla entre efectos negativos y positivos que operan de forma simultánea (Walker y Chapin 1986, Callaway *et al.* 1991, Aguiar *et al.* 1992, Bertness y Shumway 1993, Aguiar y Sala 1994, Holzapfel y Mahall 1999, Pugnaire y Luque 2001), siendo el efecto de una planta sobre otra el balance neto de todos los aspectos positivos y negativos que genera sobre ella (Callaway 1995, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). Cuantificar cómo interaccionan las especies es, por tanto, un tema importante y debatido. Las interacciones generalmente se analizan en términos de fuerza, que estima la magnitud del efecto de una especie sobre otra. Aunque es un descriptor muy importante de los parámetros de una comunidad (Pimm *et al.* 1991, Lawton 1992, Paine 1992), el término “fuerza” es confuso ya que tiene varias definiciones (por ej., MacArthur 1972, Vandermeer 1972, Yodzis 1989) y se calcula de distintas maneras (por ej., Paine 1992, Menge *et al.* 1994, Wootton 1997, Reynolds 1999). Los intentos de estimar empíricamente la fuerza de la interacción han sido complicados de obtener debido a las diferencias de interpretación sobre su significado (por ej., Grime 1979, Tilman 1988, Paine 1992) y porque detrás de este debate se encuentra el problema de distinguir entre la intensidad y la importancia de la interacción (Welden y Slauson 1986, Grace 1991, Brooker *et al.* , enviado). La mayoría de los índices que se han ido definiendo para medir de forma estandarizada estas interacciones y poder realizar análisis comparativos entre distintos experimentos, ecosistemas y gradientes ambientales en realidad han cuantificado la intensidad de la interacción; es decir, el aumento o reducción en el crecimiento de una especie A como consecuencia de la presencia de la especie B (Welden y Slauson 1986, Grace 1991).

Sin embargo, los índices utilizados en la literatura científica, y que cuantifican la intensidad de las interacciones entre plantas, adolecen de una serie de problemas conceptuales, matemáticos y/o estadísticos que impiden su utilización en los distintos escenarios posibles de la interacción entre plantas (Goldberg *et al.* 1999, Gurevitch *et al.* 1999, Osenberg *et al.* 1999a,b). En este contexto, el primer objetivo en esta tesis, desarrollado en el **Capítulo I**, es definir un nuevo índice matemático que estime de forma estandarizada la intensidad de las interacciones entre plantas y que resuelva algunos de los

problemas conceptuales y estadísticos que presentan los índices que actualmente se utilizan en la literatura científica.

Uno de los temas capitales en Ecología se centra en examinar hasta qué punto la competencia entre individuos de la misma o de distintas especies determina el éxito de una especie en una comunidad (Connel 1983, Fowler 1986). Es sabido que la competencia intraespecífica es siempre intensa, porque los individuos de la misma especie tienen exactamente los mismos requerimientos y una morfología similar, y que es dependiente de la densidad (Roughgarden 1979, Tilman 1982, Firbank y Watkinson 1990). Por el contrario, los individuos de distintas especies pueden diferir en estructura y morfología o tener distintos requerimientos, por lo que la competencia interespecífica puede ser de intensa a muy débil o no existir (Fowler 1986, Goldberg y Barton 1992, Gurevitch *et al.* 1992). Al analizar las interacciones entre plantas se distingue tradicionalmente entre los efectos por encima del suelo, relacionados con la adquisición de energía, y por debajo del suelo, relacionados con la adquisición de nutrientes y agua (Tilman 1990). Las interacciones a nivel de raíz son importantes en ambientes de baja productividad. Se ha comprobado que las raíces exploran el mayor volumen de suelo posible (Jackson 1999), desarrollándose profusamente en los puntos local o temporalmente más fértiles (Crick y Grime 1987, Caldwell *et al.* 1991, Bilbrough y Caldwell 1997, Huber-Sannwald *et al.* 1998) y evitándose unas a otras (Mahall y Callaway 1991, 1992). En este contexto, el objetivo principal del **Capítulo II** es el de evaluar el tipo de interacción que se produce al coexistir estrechamente dos individuos de la misma o de distintas especies en un espacio reducido –macetas– en el que se analiza la importancia de la interacción entre raíces. Para este experimento se seleccionaron especies de ambientes semiáridos mediterráneos, haciendo combinaciones dos a dos entre especies que coexisten naturalmente en una misma comunidad vegetal.

Los ambientes áridos y semiáridos se caracterizan por la baja disponibilidad de dos recursos esenciales para el desarrollo de las plantas, agua (di Castri *et al.* 1981, West 1983) y nutrientes en el suelo (Charley y Cowling 1968, Whitford, 2002), lo cual sugiere que las especies vegetales deberían competir (*sensu* Tilman, 1988) por estos recursos. Sin embargo, durante décadas se consideró que la competencia en estos ambientes era nula (Shreve 1951, Went 1955) o escasa (Grime 1979) debido a la baja densidad de plantas (Cody 1986) y a la segregación de nicho (Kemp 1983, Cody 1986). Hoy, en cambio, existen evidencias experimentales sobre la existencia de interacciones competitivas entre plantas en estos

ambientes (Fowler 1986), implicando a especies herbáceas (Gurevitch, 1986, Nobel y Franco 1986, Novoplansky y Goldberg 2001), arbustos (Fonteyn y Mahall 1981, Ehrlinger 1984) y combinaciones de herbáceas y plantas leñosas (Sala *et al.* 1989, Ludwig *et al.* 2003), siendo el agua el principal recurso por el cual compiten (Briones *et al.* 1998). Por otro lado, la facilitación entre plantas en estos medios tampoco ha sido tomada en cuenta hasta la última década (Callaway 1995). Sin embargo, cualquier mejora del hábitat en un ambiente extremo constituye un factor importante en la estructuración de la comunidad (Bertness y Callaway, 1994), y en ambientes áridos o semiáridos generalmente implica una mejora en la disponibilidad de agua o nutrientes (Holzapfel y Mahall 1999). En estos ambientes, los beneficios que se pueden obtener de los vecinos son la sombra, mayor disponibilidad de agua y nutrientes, protección frente a herbívoros, una microflora del suelo más favorable, intercambio de recursos a través de micorrizas o un mayor porcentaje de visitas de los polinizadores (Callaway 1995). Diversos estudios han puesto en evidencia la importancia de la facilitación en estos ambientes, centrándose principalmente en el estudio de plantas anuales y herbáceas que se benefician de vivir bajo las copas de árboles y arbustos (Callaway *et al.* 1991, Vetaas 1992, Pugnaire *et al.* 1996a,b, Holzapfel y Mahall 1999) y en especial del efecto nodriza del arbusto sobre la supervivencia y reclutamiento de las plántulas (Franco y Nobel 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991a,b). Sin embargo, es menos común encontrar estudios sobre la interacción entre arbustos de morfología y tamaño similar. Los arbustos son muy importantes en la organización y estructuración de los ecosistemas semiáridos (Rundel 1991), ya que contribuyen a diversificar las condiciones del sistema y la heterogeneidad de estos medios (Polis 1991). Aún a pesar de las numerosas evidencias que existen sobre la existencia de interacciones tanto positivas como negativas entre plantas, y más concretamente entre aquellas que habitan en ambientes áridos y semiáridos, todavía existe cierto desconocimiento sobre los factores que determinan el balance entre los efectos positivos y negativos (Callaway 1997). Algunos de los factores que se han tenido en consideración incluyen la fase vital (Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b, Walker y Vitousek 1991, Aguiar *et al.* 1992, Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996b, Rousset, 2000), la fisiología de las especies (Callaway *et al.* 1996, Holmgren *et al.* 1997), las interacciones indirectas (Miller 1994) y el nivel de estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001). En el **Capítulo III** se abordan algunos de estos mecanismos, analizando la fisiología de las dos especies predominantes en una comunidad semiárida en el SE peninsular, estudiando cómo varían las interacciones entre ambas especies según la fase vital

en la que se encuentre una de ellas y estudiando cómo repercute el nivel de estrés abiótico en el balance final de las interacciones entre estas dos especies.

En la última década, diversos autores han planteado distintos modelos de interacción, según el grado de estrés ambiental, de herbivoría y de perturbación en el medio (Bertness y Callaway 1994; Brooker y Callaghan 1998; Bruno *et al.* 2003). Estos modelos predicen que la importancia de la facilitación se incrementará con el aumento del estrés abiótico y de las perturbaciones, mientras que las interacciones negativas prevalecerán cuando las condiciones sean más benignas. Por otro lado, hasta hace poco, en el ámbito de la ecología de comunidades se consideraba que el principal factor en la estructuración de las comunidades vegetales era la competencia o la interferencia (Connell 1983, Schoener 1983, Keddy 1989), por lo que este tipo de interacciones han sido las más estudiadas. En este contexto, se ha generado cierta controversia entre dos modelos que explican la variación en la intensidad de la competencia a lo largo de gradientes de productividad. El modelo de Grime (1979) considera que la competencia será más intensa en los hábitats más productivos, porque las plantas en estos medios crecen más deprisa y, por lo tanto, necesitan más recursos. Por el contrario, Tilman (1988) postula que dado que los recursos son limitantes en todos los ambientes, no se produce un cambio en la intensidad de la competencia a lo largo del gradiente de productividad, sino que a medida que el medio es más fértil se produce un desplazamiento de la competencia por los recursos desde la parte subterránea de las plantas (competencia por agua y nutrientes) hacia la componente aérea (competencia por luz, espacio etc). Los trabajos realizados en ambientes áridos y semiáridos, han mostrado que existe un aumento de competencia a medida que aumenta la disponibilidad de agua en el medio, parejo a un incremento de la productividad (Gurevitch 1986, Kadmon 1995), pero hasta la fecha hay pocos estudios encaminados a investigar si se produce este desplazamiento de las distintas componentes de la competencia a lo largo de un gradiente de aridez (Casper *et al.* 1997, pero ver Pugnaire y Luque 2001). Esta ha sido la motivación de los experimentos planteados en el **Capítulo IV** donde los objetivos principales son analizar si existe competencia por los recursos entre clones de una gramínea perenne en un ambiente semiárido de vegetación dispersa y, en segundo lugar, estudiar si existe un cambio en la intensidad de la interacción de las partes aérea y subterránea a lo largo de un gradiente de productividad natural en el SE de la Península Ibérica.

Por otro lado, un factor aún más estresante para las plantas que la escasez general de agua en los ambientes áridos y semiáridos puede ser su distribución variable tanto espacial como temporalmente, y lo impredecible de las precipitaciones tanto inter como intra-anualmente. Esta fluctuación espacial y temporal del agua es uno de los principales fenómenos que gobiernan estas comunidades vegetales (Gunster 1993, Puigdefábregas y Pugnaire 1999) ya que no sólo determina el comportamiento fisiológico de la planta, sino que influye en la disponibilidad de otros recursos y procesos bióticos y abióticos, como la actividad microbiana en el suelo, la descomposición de la hojarasca (Gallardo 2001) y, debido a ello, el nivel de nutrientes disponibles para la planta (Chapin 1991). Por lo tanto, siendo un recurso escaso y fluctuante, se puede postular que la intensidad de la facilitación o competencia entre las plantas en estos medios variará también en función de la disponibilidad de agua. Sin embargo, existen pocos estudios que hayan analizado experimentalmente los cambios en la intensidad de la interacción inducidos por las condiciones climáticas, y menos aún los centrados en la disponibilidad fluctuante de los recursos. Los escasos trabajos que han analizado estos procesos generalmente están enfocados bien a la competencia (Kadmon 1995, Briones *et al.* 1998, Novoplansky y Goldberg 2001), bien a la facilitación (Greenlee y Callaway 1994, Kitzberger *et al.* 2000, Bertness y Ewanchuk 2002), siendo bastante novedosos los trabajos que analizan los cambios en el balance de la interacción en función de gradientes naturales (Pugnaire y Luque 2001, Callaway *et al.* 2002) o, más concretamente, en función de la disponibilidad hídrica (Tielbörger y Kadmon 2000, Ludwig *et al.* 2003). En el último capítulo (**Capítulo V**) se abordará este tema analizando el balance de la interacción entre dos especies arbustivas en un sistema de dunas costeras semiárido a lo largo de tres años, analizando las consecuencias que puede tener esta variabilidad climática en el balance final de las interacciones entre las dos especies y las estrategias fisiológicas particulares de cada especie al enfrentarse al medio abiótico donde existen.



### **Medida de la intensidad de la interacción entre plantas: Comparación entre índices y una nueva propuesta**

#### **Introducción**

La interacción entre especies es un aspecto de gran importancia en la Ecología de comunidades (por ej., Connell 1983, Schoener 1983, Bruno *et al.* 2003) y cuantificar cómo interaccionan las especies un tema importante y debatido. Las interacciones generalmente se analizan en términos de fuerza, que estima la magnitud del efecto de una especie sobre otra. Aunque es un descriptor muy importante de los parámetros de una comunidad (Pimm *et al.* 1991, Lawton 1992, Paine 1992), el término “fuerza” es confuso ya que tiene varias definiciones (por ej., MacArthur 1972, Vandermeer 1972, Yodzis 1989) y se calcula de distintas maneras (por ej., Paine 1992, Menge *et al.* 1994, Wootton 1997, Reynolds 1999). Los intentos de estimar empíricamente la fuerza de la interacción han sido complicados de obtener debido a las diferencias de interpretación sobre su significado (por ej., Grime 1979, Tilman 1988, Paine 1992) y porque detrás de este debate se encuentra el problema de distinguir entre la intensidad y la fuerza de la interacción (Welden y Slauson 1986, Grace 1991).

La mayoría de los intentos empíricos por medir la “fuerza de la interacción” en plantas realmente lo que miden es la “intensidad de la interacción”; es decir, el cambio en la tasa de crecimiento como consecuencia de la presencia de otra especie (Grace 1991, Brooker *et al.* enviado). Pero la “fuerza de la interacción” incluye tanto la intensidad como la “importancia” de la interacción, entendiendo este último concepto como el impacto de una especie sobre otra expresado en función del impacto total generado por el ambiente; sólo recientemente ha habido algunos intentos de cuantificar la “importancia” de la interacción (Corcket *et al.* 2003, Brooker *et al.* enviado).

Sin embargo, es necesario incorporar medidas empíricas robustas sobre la interacción entre especies dentro de los modelos teóricos para desarrollar la Ecología de comunidades. Por eso, el estimar la intensidad de la interacción y evaluar las consecuencias de los patrones resultantes es importante para entender la dinámica de las comunidades vegetales. Una mejora en los métodos para estimar la intensidad de la interacción permitirá esclarecer los vínculos que existen entre los distintos enfoques empíricos y teóricos, y poder así comprobar nuevas hipótesis y generar un entendimiento más consensuado de las relaciones entre las

especies en una comunidad. Existen, además, una serie de teorías controvertidas sobre estos temas que complican aún más la situación. Por ejemplo, en estudios sobre comunidades vegetales, la mayoría de los esfuerzos se han destinado durante años al estudio y análisis de la competencia, pues se le consideraba la interacción más importante en la estructuración de las comunidades (Grace y Tilman 1990), aunque hoy se sabe que la facilitación y otras interacciones difusas o más débiles (McCan *et al.* 1998, Berlow 1999, Callaway y Pennings 2000) también son fuerzas importantes en la estructuración de las comunidades (Callaway *et al.* 2002, Bruno *et al.* 2003).

La confusión que existe alrededor del término “fuerza” hace que exista cierta cautela a la hora de utilizarlo para medir la interacción entre dos organismos. Ya que la interacción no es una fuerza y cuando se mide sólo se obtiene el resultado final neto de la interacción (es decir, incluyendo todos los efectos positivos y negativos que existan) es preferible referirse a la intensidad de la interacción, que es lo que generalmente se mide, y utilizar índices estandarizados para estimar el balance neto de la intensidad de la interacción, a pesar que los índices que expresan proporciones o razones entre dos resultados pueden tener algunas limitaciones severas en el análisis estadístico (Jasiński y Bazzaz 1999, Hedges *et al.* 1999).

En las comunidades vegetales, el resultado de la interacción se mide frecuentemente como la razón o proporción entre variables representativas del estado de las plantas. La más utilizada generalmente es la diferencia entre la biomasa de los individuos a los que se les han eliminado los vecinos experimentalmente y la de los individuos control alrededor de los cuales los vecinos quedan intactos. Sin embargo, tanto la biomasa de la planta como otros tipos de variables comúnmente utilizadas sólo dan información sobre el resultado del balance neto de la interacción, es decir, la suma de todos los factores directos e indirectos, positivos y negativos que influyen en el crecimiento de la planta (Goldberg *et al.* 1999). Existen combinaciones complejas de competencia y facilitación que operan simultáneamente entre plantas (Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997, Holzapfel y Mahall 1999, Pugnaire y Luque 2001), y sus efectos son difíciles de distinguir puesto que lo que vemos o medimos es el efecto combinado de ambos tipos de interacciones que no pueden ser separados en ningún momento.

A lo largo del tiempo se han utilizado diversos índices para calcular el balance neto de la interacción entre plantas (Reynolds 1999). Los más recientes son el índice relativo de competencia (RCI) de Wilson y Keddy (1986) utilizado también para medir competencia difusa (por ej. Paine 1992); la razón de la respuesta logarítmica (lnRR) de Hedges *et al.* (1999); y el índice que mide el efecto relativo de los vecinos (RNE), una modificación del RCI para permitir la medida de la facilitación (Markham y Chanway 1996). Sin embargo,

éstos y otros índices pueden ser confusos e incluso erróneos debido a sus pobres propiedades estadísticas o porque bajo ciertas circunstancias pueden producir artefactos. Así, meta-análisis realizados sobre datos publicados mostraron que algunos de estos índices no detectan la facilitación entre plantas, posiblemente debido a la falta de simetría en su rango de valores, aunque, por otro lado, se ha elogiado las características del índice LnRR (Goldberg *et al.* 1999, Hedges *et al.* 1999) a pesar de que su uso tiene algunas limitaciones teóricas (Osenberg *et al.* 1999).

En este trabajo proponemos un índice con unas propiedades estadísticas y matemáticas que resuelven los problemas encontrados con otros índices; primero analizamos sus propiedades y luego lo comparamos con los índices mencionados previamente, que son los que comúnmente se utilizan en la dinámica de las comunidades vegetales para medir el balance de la interacción entre plantas.

### *Base lógica*

La interacción entre dos plantas –conespecíficas o no– puede implicar diferencias entre los individuos que crecen solos y los que crecen juntos. Por conveniencia, a partir de ahora utilizaré la variable biomasa como ejemplo. La biomasa de los individuos que crecen solos tiene un tamaño máximo determinado por sus genotipos que se ve afectado por el medio ambiente donde viven. En general, la biomasa de una planta será menor si ésta compite con otras plantas y mayor si la presencia de las otras plantas facilita su crecimiento.

Defino el efecto de una planta sobre otra en términos relativos, comparando la masa que potencialmente ha adquirido la planta en ausencia de vecinos ( $B_o$ ) y la masa observada por aquella que ha crecido con otras plantas ( $B_w$ ). En este último caso la biomasa de la planta se puede ver potencialmente afectada por los efectos de la competencia y la facilitación, que da como resultado un aumento en la biomasa debido a la facilitación ( $\Delta B_F$ ) y un decremento causado por la competencia ( $\Delta B_C$ ), representado con la ecuación:

$$B_w = B_o + \Delta B_F - \Delta B_C \quad (1)$$

Ya que no es posible separar los efectos potenciales de la competencia y la facilitación en la biomasa o tamaño final de la planta (Goldberg *et al.* 1999), asigno al incremento o decremento del valor actual observado como  $\Delta B_{FC}$ , con lo que quiero expresar la media de la combinación del incremento y decremento de  $B_o$  causado por la competencia y la facilitación.

El índice relativo de la interacción (RII) que proponemos se puede expresar como

$$RII = \frac{\Delta B_F + (-\Delta B_C)}{(\Delta B_F + B_O) + ((-\Delta B_C) + B_O)} = \frac{\Delta B_{FC}}{\Delta B_{FC} + 2B_O} \quad (2)$$

o, lo que es lo mismo

$$RII = \frac{B_W - B_O}{B_W + B_O} \quad (3)$$

donde  $B_W$  es la masa actual de la planta en estudio y  $B_O$  la masa de la planta cuando crece sola (ambos valores varían entre 0 e infinito).

Los experimentos sobre interacciones generalmente comparan la masa de los individuos aislados a los que se ha eliminado los vecinos con una planta control que mantiene intactos los vecinos. En nuestra ecuación,  $B_O$  será la masa de los individuos aislados y  $B_W$  la masa de las plantas con vecinos.

Por simplicidad, en este capítulo  $B_O$  y  $B_W$  son los valores medios de cada tratamiento y así se utilizarán en los cálculos matemáticos y numéricos, asumiendo, por tanto, que el diseño experimental no ha sido pareado

### *Propiedades estadísticas*

#### 1) Límites del índice

a) Si la competencia predomina,  $0 < B_W < B_O < \infty$ ,  $\Delta B_{FC} < 0$

Si la competencia es tan intensa que provoca la exclusión del individuo,  $B_W = 0$  y  $\Delta B_{FC} = -B_O$  entonces

$$RII = \frac{\Delta B_{FC}}{\Delta B_{FC} + 2B_O} = \frac{-B_O}{B_O} = -1 \text{ ,, que es el límite inferior de RII.}$$

b) Si la interacción es neutra, porque no se aprecie ningún efecto entre las dos plantas que interactúan,  $B_w = B_o$ ,  $\Delta B_{FC} = 0$

$$R_{II} = \frac{\Delta B_{FC}}{\Delta B_{FC} + 2B_o} = \frac{0}{0 + 2B_o} = 0 \text{ ,, que es el punto de equilibrio.}$$

c) Cuando la facilitación predomina,  $0 < B_o < B_w < \infty$  ,,  $\Delta B_{FC} > 0$ ; si la facilitación alcanza el máximo en intensidad, entonces  $\Delta B_{FC} \rightarrow \infty$  y

$$R_{II} = \lim_{\Delta B_{FC} \rightarrow \infty} R_{II} = \lim_{\Delta B_{FC} \rightarrow \infty} \frac{\Delta B_{FC}}{\Delta B_{FC} + 2B_o} = \text{Indet } \frac{\infty}{\infty} = \lim_{\Delta B_{FC} \rightarrow \infty} \frac{d(\Delta B_{FC})/d(\Delta B_{FC})}{d(\Delta B_{FC} + 2B_o)/d(\Delta B_{FC})} = \frac{1}{1} = 1$$

La resolución de la indeterminación  $\left(\frac{\infty}{\infty}\right)$  se hace por la regla de L'Hôpital obteniendo 1 como el límite superior de RII.

Por tanto, RII tiene un rango finito de valores comprendidos entre  $-1$  y  $+1$  y centrado en  $0$ . Desde  $-1$  hasta  $0$  RII indica un predominio de la competencia y desde  $0$  hasta  $+1$  indica el predominio de la facilitación.

## 2) Simetría

La interacción puede expresarse como una proporción de la biomasa máxima conseguida en ausencia de otras plantas,  $B_w = n \cdot B_o$ . Denomino  $n$  como el factor de interacción, cuyo rango va de  $0$  a  $+\infty$  (tiene que ser positivo ya que la biomasa no puede ser negativa). Cuando  $n < 1$ , la competencia predomina y cuando  $n > 1$  (hasta  $+\infty$ ) hay facilitación.

Para hacerlo más claro utilizaré  $n_F$  en vez de  $n$  cuando  $n$  es  $> 1$ , es decir, cuando hay facilitación ( $B_w = n \cdot B_o = n_F B_o$ ). Por el contrario, cuando hay competencia  $n < 1$ , y utilizo  $n_C$ , donde  $1/n = n_C$ , por lo que  $B_w = n B_o \Rightarrow B_w = \frac{1}{n_C} B_o \Rightarrow n_C B_w = B_o$ . Ambos factores tienen un rango entre  $1$  y  $+\infty$ .

RII es simétrico, porque en el caso de facilitación

$$R_{II} = \frac{n_F B_o - B_o}{n_F B_o + B_o} = \frac{n_F - 1}{n_F + 1} \text{ ,, } \forall n_F \geq 1 \quad (5)$$

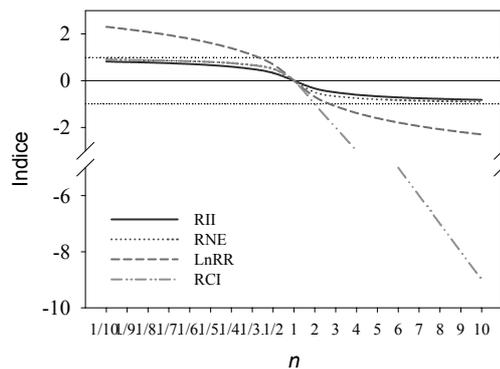
y en el caso de competencia

$$R_{II} = \frac{B_w - n_c B_w}{B_w + n_c B_w} = \frac{1 - n_c}{1 + n_c} = -\left(\frac{n_c - 1}{n_c + 1}\right), \forall n_c \geq 1 \quad (6)$$

Por tanto, RII da como resultado medidas comparables entre la intensidad de la facilitación y de la competencia.

*Análisis comparativo*

He analizado los límites y simetría de RCI, RNE y LnRR en comparación con RII. Está resumido en la Tabla 1 y representado gráficamente en la Figura 1. RNE es el único que tiene límite superior e inferior ( $-1 \leq RNE \leq 1$ ) y las ecuaciones para la facilitación y la competencia son simétricas y equilibradas alrededor de cero (Tabla 1, Figura 1). LnRR no tiene límite superior ni inferior ( $-\infty \leq LnRR \leq +\infty$ ) pero las ecuaciones para facilitación y competencia son simétricas y ambas equilibradas alrededor de cero (Tabla 1, Figura 1). RCI es el índice con los mayores problemas estadísticos, ya que no tiene límite inferior ( $-\infty \leq RCI \leq +1$ ) y las ecuaciones para la facilitación y la competencia ni son simétricas ni equilibradas alrededor de cero. Por estas razones las partes de la curva (o resultados de la ecuación) que corresponden a la facilitación y la competencia no son comparables (Tabla 1, Figura 1).



**Figura 1.** Representación gráfica de la simetría y límites de los índices (líneas punteadas horizontales), para un conjunto de valores del factor de interacción n. Para facilitar la comparación, se ha cambiado el signo de RII (negativo para facilitación y positivo para competencia).

$$\forall 0 < B_o < +\infty \text{ y } 0 \leq B_w < +\infty$$

	Relative Competition Index	Relative Neighbor Effect	Log Response Ratio
	$RCI = \frac{B_o - B_w}{B_o}$	$RNE = \frac{B_o - B_w}{\max(B_o, B_w)}$	$\ln RR = \ln \left( \frac{B_o}{B_w} \right)$
Límites	RCI	RNE	LnRR
Competencia (cuando $0 \leq B_w < B_o < +\infty$ ) (Límite cuando $B_w \rightarrow 0$ , i.e exclusión)	+1	+1	$\ln RR \rightarrow +\infty$
Neutra (cuando $B_w = B_o$ )	0	0	0
Facilitación (cuando $0 \leq B_o < B_w < +\infty$ ) (Límite cuando $B_w \rightarrow +\infty$ )	$RCI \rightarrow -\infty$	-1	$\ln RR \rightarrow -\infty$
Simetría			
Facilitación ( $\forall n_F \geq 1$ )	$\frac{B_o - n_F B_o}{B_o} = \boxed{1 - n_F}$	$\frac{B_o - n_F B_o}{n_F B_o} = \boxed{\frac{1 - n_F}{n_F}}$	$\ln \left( \frac{B_o}{n_F B_o} \right) = \boxed{-\ln(n_F)}$
Competencia ( $\forall n_C \geq 1$ )	$\frac{n_C B_w - B_w}{n_C B_w} = \boxed{\frac{n_C - 1}{n_C}}$	$\frac{n_C B_w - B_w}{n_C B_w} = \boxed{-\left( \frac{n_C - 1}{n_C} \right)}$	$\ln \left( \frac{n_C B_w}{B_w} \right) = \boxed{\ln(n_C)}$

**Tabla 1.** Propiedades estadísticas de RCI, RNE y LnRR

### Análisis de sensibilidad

La sensibilidad es el impacto que tiene un pequeño cambio en el valor del factor de interacción ( $n$ ) en el valor real del índice; es decir, es una medida indirecta de la respuesta de un índice a los pequeños cambios en la intensidad de la interacción. Es también una medida de la dispersión de los datos de la muestra, ya que cuanto más sensible sea un índice a los cambios en  $n$ , mayor será el rango de valores posibles y más dispersos estarán los resultados. Esta característica tiene una importancia considerable cuando la intensidad de la interacción entre plantas es débil: un índice no equilibrado y muy sensible puede dar resultados erróneos, mostrando competencia cuando el balance neto es de facilitación y viceversa.

He comparado la sensibilidad de los cuatro índices normalizando las ecuaciones de la Tabla 2 (para más detalles ver el Apéndice de este capítulo). La expresión gráfica de la sensibilidad de un índice muestra su simetría alrededor de 1, o la falta de ella (Figura 2). El

análisis de sensibilidad muestra que cuando  $n$  tiende a uno (interacción neutra) RCI tiene una discontinuidad debido a su falta de simetría. Para  $n \rightarrow 1^-$  (es decir, valores de  $n$  cercanos a 1 pero menores que 1) la sensibilidad de RCI tiene un límite de 2, mientras que para  $n \rightarrow 1^+$  (i.e., ligeramente superiores a 1) el límite es 1 (Figura 2). Esta falta de simetría da lugar a que se produzca una dispersión en los valores de RCI dos veces superior cuando  $B_o \geq \approx B_w$  que cuando  $B_o \leq \approx B_w$  (Figura 2A), pero debido a su asimetría, los valores pueden estar sesgados hacia la facilitación cuando la intensidad de la interacción es débil. Por otro lado, RII, LnRR y RNE muestran la misma sensibilidad en cada una de las partes ( $n \rightarrow 1^-$  y  $n \rightarrow 1^+$ ) y, por tanto, no producirán ningún sesgo en el resultado cuando la intensidad de la interacción sea débil. De todas formas, para valores de  $n$  tendiendo a 1 ( $n \rightarrow 1^-$  o  $n \rightarrow 1^+$ ), RNE es el índice más sensible; o lo que es lo mismo, el que tiene mayor probabilidad de reflejar pequeños cambios en su resultado cuando  $n$  esta cerca de 1 (Figura 2A).

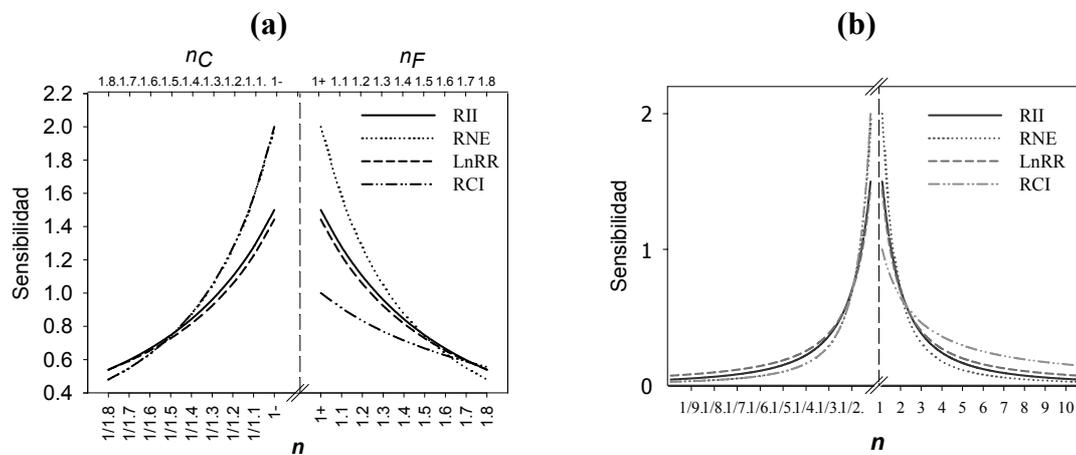
si $n_F = n$ y $n_C = \frac{1}{n}$ ,, $\forall n_F \geq 1, n_C \geq 1, n \geq 0$	
<b>RCI</b>	<b>RNE</b>
<b>Facilitación</b> $RCI = 1 - n_F = \boxed{\boxed{1 - n}}$	<b>Facilitación</b> $RNE = \frac{1 - n_F}{n_F} = \boxed{\boxed{\frac{1 - n}{n}}}$
<b>Competencia</b> $RCI = \frac{n_C - 1}{n_C} = \boxed{\boxed{1 - n}}$	<b>Competencia</b> $RNE = -\left(\frac{1 - n_C}{n_C}\right) = \boxed{\boxed{1 - n}}$
<b>LnRR</b>	<b>RII</b>
<b>Facilitación</b> $LnRR = -\ln(n_F) = \boxed{\boxed{-\ln(n)}}$	<b>Facilitación</b> $RII = \frac{n_F - 1}{n_F + 1} = \boxed{\boxed{\frac{n - 1}{n + 1}}}$
<b>Competencia</b> $LnRR = \ln(n_C) = \ln\left(\frac{1}{n}\right) = \boxed{\boxed{-\ln(n)}}$	<b>Competencia</b> $RII = -\left(\frac{n_C - 1}{n_C + 1}\right) = -\left(\frac{\frac{1}{n} - 1}{\frac{1}{n} + 1}\right) = \boxed{\boxed{\frac{n - 1}{n + 1}}}$

**Tabla 2.** Ecuaciones de los índices en función del factor de interacción  $n$ .

Hay dos puntos donde todas las funciones de sensibilidad de estos cuatro índices coinciden (Figura 2). Ello ocurre cuando  $n_F = n_C = 1.67 \pm 0.06$ ; es decir, para valores de  $n =$

$0.6 \pm 0.02$  y  $1.67 \pm 0.06$  (pero ver el Apéndice para conocer cómo calcular el rango exacto de estos valores de  $n$ ). Dentro de este rango, las funciones de sensibilidad revelan las mayores diferencias entre los índices. RNE es el índice más sensible en este rango (tanto para competencia como facilitación, Figura 2A), aunque RCI es igualmente sensible pero sólo para competencia (tiene la misma ecuación que RNE para competencia, Tablas 2 y 3). Por tanto, RNE mostrará la mayor variabilidad en este rango de valores de  $n$ , y RCI la menor variabilidad para la facilitación, mientras que LnRR y RII mostrarán poca variabilidad para la competencia (Figura 2B). Más allá de este rango ( $n_F = n_C = 1.67 \pm 0.06$ ) y en la region de la facilitación RNE, LnRR y RII tiene aproximadamente la misma sensibilidad (Figura 2B). En el caso de la competencia, los cuatro índices se comportan más o menos igual, aunque RNE y RCI son los menos sensibles (Figura 2B).

Las ecuaciones de RII y RCI tienen además una serie de propiedades matemáticas y estadísticas gracias a las cuales se pueden transformar en una función sigmoide que puede ser utilizada en modelos logísticos en el caso que no se puedan utilizar otros estadísticos. Sin embargo, la prueba de ello está muy alejada del propósito de este capítulo por lo que no se desarrollará.



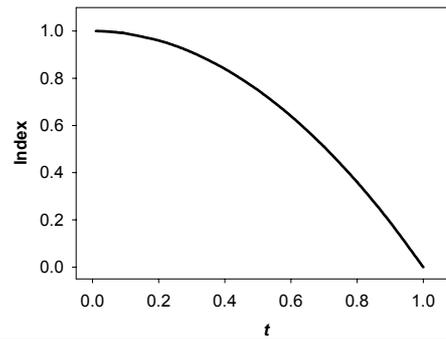
**Figura 2.** Análisis de sensibilidad en función del factor de interacción  $n$ ; (a) detalle para  $0.56 < n < 1.8$ ; (b) general.

Si

$$\text{indice}(t) = 1 - t^2$$

y

$$B_w = nB_o$$



<p>RCI</p> $\frac{(B_o(t) - n(t)B_o(t))}{B_o(t)} = 1 - n(t) \Rightarrow n(t) = t^2$	<p>LnRR</p> $\ln\left(\frac{B_o(t)}{n(t)B_o(t)}\right) = \ln\left(\frac{1}{n(t)}\right) \Rightarrow n(t) = \frac{1}{e^{(1-t^2)}}$
<p>RII</p> $\frac{(n(t)B_o(t) - B_o(t))}{(n(t)B_o(t) + B_o(t))} = \frac{(n(t) - 1)}{(n(t) + 1)} \Rightarrow n(t) = \frac{2 - t^2}{t^2}$	
<p>RNE</p> $\frac{(n(t)B_o(t) - B_o(t))}{\max(B_o(t); n(t)B_o(t))} = (?)$ <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center; margin-top: 10px;"> <div style="text-align: center;"> <math>\frac{1 - n(t)}{n(t)} \Rightarrow n(t) = \frac{1}{2 - t^2}</math> </div> <div style="font-size: 2em;">↗</div> </div> <div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center; margin-top: 10px;"> <div style="text-align: center;"> <math>1 - n(t) \Rightarrow n(t) = t^2</math> </div> <div style="font-size: 2em;">↘</div> </div>	

**Figura 3.** Ejemplo de un modelo donde los índices son una función de una variable  $t$ . Cálculo del factor de la interacción  $n$  como una función de la variable  $t$ . RNE no puede ser calculado (tiene dos soluciones)

*Operaciones matemáticas y el uso de los índices en los modelos*

En la última década se ha resaltado la importancia de medir la intensidad de la interacción en el campo, sobre todo para comprobar y analizar los modelos teóricos que predicen cómo va a variar la intensidad de la competencia a lo largo de gradientes ambientales (por ej. Grime 1979, Tilman 1988); o hasta qué punto depende de la severidad ambiental el balance neto de las interacciones positivas y negativas entre plantas (Bertness y Callaway 1994, Brooker y Callaghan 1998). En este contexto, de cualquier índice que tenga una relación con un factor ambiental  $t$  (como en la Figura 3), siempre se puede obtener el factor  $n$  y predecir cuánto variará el tamaño de las plantas en función de el factor ambiental  $t$ . La Figura 3 muestra

(utilizando las ecuaciones de la Tabla 2) que todos los índices exceptuando RNE tienen una sola solución independientemente del tipo o signo de la interacción. Por lo tanto, no podemos predecir los cambios en el tamaño o estado de las plantas utilizando el índice RNE, por lo que debe utilizarse con precaución al modelizar y no es adecuado para medir interacciones multiespecíficas que deben de ser resueltas con derivadas parciales.

#### *Casos particulares: exclusión y simbiosis*

Existen casos particulares donde el valor de las variables que miden el estado de las plantas es cero. Por ejemplo, Hedges *et al.* (1999) examinaron una colección de datos de campo sobre los efectos de la competencia y encontraron que 9 de los 77 experimentos examinados tenían como resultado una biomasa de las plantas control ( $B_w$ ) igual a cero; es decir, se había producido una exclusión competitiva. Para estos casos particulares no es posible calcular el índice de la razón de la respuesta logarítmica (LnRR) ya que  $B_w = 0$  en el denominador, mientras que RCI, RNE y RII sí pueden calcularse. El caso contrario ( $B_o = 0$ ), cuando las plantas sin vecinos mueren durante el experimento, denota un tipo de interacción cercana a la simbiosis. En este caso es RCI el que no puede calcular ya que tiene a  $B_o$  como único término en el denominador.

Por tanto RNE y RII sí pueden ser calculados sea cual sea el tipo de interacción, mientras que RCI y LnRR pueden producir resultados sesgados en los distintos experimentos o si se pretende utilizar las técnicas de meta-análisis, ya que requieren que se elimine del conjunto de datos aquellos casos donde haya existido una intensidad de la interacción muy alta (i.e. exclusión competitiva o simbiosis).

#### *LnRR versus RII*

A lo largo de este análisis comparativo hemos observado que RII y LnRR tienen una sensibilidad similar al error muestral y que tienen unas propiedades matemáticas similares pero con signo opuesto y con diferencias en los límites. La razón de estas similitudes es que LnRR es una función derivada de RII (ecuación 7)

si  $B_w = nB_o$  entonces

$$LnRR = \ln\left(\frac{B_o}{nB_o}\right) = -\ln(n) \text{ y}$$

$$RII = \frac{(nB_o - B_o)}{(nB_o + B_o)} = \frac{(n-1)}{(n+1)}$$

$$Ln(n) = 2 \left\{ \left(\frac{n-1}{n+1}\right) + \frac{1}{3}\left(\frac{n-1}{n+1}\right)^3 + \frac{1}{5}\left(\frac{n-1}{n+1}\right)^5 + \dots \right\} \text{ (aplicando las series de Taylor para logaritmos neperianos) (7)}$$

Cuando el factor de interacción ( $n$ ) es menor que 2, los valores después del segundo término del polinomio tienden a cero. En estos casos, los valores de LnRR aproximadamente duplican a los de RII, pero con signo opuesto ya que  $LnRR = -\ln(n)$ . Para valores de  $n$  mayores a 2, LnRR se diferencia de RII y sus valores se distancian creciendo hasta el infinito (Figura 1). Por tanto, para cualquier propósito matemático o estadístico LnRR es similar a RII pero el primero tiene una complejidad funcional poco práctica respecto a RII, por lo que este último es preferible.

Propiedad	Índice			
	RII	LnRR	RNE	RCI
Definición basada en conceptos matemáticos y ecológicos	+	+	-	-
Simetría y valores balanceados alrededor de cero	+	+	+	-
Efectos comparables	+	+	+	-
Límites	+	-	+	-
Sensibilidad, propiedades	+	+	-	-
Modelización y operaciones matemáticas	+	+	-	+
Casos particulares; $B_o$ o $B_w = 0$	+	-	+	-

**Tabla 3.** Resumen de las propiedades de los cuatro índices analizados

### Conclusiones

Las propiedades analizadas en este capítulo señalan a RII como el índice más adecuado para el análisis de las interacciones entre plantas (Tabla 3). Este índice tiene unos límites definidos [-1, +1]; es simétrico alrededor de cero, con valores absolutos idénticos para competencia y para facilitación y no tiene discontinuidades en su rango de valores, por lo que es un índice seguro para utilizarlo en operaciones matemáticas y análisis estadísticos. Puede ser aplicado a cualquier tipo de interacción (desde la exclusión competitiva hasta la simbiosis) y en el rango

entre  $0.6 \leq n \leq 1.6$  es el índice con menor variabilidad, similar a LnRR. Como RII es fácil de obtener y aplicar y utiliza operadores aritméticos muy básicos, puede servir de base para medir interacciones multiespecíficas a nivel de las comunidades vegetales. LnRR y RNE muestran también unas buenas propiedades pero con algunos defectos. LnRR es similar a RII ya que es una función polinómica de RII (ecuación 7), pero su complejidad matemática poco práctica no tiene ninguna ventaja frente a RII. Además no puede calcularse cuando se produce exclusión competitiva y no tiene límites. RNE falla en el caso que se quieran realizar ciertas operaciones matemáticas ya que tiene dos ecuaciones y soluciones distintas, uno para la facilitación y otro para la competencia, por lo que RNE no puede ser recalculado para medir interacciones multiespecíficas. En el rango entre  $0.6 \leq n \leq 1.6$ , RNE muestra mayor variabilidad que RII y LnRR, aunque para interacciones más intensas es el índice con menor variabilidad. RCI es el que tiene mayores problemas estadísticos y conceptuales. No es simétrico ni equilibrado alrededor de cero; los valores resultantes y efectos de la facilitación y la competencia no son comparables, y cuando la intensidad de la interacción es débil, los resultados pueden estar sesgados hacia la facilitación debido a su falta de simetría. Además no tiene límite inferior y no puede ser calculado en aquellos casos donde existe simbiosis.

## ANEXO

### CÁLCULO DE LA SENSIBILIDAD

La sensibilidad se define como la respuesta normalizada de un índice a los pequeños cambios en las variables independientes. Cuando existe una baja dispersión de los datos es deseable que el índice sea altamente sensible; en el caso contrario, cuando los datos son dispersos no es recomendable que el índice tenga una alta sensibilidad.

Para poder comparar la sensibilidad de varios índices con rangos de valores distintos, es necesario normalizar los resultados posibles en cada uno alrededor de un punto pivotante

Los cuatro índices pueden expresarse como en la Tabla 2:

$$RII = \frac{1-n}{1+n}$$

$$RCI = 1-n$$

$$RNE = \frac{1-n}{n}, 1 \leq n < \infty$$

$$RNE = 1-n, 0 \leq n < 1$$

$$LnRR = -\ln(n)$$

La normalización de estos índices alrededor de un pivote “a” se consigue de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}
 RII_n(n, a) &= \frac{RII(n)}{RII(a)} \therefore \lim_{x \rightarrow a} RII_n(n, a) = 1 & RII_n(n, a) &= \frac{n-1}{n+1} \cdot \frac{a+1}{a-1} \\
 RCI_n(n, a) &= \frac{RCI(n)}{RCI(a)} \therefore \lim_{x \rightarrow a} RCI_n(n, a) = 1 & RCI_n(n, a) &= \frac{1-n}{1-a} \\
 RNE_n(n, a) &= \frac{RNE(n)}{RNE(a)} \therefore \lim_{x \rightarrow a} RNE_n(n, a) = 1 & RNE_n(n, a) &= \frac{1-n}{1-a},, 0 \leq n < 1 \\
 & & RNE_n(n, a) &= \frac{1-n}{n} \cdot \frac{a}{1-a},, 1 \leq n : \\
 LnRR_n(n, a) &= \frac{LnRR(n)}{LnRR(a)} \therefore \lim_{x \rightarrow a} LnRR_n(n, a) = & LnRR_n(n, a) &= \frac{\ln(n)}{\ln(a)}
 \end{aligned}$$

Estas ecuaciones se pueden expresar en función de  $n_F$  y  $n_C$  :

$$\begin{aligned}
 RII_n(n_F, a_F) &= \frac{n_F - 1}{n_F + 1} \cdot \frac{a_F + 1}{a_F - 1},, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty \\
 RCI_n(n_F, a_F) &= \frac{1 - n_F}{1 - a_F},, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty \\
 RNE_n(n_F, a_F) &= \frac{1 - n_F}{n_F} \cdot \frac{a_F}{1 - a_F},, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty \\
 LnRR_n(n_F, a_F) &= \frac{\ln(n_F)}{\ln(a_F)},, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty \\
 \\ 
 RII_n(n_C, a_C) &= \frac{n_C - 1}{n_C + 1} \cdot \frac{a_C + 1}{a_C - 1},, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty \\
 RCI_n(n_C, a_C) &= \frac{1 - n_C}{n_C} \cdot \frac{a_C}{1 - a_C},, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty \\
 RNE_n(n_C, a_C) &= \frac{1 - n_C}{n_C} \cdot \frac{a_C}{1 - a_C},, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty
 \end{aligned}$$

$$LnRR_n(n_C, a_C) = \frac{\ln(n_C)}{\ln(a_C)}, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty$$

La sensibilidad se calcula examinando la variación del índice cuando “ $n$ ” cambia:

$$RII_s(n_F, a_F) = \frac{\partial RII_n(n_F, a_F)}{\partial n_F} = \frac{2}{(n_F + 1)^2} \cdot \frac{a_F + 1}{a_F - 1}, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty$$

$$RCI_s(n_F, a_F) = \frac{\partial RCI_n(n_F, a_F)}{\partial n_F} = \frac{-1}{1 - a_F}, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty$$

$$RNE_s(n_F, a_F) = \frac{\partial RNE_n(n_F, a_F)}{\partial n_F} = \frac{-1}{n_F^2} \cdot \frac{a_F}{1 - a_F}, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty$$

$$LnRR_s(n_F, a_F) = \frac{\partial LnRR_n(n_F, a_F)}{\partial n_F} = \frac{1}{n_F \ln(a_F)}, 1 \leq n_F \leq a_F < \infty$$

$$RII_s(n_C, a_C) = \frac{\partial RII_n(n_C, a_C)}{\partial n_C} = \frac{2}{(n_C + 1)^2} \cdot \frac{a_C + 1}{a_C - 1}, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty$$

$$RCI_s(n_C, a_C) = \frac{\partial RCI_n(n_C, a_C)}{\partial n_C} = \frac{-1}{n_C^2} \cdot \frac{a_C}{1 - a_C}, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty$$

$$RNE_s(n_C, a_C) = \frac{\partial RNE_n(n_C, a_C)}{\partial n_C} = \frac{-1}{n_C^2} \cdot \frac{a_C}{1 - a_C}, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty$$

$$LnRR_s(n_C, a_C) = \frac{\partial LnRR_n(n_C, a_C)}{\partial n_C} = \frac{1}{n_C \ln(a_C)}, 1 \leq n_C \leq a_C < \infty$$

Para calcular la sensibilidad de un índice a lo largo del rango completo de valores,  $n$  se define como un valor arbitrario cerca del pivote que conserva la proporcionalidad entre los índices (normalización). En este caso,  $n$  se define como  $n = a - 1$ . Un cambio en esta relación sólo implica un cambio de escala.

$$RII_s(n_F) = \frac{2(n_F + 2)}{n_F(n_F + 1)^2}, 1 \leq n_F < \infty$$

$$RII_s(n) = \frac{2(n + 2)}{n(n + 1)^2}, 1 \leq n < \infty$$

$$RCI_s(n_F) = \frac{1}{n_F}, 1 \leq n_F < \infty$$

$$RCI_s(n) = \frac{1}{n}, 1 \leq n < \infty$$

$$RNE_s(n_F) = \frac{n_F + 1}{n_F^3}, 1 \leq n_F < \infty$$

$$RNE_s(n) = \frac{n + 1}{n^3}, 1 \leq n < \infty$$

$$LnRR_s(n_F) = \frac{1}{n_F \ln(n_F + 1)}, 1 \leq n_F < \infty$$

$$LnRR_s(n) = \frac{1}{n \ln(n + 1)}, 1 \leq n < \infty$$

$$RII_s(n_C) = \frac{2(n_C + 2)}{n_C(n_C + 1)^2}, 1 \leq n_C < \infty$$

$$RII_s(n) = \frac{2n^2(1 + 2n)}{(1 + n)^2}, 0 \leq n < 1$$

$$RCI_s(n_C) = \frac{n_C + 1}{n_C^3}, 1 \leq n_C < \infty$$

$$RCI_s(n) = (n + 1)n^2, 0 \leq n < 1$$

$$RNE_s(n_C) = \frac{n_C + 1}{n_C^3}, 1 \leq n_C < \infty$$

$$RNE_s(n) = (n + 1)n^2, 0 \leq n < 1$$

$$LnRR_s(n_C) = \frac{1}{n_C \ln(n_C + 1)}, 1 \leq n_C < \infty$$

$$LnRR_s(n) = \frac{n}{\ln(n + 1) - \ln(n)}, 0 \leq n < 1$$

# Capacidad competitiva y variabilidad en la interacción entre plantas mediterráneas

### Introducción

Uno de los temas capitales en Ecología se centra en examinar hasta qué punto la competencia entre individuos de la misma o de distintas especies determina el éxito de una especie en una comunidad (Connell 1983, Fowler 1986). Es sabido que la competencia intraespecífica es siempre intensa, porque los individuos de la misma especie tienen exactamente los mismos requerimientos y similar morfología, y que es dependiente de la densidad (Roughgarden 1979, Tilman 1982, Firbank y Watkinson 1990). Por el contrario, los individuos de distintas especies pueden diferir en estructura y morfología o tener distintos requerimientos, por lo que la competencia interespecífica puede ser de intensa a muy débil o no existir (Fowler 1986, Goldberg y Barton 1992, Gurevitch *et al.* 1992). La importancia de estos dos tipos de competencia para la estructura y dinámica de las comunidades vegetales es un aspecto muy disputado, sobre todo en relación con los gradientes ambientales (Grime 1973, 1979, Keddy 1989, Tilman 1988, ver revisiones de Goldberg *et al.* 1999, Cahill 1999, 2002). Sin embargo, la competencia no es el único tipo de interacción que puede producirse entre plantas, ya que en los últimos años se ha documentado ampliamente la importancia que la facilitación tiene en la organización y dinámica de las comunidades vegetales (Bertness y Callaway 1994, Bruno *et al.* 2003).

Tanto competencia como facilitación se dan simultáneamente en la naturaleza ya que, a la vez que compiten por los recursos, las plantas pueden ser beneficiosas para sus vecinas, proporcionando protección frente a herbívoros, mejores condiciones ambientales, mayor disponibilidad de agua y nutrientes, etc. (Callaway 1995, Callaway y Pugnaire 1999, Choler *et al.* 2001, Callaway *et al.* 2002). El resultado de la interacción de una especie con otra dependerá de la importancia relativa que tienen los efectos positivos y negativos que ejercen entre sí, pudiendo ofrecer un balance positivo o negativo para cada una de las especies que interactúan.

Al analizar las interacciones entre plantas se distingue tradicionalmente entre los efectos por encima del suelo, relacionados con la adquisición de energía, y por debajo del suelo, relacionados con la adquisición de nutrientes y agua (Tilman 1990). Aunque no son

independientes (Cahill 1999, 2002), se ha propuesto que la competencia subterránea es más importante cuando los recursos son limitantes, mientras que la competencia aérea adquirirá más importancia cuando los recursos sean menos limitantes y la productividad mayor (Tilman 1990). Alternativamente, se espera que las interacciones positivas aumenten bajo condiciones de estrés o intensa herbivoría (Bertnes y Callaway 1994) y que disminuyan rápidamente con la productividad (Pugnaire y Luque 2001).

Las interacciones a nivel de raíz son, pues, muy importantes en ambientes de baja productividad. Se ha comprobado que las raíces exploran el mayor volumen de suelo posible (Jackson *et al.* 1999), desarrollándose profusamente en los puntos local o temporalmente más fértiles (Crick y Grime 1987, Caldwell *et al.* 1991, Bilbrough y Caldwell 1997, Huber-Sannwald *et al.* 1998) y evitándose unas a otras (Mahall y Callaway 1991, 1992). Las raíces pueden favorecer el crecimiento de organismos de vida libre y simbioses que fijan N mediante la producción de exudados (Paul y Clark 1996, Hamilton y Frank 2001), compartir recursos con individuos de la misma o distintas especies a través de redes de micorrizas (Jarstow y Miller 1993, Reynolds *et al.* 2003) o interferir en el crecimiento de otras raíces (Mahall y Callaway 1991, Van Auken y Bush 1997, Ridenour y Callaway 2001).

Para evaluar el tipo de interacción que se produce al coexistir estrechamente dos individuos de la misma o de distintas especies en un espacio reducido pero con suministro de recursos suficiente, hemos llevado a cabo un experimento en vivero en el que pretendemos analizar la importancia de la interacción entre raíces, aunque no hemos evitado cierta interacción en la parte aérea. Para este experimento se seleccionaron especies de ambientes semiáridos mediterráneos, haciendo combinaciones dos a dos entre especies que coexisten naturalmente en una misma comunidad vegetal.

Las hipótesis de trabajo fueron:

1. La interacción entre raíces de la misma o de distintas especies influirá de forma importante en el crecimiento de las plantas vecinas.
2. Debe existir una gradación en la intensidad del efecto que una especie ejerce sobre otra, dependiendo de cual sea la acompañante.
3. El resultado de la interacción afectará significativamente a la asignación de recursos entre la parte aérea y subterránea de la planta.

Para ello, hicimos crecer pares de plantas en estrecho contacto, usando dos individuos de la misma especie como control de la interacción e individuos aislados como control de los efectos dependientes de la densidad.

## Métodos

### *Diseño experimental, tipo y procedencia de las plantas*

En julio de 1998 se seleccionaron plantas de 12 especies típicas de comunidades vegetales mediterráneas, incluyendo los ambientes semiáridos (Tabla 1A). Las plantas se desarrollaron en el vivero de plantas autóctonas de la Junta de Andalucía ubicado en Rodalquilar (Almería). Procedían de semilla y tenían una edad de 2-3 años, desarrollándose cada individuo en un alveolo individual. Los sustratos y tamaño de alveolo fueron seleccionados en función de los requerimientos de cada especie.

Las plantas se extrajeron del sustrato en el que habían crecido y se transplantaron en alveolos de 300 cm<sup>3</sup> llenos con turba de sphagnum saturada de agua y rica en nutrientes. Cuando una de las plantas era retama o alcornoque, que tienen raíces demasiado largas para los alveolos, se transplantaron en bolsas forestales de plástico con un volumen de 1.7 litros y 30 cm de altura. En el caso de que la planta estuviera sola en el alveolo (plantas control) ésta se colocó en el centro de mismo. Si en el alveolo iban a crecer un par de plantas, se procuró que existiera el máximo contacto entre las raíces de las dos plantas, colocándolas en el centro del alveolo. Para todas las especies, exceptuando genista, se creó un grupo control. En el caso de genista, sin embargo, sólo se estudió su efecto sobre otras especies y no el efecto que ejercieron otras especies sobre ella. Excepto en genista y acebuche, se plantaron pares de la misma especie para estudiar la interacción intraespecífica. En la selección de pares de especies (Tabla 1B), limitada por la disponibilidad de plantas en el vivero, se siguió el criterio de que coexistieran naturalmente en la misma comunidad vegetal. El número inicial de réplicas fue de 15. Sin embargo, algunas plantas murieron a lo largo del experimento. Como no se pudo determinar si la causa de la muerte fue debida a las manipulaciones realizadas en el transplante, al sustrato o, en el caso de las plantas que vivían en parejas, a los efectos de la interacción, se optó por eliminar del análisis todos los casos donde una de las plantas hubiera muerto. El diseño experimental, por lo tanto, no está equilibrado, ya que el número de réplicas en cada grupo fue variable (Tabla 1B).

(A)

Especie	Nombre común	Símbolo	N plantas
<i>Anthyllis cytisoides</i>	Albaida	Ac	25
<i>Limonium insigne</i>	Limonium	Li	56
<i>Lygeum spartum</i>	Albardín	Ls	71
<i>Nerium oleander</i>	Adelfa	No	57
<i>Olea europaea</i>	Acebuche	Oe	37
<i>Pinus halepensis</i>	Pino carrasco	Ph	67
<i>Quercus coccifera</i>	Coscoja	Qc	54
<i>Quercus suber</i>	Alcornoque	Qs	31
<i>Retama sphaerocarpa</i>	Retama	Rs	38
<i>Stipa tenacissima</i>	Esparto	St	78
<i>Tamarix sp</i>	Taray	Tx	55
<i>Genista spartioides</i>	Genista	Gs	17

(B)

Interacción	N sp ppal	Unidades exper.
<b><i>A. cytisoides</i></b>	<b>6</b>	<b>6</b>
Ac-Ac	4	4
Ac-Gs	4	4
Ac-Rs	8	8
Ac-St	3	3
<b><i>L. insigne</i></b>	<b>14</b>	<b>14</b>
Li-Li	11	11
Li-Ls	13	13
Li-St	7	7
<b><i>L. spartum</i></b>	<b>15</b>	<b>15</b>
Ls-Ls	15	15
Ls-Li	13	
Ls-St	13	13
<b><i>N. oleander</i></b>	<b>15</b>	<b>15</b>
No-No	14	14
No-Tx	14	14
<b><i>P. halepensis</i></b>	<b>12</b>	<b>12</b>
Ph-Ph	13	13
Ph-Oe	13	13
Ph-Qc	6	6
Ph-St	10	10
<b><i>Q. coccifera</i></b>	<b>14</b>	<b>14</b>
Qc-Qc	11	11
Qc-Oe	7	7
Qc-Ph	6	
Qc-Qs	5	5

Interacción	N sp ppal	Unidades exper.
<b><i>Q. suber</i></b>	<b>13</b>	<b>13</b>
Qs-Qs	4	4
Qs-Oe	5	5
Qs-Qc	5	
<b><i>R. sphaerocarpa</i></b>	<b>9</b>	<b>9</b>
Rs-Rs	3	3
Rs-Ac	8	
Rs-Gs	6	6
Rs-St	9	9
<b><i>S. tenacissima</i></b>	<b>13</b>	<b>13</b>
St-St	8	8
St-Ac	3	
St-Gs	7	7
St-Li	7	
St-Ls	13	
St-Ph	10	
St-Rs	9	
<b><i>Tamarix sp.</i></b>	<b>15</b>	<b>15</b>
Tx-Tx	13	13
Tx-No	14	
<b><i>O. europaea</i></b>	<b>12</b>	<b>12</b>
Oe-Ph	13	
Oe-Qc	7	
Oe-Qs	5	
<b>N alveolos</b>		<b>364</b>
<b>N plantas</b>	<b>569</b>	<b>586</b>

**Tabla 1.-** Especies implicadas en el experimento y número de plantas de cada especie (A). La genista aparece por separado pues sólo se utilizó como planta acompañante, no como especie principal. Esquema de las parejas de plantas usadas en el experimento (B). En negrita están los controles (planta creciendo sola). N. sp ppal. es el número de plantas de la especie que primero aparece escrita en la pareja y sobre la cual se mide el efecto que ejerció la planta acompañante. Las unidades experimentales son el número de alveolos para cada grupo de una o dos especies interaccionando (hay celdas vacías pues son combinaciones ya contabilizadas en casos anteriores).

Una vez realizadas las manipulaciones, las plantas se mantuvieron en el vivero en el que habían crecido, desarrollándose en condiciones óptimas y regándose frecuentemente. El periodo de crecimiento de las plantas fue de un año.

El clima de Rodalquilar, en el Parque Natural de Cabo de Gata (37° N, 02° W, 50 m.s.n.m.), es de tipo mediterráneo semiárido, con precipitaciones medias de 235 mm y temperatura media anual de 18 °C (INM).

Entre finales de julio y mediados de agosto de 1999 se cosecharon todas las plantas. Se eliminó el sustrato, se separaron y lavaron las raíces de cada planta, separando la parte aérea de la radicular, así como las hojas de los tallos y las raíces secundarias de la principal. Cada una de estas fracciones se introdujo en un sobre etiquetado, se llevó a una estufa a 70 °C y se dejó secar durante un mínimo de 72 horas. Posteriormente, se determinó el peso seco de cada fracción.

#### *Variables medidas en las plantas*

A partir de los datos de peso seco se calculó la biomasa total de cada individuo, la relación entre biomasa de la raíz y parte aérea ( $R/T$ ) y la intensidad de la interacción en función de la biomasa, calculado en cada especie como  $RII = \frac{B_a - B_o}{B_a + B_o}$ , donde  $B_a$  es la biomasa de la planta de esa especie acompañada de otra planta y  $B_o$  es el promedio de la biomasa total de las plantas de esa especie que crecieron solas. El rango de  $RII$  se encuentra entre  $-1$  y  $+1$ , siendo negativo cuando el efecto de la interacción con los vecinos es competitivo y positivo cuando el efecto es facilitador (Capítulo 1). Al ser un índice relativo permite comparar la respuesta de las distintas especies aunque sus biomásas sean muy diferentes.

#### *Análisis estadísticos*

Con los datos obtenidos se analizaron las diferencias existentes para el conjunto de plantas en función de (i) la especie ( $n = 11$  sp, ya que genista es sólo acompañante), (ii) si existe interacción, y de qué tipo, con la planta acompañante ( $n = 3$ , sin interacción, inter o intraspecífica) y (iii) la especie acompañante ( $n = 12$  sp). Estos análisis se realizaron mediante ANOVA con el test de Fisher usando la suma de cuadrados tipo IV, que es específico para muestreos que no están equilibrados (Lee y Famoye 1999, SPSS Inc. 2001, USA). En todos los análisis se ejecutó previamente el test de Levene de homogeneidad de las

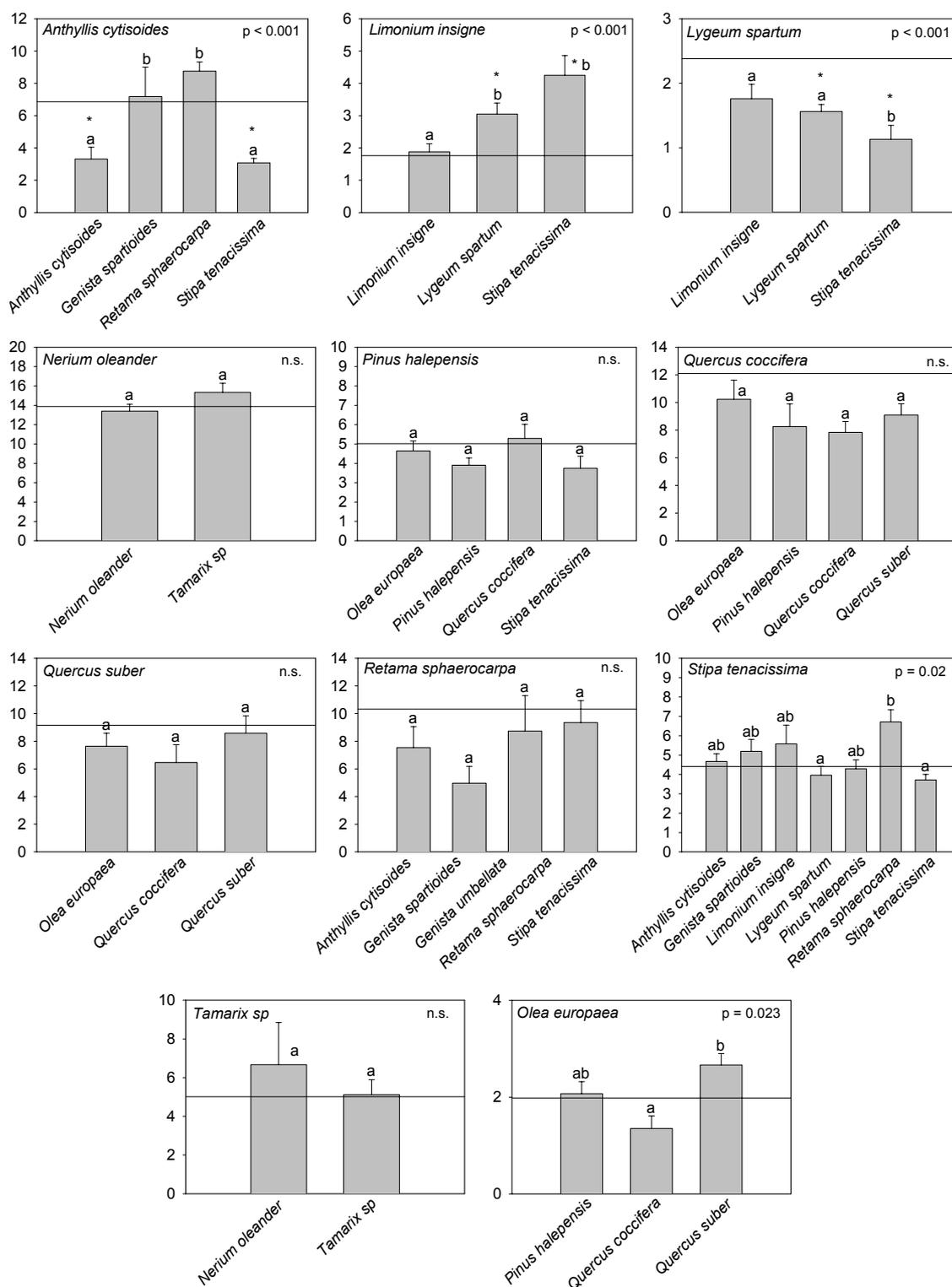
varianzas, y en aquellos casos donde los grupos fueron heterocedásticos se empleó el test de Brown-Forsythe y el de Welch sobre la igualdad de las medias entre grupos. Estos tests son más robustos que la F de Fisher cuando existe heterocedasticidad (Sokal y Rohlf 1981). Se comprobó si el nivel de significación de estos tests concordaba con los de la F de Fisher. En el caso de que sea así, por defecto, se darán los valores de F de Fisher. En caso contrario se darán los de Brown-Forsythe. Para los grupos heterocedásticos en los que existía correlación entre las varianzas y las medias se optó el análisis no paramétrico de Kruskal Wallis. Las comparaciones post-hoc se realizaron con el test GT2 de Hochberg (1974), recomendado cuando el diseño experimental no está equilibrado (i.e. el tamaño de los grupos sea diferente, Sokal y Rohlf 1981). En aquellos casos donde los datos eran heterocedásticos se realizó el test T2 de Tamhane (1977). Tanto la biomasa total como la relación  $R/T$  fueron transformadas mediante logaritmo en base 10 para normalizar su distribución.

El resto de los análisis se realizaron para cada especie por separado mediante ANOVA de una vía. Se analizó si existían diferencias en biomasa, relación  $R/T$  e índice RII en cada especie, dependiendo de la especie acompañante y utilizando como control a las plantas que crecían solas.

Los datos en las tablas y figuras se presentan como la media del grupo  $\pm 1$  error estándar (ES). Los análisis se realizaron utilizando el programa SPSS v. 8.0 (SPSS Inc. 2001, USA).

## **Resultados**

Las plantas, por lo general, respondieron bien al cambio a un sustrato rico en nutrientes. Ello, junto con el riego periódico de los alveolos y las suaves temperaturas de la zona, dio lugar a un desarrollo adecuado. En el momento de su recogida todas tenían brotes y hojas nuevas y, en los casos en que se podía distinguir, también raíces secundarias nuevas. Como antes se ha indicado, algunas plantas murieron, siendo el promedio final de observaciones de  $9.6 \pm 0.6$  casos con las dos plantas vivas en cada comparación.



**Figura 1.** Biomasa total (g) –en ordenadas- de las especies señaladas dentro del gráfico, al estar acompañadas de las especies en abscisas. *P* es el nivel de significación de la ANOVA (n.s.= no significativo). Barras con letras diferentes indican grupos significativamente distintos y los asteriscos indican diferencias con el grupo control ( $P < 0.05$  test post-hoc GT2 de Hochberg o T2 de Tamhane)

*Crecimiento de las plantas*

Debido a la heterogeneidad morfológica y funcional de las especies seleccionadas, existían diferencias significativas entre la biomasa inicial de las plantas control de las distintas especies ( $F_{10,127} = 34.81, P < 0.001$ ). Se pueden establecer dos grandes grupos: las especies herbáceas y de bajo porte (limonium, albardín y esparto), que no superaron los 5 g de biomasa, y el resto de las especies arbustivas y arbóreas, con biomasa entre los 5 y 14 g (Figura 1). La excepción fue el acebuche ya que, aunque es una especie arbustiva, sus individuos no superaron los 2 g. Globalmente, la interacción entre especies incrementó estas diferencias en biomasa ( $F_{11,574} = 83.86, P < 0.001$ ).

Las plantas que crecieron solas –control– adquirieron una mayor biomasa que las que estuvieron acompañadas, tanto globalmente consideradas ( $F_{1,567} = 3.95, P = 0.047$ ) como en comparaciones dentro de cada especie ( $F_{19,537} = 2.51, P < 0.001$ ). Como caso extremo está el albardín, donde las plantas control duplicaron la biomasa de los individuos acompañados (Figura 1). Sin embargo, un análisis pormenorizado indica que sólo en el caso de albaida y albardín los individuos control crecieron significativamente más que los acompañados por otra planta, mientras que en el resto de las especies estas diferencias no fueron significativas (Figura 1).

Plantas creciendo	Biomasa (g)	R/T	RII	N
Solas	6.57 ± 0.46 <sup>a</sup>	1.51 ± 0.10 <sup>a</sup>		138
Acompañadas	5.62 ± 0.22 <sup>b</sup>	1.34 ± 0.09 <sup>b</sup>		431
(de planta de su misma sp)			-0.14 ± 0.02 <sup>a</sup>	188
(de planta de sp diferente)			-0.06 ± 0.02 <sup>b</sup>	243

**Tabla 2.** Valores de biomasa total, relación biomasa de raíz y tallo (*R/T*) e índice de interacción (*RII*) de las plantas. Los valores son medias ± 1 ES. Valores en una misma columna con distintas letras indican que son significativamente diferentes (ANOVA)

La competencia intraespecífica se observó en casi todas las especies (Figura 1), pero sólo fue estadísticamente significativa en los casos de albaida y albardín (Figura 1). La competencia interespecífica fue más variable, y dependió del tipo de especie acompañante. Fueron significativos los casos de limonium acompañado de otra especie, y los de albaida y albardín cuando se encontraron acompañados por esparto (Figura 1).

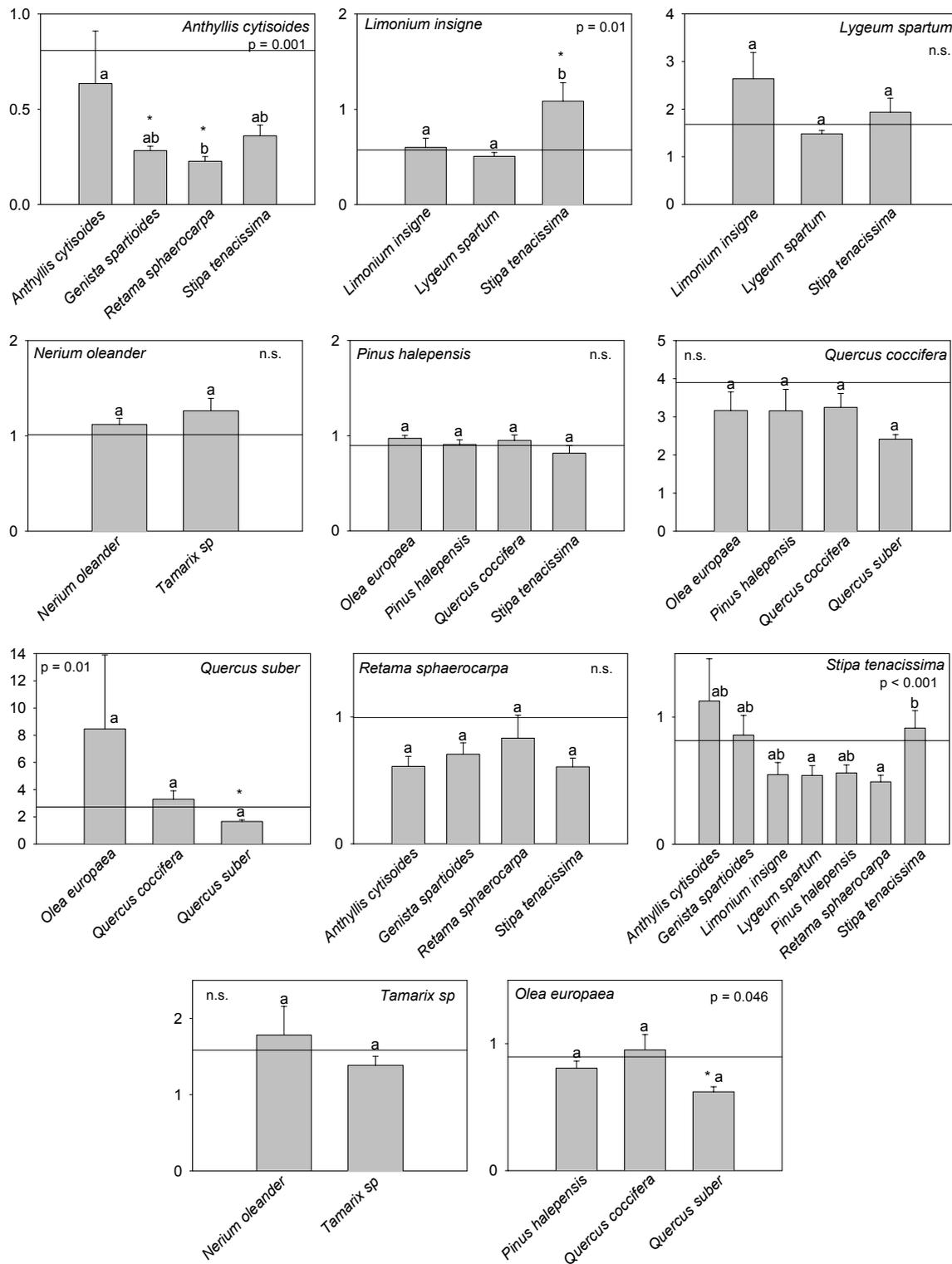
Considerado globalmente, la biomasa de las plantas acompañadas de una de su misma especie fue similar a las que crecían con otra especie ( $P = 0.89$ , test de Tamhane), aunque

existen excepciones, sobre todo entre las especies de menor porte. Así en algunas especies la biomasa de los individuos acompañados de otros de su misma especie fue menor que la de los que estuvieron acompañados de la otra especie, como son los casos de albaida, limonium y la pareja de espartos al compararlos con esparto acompañado de retama (Figura 1). También hubo tendencias contrarias, como es el caso del albardín acompañado de esparto, que desarrolló una menor biomasa que el albardín acompañado de su misma especie (Figura 1).

En general, las especies gramíneas (albardín y esparto) y las que tuvieron un menor porte cuando alcanzaron la madurez (albaida y limonium) fueron las que reaccionaron de forma más variada, en términos de biomasa, a las distintas situaciones. El caso contrario ocurrió con las especies arbóreas. Por otro lado, destaca el hecho de que las plantas acompañadas de una especie leguminosa, por lo general, desarrollaron más biomasa que el resto, siempre que la especie en estudio no fuera la propia leguminosa (Figura 1).

#### *Proporción de biomasa destinada a las raíces y a la parte aérea (R/T)*

La proporción  $R/T$  de las plantas control fue muy variable, y característica para cada especie ( $F_{10,127} = 32.05$ ,  $P < 0.001$ ). Se pueden establecer tres grandes grupos, que no se corresponden con grupos funcionales determinados. El primero incluye especies cuya  $R/T$  fue menor o igual a 1 (albaida, limonium, esparto y retama con  $R/T < 0.8$  más acebuche, pino y adelfa con  $R/T$  entre 0.8 y 1.1, Figura 2). En los otros dos grupos, la biomasa radicular fue mayor que la aérea. Así, a un segundo grupo pertenecen las especies con una  $R/T$  alrededor de 1.5 (taray y albardín), mientras que el último grupo está constituido por las fagáceas (coscoja y alcornoque), con una raíz principal bastante gruesa cuya biomasa triplicó a la aérea (valores de  $R/T$  superiores a 2.7). Los casos extremos fueron albaida y limonium, cuya biomasa radicular fue aproximadamente la mitad de la aérea y, en el otro extremo, el alcornoque, que desarrolló muy pocas hojas pero tenía una raíz principal muy gruesa (Figura 2).



**Figura 2.** Proporción entre biomasa radicular y biomasa aérea –ordenadas- de las especies señaladas dentro del gráfico al estar acompañadas de las especies en abscisas.  $P$  es el nivel de significación de la ANOVA (n.s.= no significativo). Barras con letras diferentes indican grupos significativamente distintos y los asteriscos indican diferencias con el grupo control (línea) ( $P < 0.05$  test post-hoc GT2 de Hochberg o T2 de Tamhane).

En general, las plantas control tuvieron una proporción  $R/T$  más alta que las acompañadas ( $F_{1,567} = 6.85$ ,  $P < 0.01$ ; Tabla 2); es decir, las plantas que crecieron acompañadas desarrollaron más la parte aérea que las que crecieron solas. Esta tendencia, sin embargo, sólo fue significativa en el caso de la albaida acompañada de otras especies leguminosas, del esparto acompañado de retama (también leguminosa; marginalmente significativo,  $P = 0.062$ , test GT2 de Hochberg), y del alcornoque y acebuche cuando estuvieron con alcornoque (Figura 2). El caso contrario lo tenemos en limonium acompañado de esparto, pues la biomasa de las raíces duplicó la de los controles (Figura 2). Para el resto de especies y situaciones las diferencias no fueron significativas. Sin embargo, hay que ser cautos con este resultado, ya que posiblemente haya habido pérdida de raíces, sesgando los resultados hacia una mayor biomasa radicular de las plantas control, donde las pérdidas muestrales podrían ser menores. De todas formas, las escasas diferencias que existen entre los controles y gran parte de los individuos acompañados nos permite asumir que, aunque haya existido pérdida de raíces en las especies acompañadas, el muestreo en general fue válido.

Hubo diferencias significativas en la relación  $R/T$  dependiendo del tipo de interacción al cual estaban sometidas ( $F_{2,566} = 7.78$ ,  $P < 0.001$ ) y la especie analizada ( $F_{19,537} = 4.02$ ,  $P < 0.001$ ). Las plantas control tuvieron una proporción  $R/T$  más alta que las que estuvieron con un conoespecífico ( $P = 0.035$ , test de Tamhane) o con otra especie ( $P = 0.033$ , test de Tamhane). Aunque estas tendencias son generalizadas (sobre todo las diferencias entre los controles y plantas acompañadas de otra especie, Figura 2), un análisis pormenorizado revela que sólo es significativo el caso del alcornoque acompañado de otro alcornoque y, entre las parejas de especies diferentes, en los casos de acebuche acompañado de alcornoque y de la albaida acompañada de una leguminosa distinta a ella (Figura 2). También hubo diferencias significativas dependiendo del tipo de acompañante ( $P = 0.03$ , test de Tamhane), pues las plantas acompañadas de un conoespecífico, por lo general, tuvieron una relación  $R/T$  mayor que las que estuvieron con una especie diferente, siendo significativo en el caso del esparto con retama y limonium y el de la albaida con retama (Figura 2). Una excepción (mayor  $R/T$  en las parejas de especies diferentes) la encontramos en limonium con esparto, pues duplicó la biomasa radicular con respecto a la pareja de conoespecíficos (Figura 2).

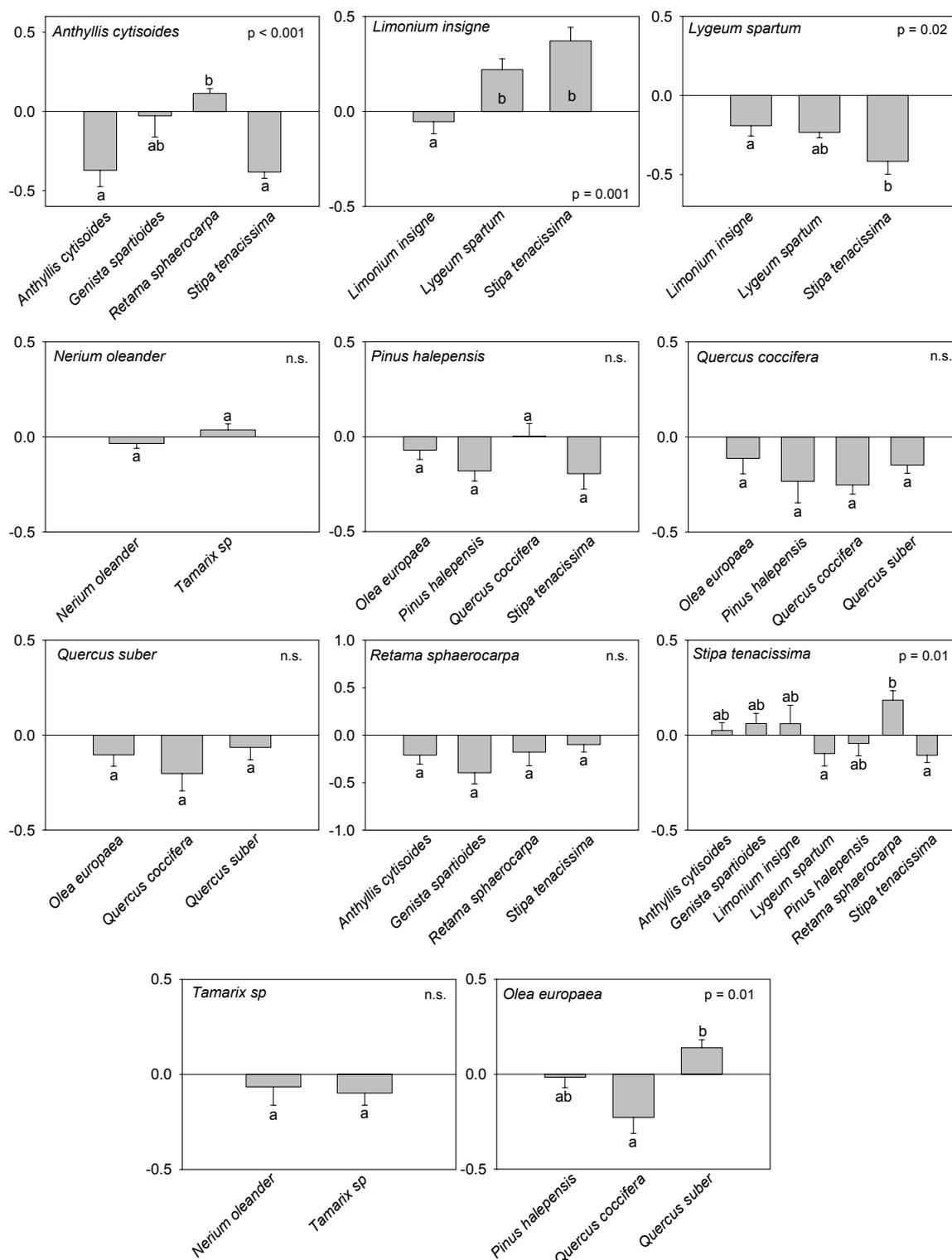
En general, la respuesta de las plantas en términos de su proporción  $R/T$  ha sido similar a la encontrada para la biomasa. Las especies herbáceas y las de menor porte son las que tuvieron un rango de respuesta más variado, mientras que las especies arbóreas son las que

respondieron de una forma más homogénea (Figura 2). Cabe destacar el efecto del alcornoque sobre las especies a las que acompañaba (a sí misma, a la coscoja y al acebuche) pues en los tres casos provocó una disminución de la proporción  $R/T$ ; es decir, un mayor desarrollo de la parte aérea frente a la radicular (Figura 2). Por lo general, lo mismo ocurrió con las especies acompañadas de una leguminosa.

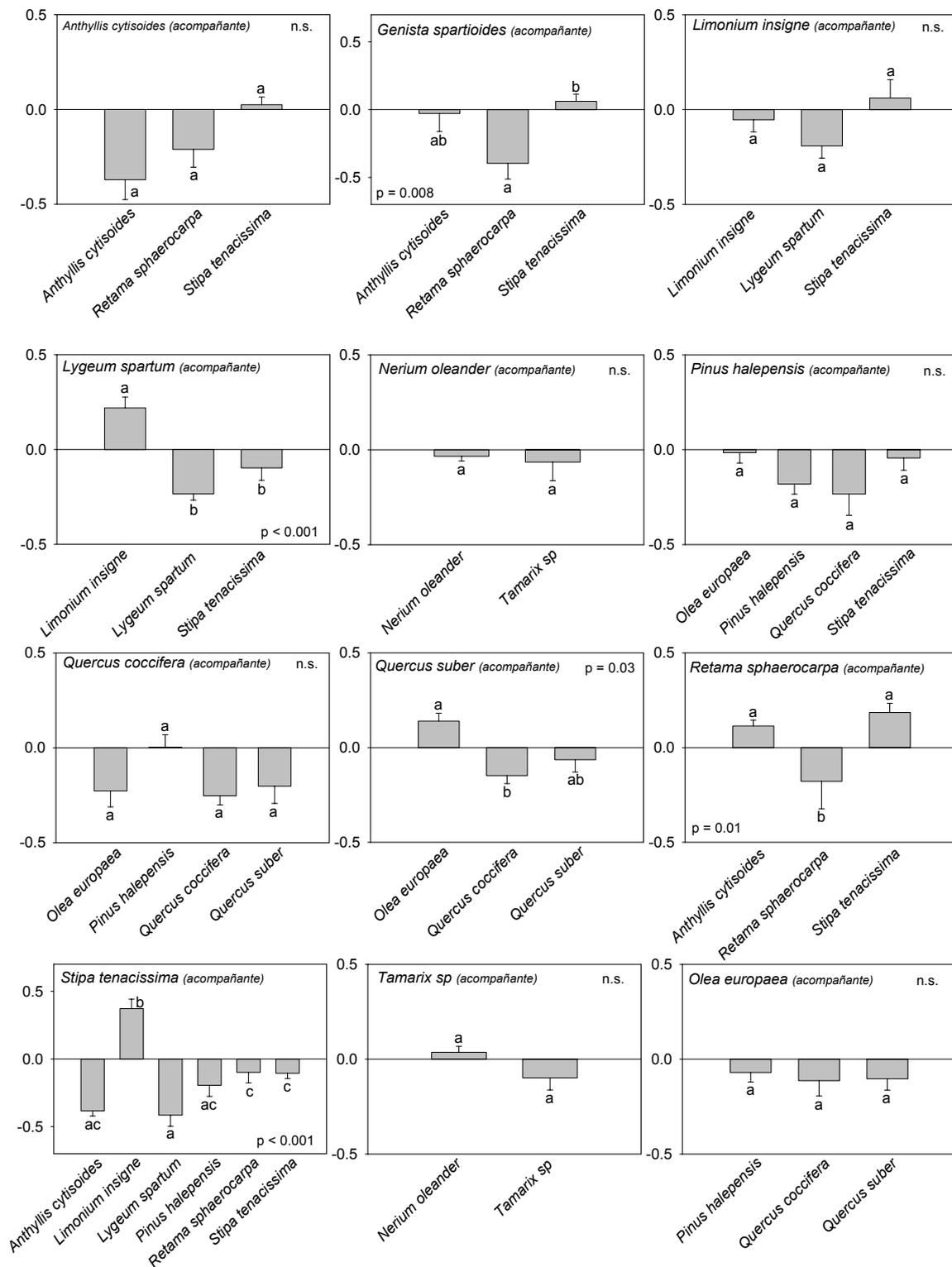
### *Magnitud de la interacción*

El índice  $RII$  (Capítulo 1) permite medir la magnitud de la interacción y comparar la respuesta de las distintas especies cuando están acompañadas de otras plantas. Uno de los resultados más claros fue que en todos los casos de interacción intraespecífica hubo competencia (Figura 3), lo mismo que en la mayoría de los casos en que una especie estaba acompañada de otra especie (Figura 3). Es decir, las plantas, por lo general, compitieron entre sí en mayor o menor medida ( $F_{1,567}= 4.85$ ,  $P<0.03$ ). Además, la magnitud de la competencia intraespecífica fue globalmente superior a la interespecífica ( $F_{1,429}= 9.32$ ,  $P<0.02$ ; Tabla 2). Esto ocurrió en siete de los diez casos donde se analizó la interacción intraespecífica (Figura 3), pero sólo fue significativo en limonium y en casos particulares como albaida con retama y del esparto con retama (Figura 3).

Hubo casos en los que la magnitud de la interacción fue positiva; es decir, la planta se vio facilitada en su crecimiento por la presencia de otra especie. Así, limonium se vio facilitado por albardín y esparto; el esparto se vio ligeramente facilitado por limonium o las leguminosas (albaida, genista o retama) y, por último, el acebuche se vio facilitado por el alcornoque (Figura 3). Las dos especies leguminosas analizadas (albaida y retama) tuvieron respuestas particulares al estar acompañadas de otras leguminosas (albaida, retama y genista). La albaida mostró competencia intraespecífica, mientras que se vio facilitada por retama, y el efecto de la interacción fue nulo cuando estuvo acompañada de genista (Figura 3). En cambio, la retama acompañada de cualquier leguminosa vio negativamente afectado su crecimiento (Figura 3).



**Figura 3.** Índice de interacción RII –ordenadas- de las especies señaladas dentro del gráfico al estar acompañadas de las especies en abscisas.  $P$  es el nivel de significación de la ANOVA (n.s.= no significativo). Barras con letras diferentes indican grupos significativamente distintos ( $P < 0.05$  test post-hoc GT2 de Hochberg o T2 de Tamhane).



**Figura 4.** Índice de interacción de las especies en abcisas al estar acompañadas de la especie incluida dentro del gráfico (*efecto del acompañante*). *P* es el nivel de significación de la ANOVA (n.s.= no significativo). Barras con letras diferentes indican grupos significativamente distintos ( $P < 0.05$  test post-hoc GT2 de Hochberg o T2 de Tamhane).

Si nos fijamos en el efecto de las distintas especies actuando como acompañantes de otra especie, los resultados indican que casi todas, o bien compitieron con el resto, o no provocaron ningún efecto significativo. Las excepciones están entre las leguminosas y algún otro caso particular, como el albardín sobre limonium, el alcornoque sobre acebuche y el esparto sobre limonium (Figura 4). En todos estos casos, el efecto de la planta acompañante fue positivo. Es de destacar que las leguminosas —retama, genista y albaida— siempre ejercieron un efecto positivo sobre aquellas especies no leguminosas (Figura 4) aunque la magnitud del efecto de genista y albaida fue poco intenso. La retama, en cambio, ejerció un efecto significativamente positivo sobre las otras especies a las que acompañó. Sin embargo, cuando estas especies de leguminosas acompañaron a otra leguminosa, el efecto fue negativo (i.e. hubo competencia, excepto en el caso de retama sobre albaida; Figura 4).

### Capacidad competitiva

Comparando la magnitud de los efectos que ha ejercido cada especie sobre sus acompañantes (Figura 4) y después de descartar las interacciones intraespecíficas, se puede establecer una jerarquía en la capacidad competitiva de las especies. Se muestran en la Tabla 3 ordenadas por comunidades vegetales naturales. Hay que notar que esta clasificación se hace en base a datos obtenidos en condiciones óptimas de crecimiento, y no las que se pueden dar en el campo. En condiciones naturales, es muy posible que estas ordenaciones cambien, y, por ejemplo, la jerarquía en el grupo II fuera  $Li \gg Ls > St$ .

Grupo I	<i>A. citysoides</i> , <i>G. spartioides</i> , <i>R. sphaerocarpa</i> , <i>S. tenacissima</i>	$St \gg Gs > Rs > Ac$
Grupo II	<i>L. insigne</i> , <i>L. spartum</i> , <i>S. tenacissima</i>	$St \gg Ls > Li$
Grupo III	<i>P. halepensis</i> , <i>S. tenacissima</i>	$St \gg Ph$
Grupo IV	<i>N. oleander</i> , <i>Tamarix</i> sp	$Tx \gg No$
Grupo V	<i>O. europaea</i> , <i>P. halepensis</i> , <i>Q. coccifera</i> , <i>Q. suber</i>	$Oe > Ph > Qc // Oe > Qc \gg Qs$

**Tabla 3.** Capacidad competitiva de las diferentes especies interaccionando en diferentes situaciones ecológicas. Grupo I, espartal con matorral semiárido; Grupo II, saladar interior (seco); Grupo III, Pinar con esparto; Grupo IV, vegetación de fondo de rambla; Grupo V, bosque mixto mediterráneo.

### Discusión

La interacción a nivel de raíz en nuestro experimento ha resultado crítica para el crecimiento de las plantas, aun en condiciones homogéneas estables y de relativa fertilidad. De los resultados se deduce que las interacciones entre plantas pueden ser especialmente plásticas

incluso bajo condiciones ambientales favorables, pudiendo ser tanto positivas como negativas o neutras. El resultado para cada especie depende del balance entre los aspectos positivos (facilitación) y negativos (interferencia, competencia) de su interacción con la otra especie. En la naturaleza se dan ambos tipos simultáneamente (Aguiar y Sala 1994, Chapin *et al.* 1994, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997, Holzapfel y Mahall 1999, Pugnaire y Luque 2001), y el balance es positivo o negativo dependiendo, principalmente, de las condiciones ambientales, esperándose un predominio de la facilitación en condiciones adversas y de la competencia en lugares productivos (Bertness y Callaway 1994).

Muchos de estos efectos dependen de las interacciones subterráneas. Las raíces no sólo se pueden detectar unas a otras (Mahall y Callaway 1991, 1992, Gersani *et al.* 2001), sino que pueden interferir con el crecimiento de otras raíces (Mahall y Callaway 1991, Van Auken y Bush 1997, Ridenour y Callaway 2001), fomentar el crecimiento de organismos beneficiosos (Langley y Hungate 2003), formar injertos que permiten el paso de sustancias directamente de unas plantas a otras (Bormann 1966), tener diversa capacidad para absorber nutrientes y agua (Jackson *et al.* 1990, Ryel y Caldwell 1998, Aerts y Chapin 2000) o compartir micorrizas (Walter *et al.* 1996). Estos factores, unidos a requerimientos fisiológicos específicos (Lambers *et al.* 1998), influyen en la mayor o menor resistencia de la planta al estrés ambiental y determinan la capacidad competitiva de una especie.

Nuestros datos muestran que una especie puede ser buena competidora frente a ciertas especies, ser menos competitiva frente a otras e, incluso, facilitar el crecimiento de otras. La capacidad competitiva no es pues absoluta, sino relativa (Goldberg y Barton 1992, Lambers *et al.* 1998). Tilman (1988) la definió basándose en el límite inferior de recursos en el que una especie puede mantener su actividad fisiológica, de forma que los buenos competidores podrán subsistir a niveles de recursos más bajos que otras especies. Sin embargo, podríamos distinguir entre una capacidad competitiva pasiva, en la que la planta resiste más que sus vecinas las condiciones de estrés (una  $R^*$  de Tilman más baja), de forma que permanecerá en una comunidad cuando las otras desaparezcan (Tilman 1982, 1988), y una competitividad activa, en la que la planta adquiere los recursos de manera desproporcionada (Grime 1977) o interfiere el desarrollo de las otras plantas produciendo sustancias tóxicas. Lo mismo se puede decir de la facilitación, que en algunos casos es más activa, como por ejemplo suministrando agua a través de elevación hidráulica (Richards y Caldwell 1987, Dawson 1993) o enriqueciendo el suelo en nitrógeno (Vetaas 1992, Belsky 1994), o más pasiva, como cuando una planta protege a otra de la herbivoría o de la radiación solar directa (Callaway 1995). Tanto en los efectos positivos como negativos se pueden establecer gradaciones (Pugnaire *et*

al. 2004), por lo que la interacción entre dos especies puede tener unas características únicas, aunque el resultado neto, cuantificable, sea asimilable en magnitud al de otras interacciones.

Las capacidades competitivas no son estáticas y, en efecto, aquí nos encontramos con que una especie puede ser muy competitiva frente a otra mientras que es capaz de facilitar el crecimiento de una tercera. La causa más probable quizá sea la similitud de nicho, que condiciona el balance neto y la magnitud de la interacción, aunque los esfuerzos por cuantificar estos aspectos han producido efectos contradictorios (Goldberg y Barton 1992, Gurevitch *et al* 1992). Nuestros resultados muestran que la competencia intraespecífica fue globalmente más intensa que la competencia interespecífica (Figura 3), aunque significativa sólo en algunos casos debido a la gran variabilidad de los datos.

Esta indeterminación de la capacidad competitiva puede ser precisamente lo que permite la coexistencia de diversas especies en una comunidad. En nuestros resultados destacan, también, los casos de facilitación, en los que la interacción entre especies produjo individuos más grandes que los que crecían con la misma especie e, incluso, que los que crecían solos (Figuras 1 y 3). Las especies leguminosas son las que generalmente tuvieron efectos positivos sobre otras especies, mientras que mostraron competencia entre sí (Figura 3). Habitualmente se asume que los efectos positivos de las leguminosas se deben al N aportado en la hojarasca (Walker y Vitousek 1991, Pugnaire *et al.* 1996a, Chapin *et al.* 1994), pero en nuestro caso no puede ser así debido a que el corto periodo de tiempo del experimento no ha permitido que este proceso tenga una entidad suficiente. Esto señala a la producción de exudados en la raíz (Paul y Clarck 1996, Hamilton y Frank 2001) como el principal responsable del efecto observado en las leguminosas.

Las interacciones fueron fuertemente asimétricas (Figura 3 y 4), en el sentido de que numerosas especies notaron el efecto de la competencia de otra especie (por ejemplo, *Anthyllis* o *Retama* con *Stipa*) mientras que la otra especie se benefició de la interacción (*Stipa* con *Anthyllis* o *Retama*). Esto puede ser indicio tanto de efectos facilitadores (claro en el caso de leguminosas con gramíneas) como de fenómenos simultáneos de interferencia (por ejemplo, *Lygeum* y *Stipa*) o asimetría en la adquisición de recursos (por ejemplo, entre *Quercus suber* y *Olea europaea*). Las herbáceas y caméfitas fueron más plásticas en su interacción que las especies arbóreas y arbustivas, al tener un ciclo de vida y una fisiología capaces de reaccionar más rápidamente a los agentes externos (Callaway *et al.* 2003).

Las plantas cambiaron el patrón de asignación de recursos entre las partes aérea y subterránea en respuesta a la presencia de otras plantas, lo que se manifestó en variaciones de la proporción raíz/tallo. Lo mismo que en el caso del crecimiento, en la asignación de

recursos las plantas mostraron una gran plasticidad en respuesta a la presencia de vecinos (Reynolds y D'Antonio 1997). Salvo en un caso –*Quercus suber*, Figura 2–, la proporción R/T de parejas de la misma especie fue similar a la de los individuos aislados, mientras que la respuesta más frecuente en presencia de otra especie fue la de una menor asignación de recursos a la raíz, lo que disminuyó la razón R/T. Esto es quizá debido a que los recursos suministrados (tanto agua como nutrientes) fueron suficientes, convirtiéndose entonces la luz en el factor limitante (Tilman 1988, 1990). Algunas especies, sin embargo, aumentaron su asignación a la parte subterránea (Figura 2), lo que no se puede atribuir a una mayor similitud de nicho ya que ésta fue máxima entre parejas de la misma especie y sin embargo no varió la asignación de recursos. La mayor asignación a la parte subterránea en presencia de vecinos ha sido comprobada anteriormente (por ej. Gersani *et al.* 2001) y en ambientes poco fértiles maximiza la tasa de crecimiento (Ågren e Ingestad 1987) y la capacidad competitiva (Chapin 1980, Crick y Grime 1987, Tilman 1988, Grime *et al.* 1997), por lo que habría que considerarla como una reacción específica a la actividad radicular de los vecinos en respuesta quizá a determinadas señales químicas (Mahall y Callaway 1991, Callaway 2002) o de comportamiento (Fransen *et al.* 2001).

En resumen, el efecto de una menor competencia se manifestó en una mayor asignación a la parte aérea, ya que RII y R/T estuvieron inversamente relacionados -si no introducimos las especies de *Quercus* en el análisis, por su desproporcionada raíz- ( $r = -0.11$ ;  $P < 0.001$ ). Esta plasticidad es íntegramente debida a la presencia de vecinos y no a la escasez de recursos, y se debe más a la naturaleza de la interacción entre especies, a cómo se interfieren o se reparten los recursos, que a la disponibilidad de los mismos (Callaway *et al.* 2003). Es pues una respuesta estrictamente biótica, condicionada por el tipo de vecino y dirigida a contribuir al éxito competitivo, posiblemente codificada por señales no relacionadas con los recursos (Aphalo y Ballaré 1995).

### Interacciones entre plantas y dinámica de una comunidad semiárida

#### Introducción

La composición y estructura de las comunidades vegetales están fuertemente influenciadas por las interacciones entre sus componentes (Roughgarden y Diamond 1986). Estas interacciones incluyen una serie de efectos negativos y positivos que ejercen las plantas entre sí de forma simultánea (Walker y Chapin 1986, Callaway *et al.* 1991, Aguiar *et al.* 1992, Bertness y Shumway 1993, Aguiar y Sala 1994, Holzapfel y Mahall 1999), siendo el efecto neto de una planta sobre otra el balance de los aspectos positivos y negativos que genera sobre ella (Callaway 1995, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). Sin embargo, todavía existe cierto desconocimiento sobre los factores que determinan el balance entre los efectos positivos y negativos (Callaway y Walker 1997). Algunos de los factores que se han tenido en consideración incluyen la fase vital (Valiente-Banuet *et al.* 1991a,b, Walker y Vitousek 1991, Aguiar *et al.* 1992, Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996b, Rousset y Lepart 2000), la fisiología de las especies (Callaway *et al.* 1996, Holmgren *et al.* 1997), las interacciones indirectas (Miller 1994) y el nivel de estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001).

En la última década, distintos autores han planteado varios modelos de interacción según el grado de estrés ambiental, de herbivoría y de perturbación en el medio (Bertness y Callaway 1994; Brooker y Callaghan 1998; Bruno *et al.* 2003). Estos modelos predicen que la importancia de la facilitación se incrementará con el aumento del estrés abiótico y de las perturbaciones, mientras que las interacciones negativas prevalecerán cuando las condiciones sean más benignas.

Los ambientes áridos y semiáridos se caracterizan por la baja disponibilidad de dos recursos esenciales para el desarrollo de las plantas, agua (West 1983, Ehleringer *et al.* 1999, Whitford 2002) y nutrientes en el suelo (Charley y Cowling 1968, Whitford 2002), lo que sugiere que las especies vegetales deberían competir (*sensu* Tilman, 1988) por estos recursos. Sin embargo, durante décadas se consideró que la competencia en estos ambientes era nula (Shreve 1951, Went 1955) o escasa (Grime 1979) debido a la baja densidad de plantas (Cody 1986) y a la segregación de nichos interespecíficos mediante formas vitales y funcionales diferentes (Kemp 1983, Cody 1986). Hoy, en cambio, existen evidencias experimentales sobre la existencia de fuertes interacciones competitivas entre plantas de

estos ambientes (Fowler 1986), implicando a especies herbáceas (Gurevitch, 1986, Nobel y Franco 1986, Novoplansky y Goldberg 2001), arbustos (Fonteyn y Mahall 1981, Ehrlinger 1984) y combinaciones de herbáceas y plantas leñosas (Sala *et al.* 1989, Ludwig *et al.* 2003), siendo el agua el recurso por el que compiten habitualmente (Briones *et al.* 1998).

La facilitación, que es frecuente entre plantas de estos medios, ha sido prácticamente ignorada hasta la última década (Callaway 1995). Sin embargo, cualquier mejora del habitat en un ambiente extremo constituye un factor importante en la estructuración de la comunidad (Bertness y Callaway, 1994), y en ambientes áridos o semiáridos generalmente implica una mejora en la disponibilidad de agua o nutrientes (Holzapfel y Mahall 1999). En estos ambientes, los beneficios que se pueden obtener de los vecinos son la sombra, una mayor disponibilidad de agua y nutrientes, protección frente a herbívoros, una microflora del suelo más favorable, compartir recursos a través de micorrizas o un mayor porcentaje de visitas de los polinizadores (Callaway 1995), los cuales pueden repercutir en una mejora de la respuesta fisiológica de la planta y, por tanto, en una mejora de su eficacia biológica (Lechowicz 1984, Herrera 1991). Diversos estudios han puesto en evidencia la importancia de la facilitación en estos ambientes, centrándose principalmente en el estudio de plantas anuales y herbáceas que se benefician de vivir bajo las copas de árboles y arbustos (Callaway *et al.* 1991, Vetaas 1992, Pugnaire 1996a,b, Holzapfel y Mahall 1999) y en especial del efecto nodriza del arbusto sobre la supervivencia y reclutamiento de las plántulas (Franco y Nobel 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991a,b).

En los ambientes áridos y semiáridos, un factor aún más estresante para las plantas que la escasez general de agua puede ser su distribución variable tanto espacial como temporalmente, y lo impredecible de las precipitaciones tanto inter como intra-anualmente (Ehrlinger *et al.* 1999, Whitford 2002, pero ver Rodó y Comín 2001 para ecosistemas mediterráneos). Esta fluctuación espacial y temporal en la disponibilidad de agua es uno de los principales fenómenos que gobiernan estas comunidades vegetales (Gunster 1993, Puigdefábregas y Pugnaire 1999) ya que no sólo determina el comportamiento fisiológico de la planta, sino que influye en la disponibilidad de otros recursos y procesos bióticos y abióticos como la actividad microbiana en el suelo (Walsh y Voigt 1977, Sala y Lauenroth 1982), la descomposición de la hojarasca (Meentemeyer 1978, Austin y Vitousek 2000, Gallardo 2001, Austin 2002) y, en parte debido a ello, el nivel de nutrientes disponibles para la planta (Chapin 1991, Austin y Sala 2002). Por lo tanto, siendo un recurso escaso y fluctuante, se puede postular que la intensidad de la interacción entre plantas en estos medios variará en función de la disponibilidad de agua. Sin embargo, existen pocos estudios que

hayan analizado experimentalmente los cambios en la intensidad de la interacción inducidos por las condiciones climáticas, y menos aún los centrados en la disponibilidad fluctuante de los recursos. Los escasos estudios que han analizado estos procesos generalmente están enfocados bien a la competencia (Kadmon 1995, Briones *et al.* 1998, Novoplansky y Goldberg 2001), bien a la facilitación (Greenlee y Callaway 1994, Kitzberger *et al.* 2000, Bertness y Ewanchuk 2002), siendo bastante escasos los trabajos que analizan los cambios en el balance de la interacción en función de gradientes naturales (Pugnaire y Luque 2001, Callaway *et al.* 2002) o, más concretamente, en función de la disponibilidad hídrica (Tielbörger y Kadmon 2000, Ludwig *et al.* 2003).

En este trabajo, desarrollado en una comunidad semiárida del SE de España dominada por *Stipa tenacissima* (L.) y *Cistus clusii* (Dunal), hemos analizado el balance de la interacción entre estas dos especies mediante un experimento factorial de remoción de individuos de ambas especies cuando coexistían, seleccionando individuos de *Stipa* de dos fases vitales diferentes. Las hipótesis de trabajo fueron las siguientes:

1. Existen tanto interacciones positivas como negativas entre estas dos especies.
2. El balance neto entre estos dos tipos de interacción varía a lo largo del desarrollo vital de las plantas de esparto, que es facilitado en los estadios iniciales por *Cistus* para competir con él cuando es adulta.
3. El balance de la interacción entre plantas puede variar en función del nivel de estrés ambiental al que está sometida la planta.
4. El resultado de estas interacciones se ve reflejado a largo plazo en su distribución espacial, en un proceso en el que *Cistus* puede ser completamente eliminado de la comunidad por *Stipa*.

Para probar las hipótesis se ha estudiado la respuesta de las plantas y los factores abióticos implicados a lo largo de dos años. Puesto que el resultado del balance de la interacción puede ser muy diferente según la variable de respuesta seleccionada en el estudio (Goldberg *et al.* 1999), se ha analizado a distintas escalas temporales; desde el corto plazo, midiendo la respuesta fisiológica de las plantas a diferentes niveles de disponibilidad hídrica hasta el medio plazo, a través del análisis del crecimiento y del esfuerzo reproductivo; y por último, a un plazo más largo, con el análisis de la distribución espacial de las dos especies en la comunidad seleccionada.

## Material y métodos

### *Descripción de la zona de trabajo y de las especies*

La zona de estudio se encuentra en el piedemonte de la cara norte de Sierra Alhamilla, cerca de Tabernas, Almería (37° 01' N, 2° 23' W, 430 m.s.n.m.). El clima es semiárido con una precipitación anual de 230 mm, una temperatura media de 18 °C (Instituto Nacional de Meteorología) y una marcada sequía estival de Junio a Septiembre en la cual no hay precipitaciones en la mayoría de los años. El área de trabajo es una zona con una ligera pendiente que no supera los 10°. La litología predominante son los sustratos de areniscas y conglomerados Miocenos. El suelo está poco desarrollado, es pedregoso y se puede considerar entre entisol y cambisol eutricto (LUCDEME, 1987). La vegetación está dominada por *Stipa tenacissima* con una cobertura del 35 %, (Sánchez 1995) acompañada de especies arbustivas como *Cistus clusii*, plantas de los géneros *Thymus* y *Helianthemum*, matas dispersas de *Anthyllis cytisoides* o *Salsola genistoides* y, en las zonas de valle, *Retama sphaerocarpa*.

*Stipa tenacissima* -esparto- es una gramínea (Fam. Poaceae) perenne que forma macollas de hasta un metro de altura. Las hojas son esclerófilas, de hasta 100 cm de longitud y 2-3 mm de diámetro y suelen estar plegadas o convolutas en las épocas de sequía. Tiene un sistema radicular fasciculado, denso, con numerosas raíces delgadas bajo la mata que no suelen superar los 50 cm de profundidad (Sánchez 1995), siendo la relación raíz-tallo muy baja. El crecimiento de sus hojas se suele paralizar en el verano cuando el déficit hídrico es elevado (Haase *et al.* 1999) aunque no es una parada debido a una dormancia estival ya que las hojas responden de forma oportunista a los pulsos de agua (Pugnaire *et al.* 1996c). La inflorescencia es una espiga en forma de panícula. Se propaga tanto por semillas como vegetativamente. La especie es de distribución Mediterránea occidental, en zonas donde el promedio de lluvia está entre los 100 y 500 mm anuales, siendo particularmente abundante entre las isoyetas 200 a 400 mm (White 1983). En la Península Ibérica, la mayoría de los espartales tienen una fuerte influencia antrópica, siendo plantado en el pasado o, con mayor frecuencia, eliminando las otras especies competidoras.

*Cistus clusii* –jaguarzo o romero macho– es una cistácea arbustiva de hasta 1 m de alto que puede llegar a vivir hasta 20 años (Munné-Bosch y Alegre 2002). Los tallos son erectos, con hojas pequeñas, casi lineales, verdes por el haz y blanco-tomentosas por el envés y el contorno revoluto. Forma inflorescencias en cimas umbeliformes de 1-8 flores blancas. El fruto es una cápsula subglobulosa de 4-8 mm de diámetro. De distribución principalmente

Ibero-Magrebí y en las islas Baleares (Castroviejo *et al*, 1993), es un arbusto típico de las primeras etapas de sucesión en zonas muy cálidas en verano. Es la especie de *Cistus* más resistente a la sequía (Polunin y Smithies, 1973). Se regenera exclusivamente por semillas y, como otras especies de *Cistus*, es un primocolonizador adaptado a las perturbaciones características de los ecosistemas mediterráneos (Troumbis y Trabaud 1986) donde la germinación se potencia después del fuego (Naveh 1974, Montgomery y Strid 1976) sobre todo en combinación con perturbaciones en el suelo (Pugnaire y Lozano 1997).

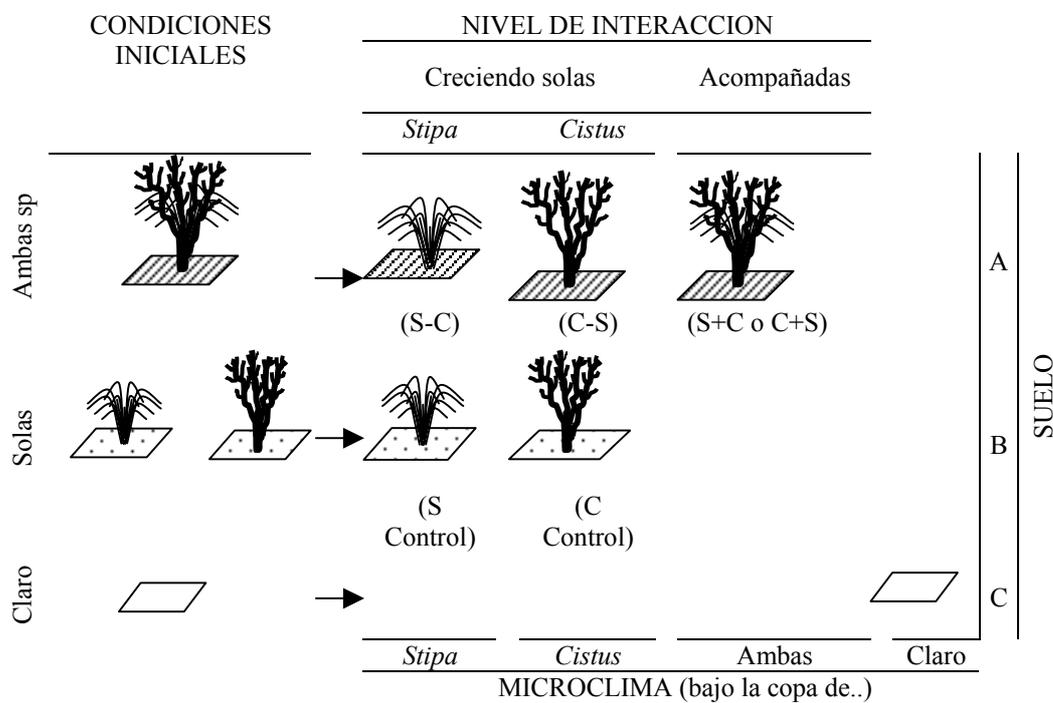
#### *Análisis de la distribución espacial de las plantas*

El patrón de la distribución espacial de *Cistus* y *Stipa* se realizó mediante el análisis de la función  $K$  de Ripley (Ripley 1976, Haase 1995) en una parcela de 20 x 20 metros en la zona de estudio. La función  $K$  de Ripley se considera una de las mejores técnicas de análisis bivariante de patrones de puntos (Dale 1999). La función  $K$  considera cada planta como un punto central con coordenadas en dos ejes y cuenta el número de puntos (plantas) dentro de un área circular de radio  $t$ . Las plantas localizadas cerca de los bordes de la parcela establecida requieren que sean corregidos para evitar los errores del efecto borde. Esta corrección se ha realizado mediante el método descrito por Getis y Franklin (1987) modificado por Haase (1995), dando resultados no sesgados para distancias hasta la mitad del tamaño más pequeño del lado menor de la parcela analizada (Haase 1995). Si los puntos tienen una distribución Poisson al azar, el valor esperado de la función acumulada de  $K(t)$  iguala a  $\pi t^2$ , i.e. el área circular de radio  $t$  de la planta, obteniendo una distribución lineal de  $\sqrt{K(t)}$  en función de  $t$ . Para facilitar la interpretación, se suele presentar el estadístico derivado  $\sqrt{K(t) / \pi} - t$  en función de  $t$  ya que tiene un valor esperado de cero cuando el patrón es Poisson al azar (Skarpe 1991), positivo cuando el patrón espacial es en agregado y negativo cuando es regular. Los detalles metodológicos y del análisis estadístico pueden consultarse en Ripley (1976) y Haase (1995).

Se ha analizado la distribución espacial de las dos especies, *Cistus* y *Stipa*, utilizando el programa SPPA (Haase 1997), clasificando las plantas en función de su estadio vital y tamaño. En *Stipa* se han considerado juveniles aquellos individuos que todavía no han desarrollado espigas, con un diámetro basal menor a 10 cm. En el caso de *Cistus*, todas las plantas muestreadas habían florecido previamente, por lo que se estableció un límite de tamaño después de analizar el histograma de frecuencias de altura, asumiendo como pequeños los individuos de menos de 62 cm.

*Diseño experimental: tratamientos realizados a las plantas*

En enero de 2000 se seleccionaron al azar 30 individuos juveniles de *Stipa* creciendo bajo la copa de *Cistus* y 10 individuos de *Stipa* y 10 de *Cistus* creciendo solos. De las 30 parejas de *Stipa* y *Cistus* creciendo juntos a 10 se les eliminó *Stipa*, a otras 10 se les eliminó *Cistus* y las 10 parejas restantes permanecieron como control (Figura 1). Los individuos eliminados se llevaron al laboratorio para pesarlos después de permanecer en una estufa a 70°C durante 48 h. Se estimó el tamaño de las plantas de *Cistus* midiendo su altura, diámetro máximo y mínimo y, en el caso de *Stipa*, el diámetro basal, la altura y el número de tallos.



**Figura 1.** Diseño experimental empleado para caracterizar la interacción entre *Cistus* y *Stipa* en una comunidad semiárida del SE de España. El efecto del suelo incluye una combinación de suelos desarrollados bajo: ambas especies (A), una de las dos especies (B) y suelo desnudo (C). Entre paréntesis están las abreviaciones que se van a utilizar en las gráficas: S-C pareja formada por ambas especies donde se mantiene *Stipa* y se elimina *Cistus*; C-S pareja a la que se elimina *Stipa* y se deja *Cistus*; S+C (o C+S) combinación en la que se mantienen ambas especies, S Control *Stipa* que crece sola, C Control *Cistus* que crece sólo.

En marzo de 2000 se aplicó el mismo diseño experimental a individuos de *Stipa* y *Cistus* adultos. En cada especie se seleccionaron individuos de tamaño similar, estimando los tamaños a través de la altura, diámetro máximo y el diámetro mínimo perpendicular al anterior.

### *Características microclimáticas y de suelos*

Se caracterizaron las condiciones microclimáticas en el centro bajo las copas de *Stipa* y *Cistus* creciendo solos o en parejas y en una zona de claro entre las matas a una distancia como mínimo de 0.5 m de la planta más cercana (Figura 1). Se midió la temperatura y humedad relativa en la superficie del suelo y la temperatura del aire a 10 cm del suelo en una semana de julio 2002. También se midió la radiación PAR (*Photosynthetically Active Radiation*, 400-700 nm, sensor de Skye Instruments Ltd., Powys, UK) bajo las copas de *Cistus* y en los claros no vegetados en un día sin nubes del mes de septiembre. Los sensores estuvieron conectados a registradores de datos (HOBO H8, Onset Computers, Pocasset, MA, USA) que tomaron un registro cada 5 minutos.

En agosto de 2002 se tomaron 9 muestras cilíndricas de 10 centímetros de profundidad y 5 cm de diámetro (196.3 cm<sup>3</sup>) para análisis de nutrientes y de materia orgánica en cada uno de los suelos indicados en la Figura 1 y sólo bajo las plantas pequeñas. Cada muestra se mezcló y secó al aire en el laboratorio, se pesó y se calculó la densidad aparente utilizando para el cálculo la masa de cada muestra y el volumen antes indicado. Posteriormente, cada muestra se pasó por un tamiz de 2 mm de luz y después por un molinillo (Fritsch Pulveriseke 02.102, Germany). Se determinó el contenido en materia orgánica del suelo, por el método de la digestión húmeda (Porta *et al.* 1986), el contenido de nitrógeno total mediante análisis de Kjeldahl utilizando SeSO<sub>4</sub>-K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> como catalizador en un destilador-analizador automático (Velp Científica s.r.l., Italia). El fósforo soluble se extrajo mediante el método de Watanabe y Olsen (1965) y se determinó por colorimetría con un espectrofotómetro (Bausch y Lomb, Rochester, New York).

### *Relaciones alométricas: análisis del tamaño y peso de las hojas*

Al inicio de cada experimento se tomaron tres hojas maduras de cada individuo seleccionado. En el caso de *Stipa*, se recogió la primera hoja madura de cada tallo. En el caso de *Cistus* se seleccionaron hojas maduras de los tallos desarrollados en el año anterior. El muestreo se repitió en todas las plantas en junio de 2001 y junio de 2002. El criterio de selección de hojas fue común para todas las variables medidas en las hojas.

En las hojas de *Stipa* se midió la longitud, diámetro, peso total y área y peso de un segmento central de las mismas. En las de *Cistus* se midió el peso y área total. Con estas medidas se obtuvieron el área específica de hoja (SLA: área / peso seco de la hoja) y en el caso de *Stipa* la longitud específica de hoja (SLL: longitud / peso seco de la hoja).

### *Estado fisiológico de las plantas*

En julio de 2002, entre 28 y 30 meses después del inicio de los experimentos, se seleccionaron hojas en la misma orientación en 7-9 plantas de cada especie, tamaño y tratamiento en las que se midieron la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ), la conductancia estomática al vapor de agua ( $g_s$ ), la tasa de fijación de  $CO_2$  ( $A$ ) y el potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ), que se midió también en agosto. Para la última variable, y en el caso de *Cistus*, las determinaciones se hicieron en tallos ya que, en plantas leñosas es una medida más representativa del estrés hídrico de la planta y es menos variable que la medida en las hojas (McCutchan y Shackel, 1992). En julio y agosto de 2002 se recogieron hojas maduras, verdes y en la misma orientación en la mata para analizar su contenido en nutrientes.

El valor de  $F_v/F_m$  se midió al amanecer con un fluorímetro de inducción de la clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK) en hojas sometidas a 30' de oscuridad. La conductancia ( $g_s$ ) y la tasa fotosintética ( $A$ ) se midieron a primera hora de la mañana (7.30-9.30 GMT, dependiendo de la estación del año) bajo luz solar saturante, siempre por encima de los 1000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mediante un analizador portátil de gases por infrarrojos o IRGA -*InfraRed Gas Analyser*- (Lci; Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, UK), procurando que el intervalo de temperaturas de la hoja entre las primeras y últimas medidas no sobrepasara los 5 °C. Tanto en el caso de *Stipa*, que tiene hojas filiformes, como en el de *Cistus*, cuyas hojas son pequeñas y estrechas, fue necesario introducir varias hojas dentro de la cubeta del IRGA. El área foliar implicada en cada medida se estimó en el caso de *Stipa* como el ancho del conjunto de hojas por la longitud de la cubeta y por  $\pi/2$ , ya que al ser hojas cilíndricas, se ha realizado la corrección recomendada por Cregg (1992). En el caso de *Cistus* se recogieron las hojas y se obtuvo el área proyectada midiéndola con el programa Midebmp (Ramón Ordiales, 2000). A continuación, las hojas de *Cistus* se secaron en la estufa a 70°C y se pesaron para la estimación del *SLA*.

El potencial hídrico se midió antes del amanecer en hojas -*Stipa*- y tallos -*Cistus*- con una cámara de presión (Skye Instruments Ltd., Powys, UK). Para evitar la desecación de las hojas o tallos, éstos se metían en una bolsa de plástico con un algodón humedecido antes de ser cortados hasta el momento de realizar la medida (Koide *et al*, 1989).

Las hojas recogidas para el análisis de nutrientes se secaron en una estufa a 70°C durante un mínimo de 48 h y se midió el contenido de *N* total de hojas mediante el método Kjeldahl.

#### *Esfuerzo reproductivo*

A finales de mayo de 2001 y principios de junio de 2002 se contaron el número de frutos de tres ramas principales de cada individuo de *Cistus* y el número de espigas de las plantas adultas de *Stipa*. De cada planta de *Cistus* se tomaron tres cápsulas maduras todavía sin abrir a las que se les eliminó los restos de corola. Se secaron en una estufa de 70°C durante 48 horas y posteriormente se pesaron. De cada individuo de esparto adulto se tomaron entre 30 y 50 semillas que se secaron en la estufa a 70°C durante 48 horas. Por cada muestra se seleccionaron 30 semillas de forma aleatoria y se contó el número de semillas vanas y se pesaron 30 semillas no vanas.

En junio de 2002 se tomaron tres espigas por planta de *Stipa* a las que se les midió la longitud, se limpiaron de semillas, se secaron en la estufa a 70°C durante 48 horas y se pesaron para calcular la proporción entre su longitud y peso.

#### *Análisis estadístico*

Las diferencias entre tratamientos y tamaños –si existían datos- se analizaron mediante ANOVA para cada especie por separado. En el caso de las variables fisiológicas, se realizó una comparación entre especies. Para las variables medidas en las mismas plantas y en distintos años o meses se realizó una ANOVA para medidas repetidas en el tiempo -RM-ANOVA-. El peso de hoja y biomasa de los individuos se transformaron mediante logaritmo natural para normalizar su distribución. Se comprobó que los datos cumplieran los requisitos previos al análisis con los distintos tipos de ANOVA; es decir, que las variables fueran homocedásticas (test de Levene), que existiera homogeneidad de las varianzas y covarianzas (test Box M), y simetría compuesta de las varianzas y covarianzas (test de esféricidad). Si este último requisito no se cumplía, la alternativa fue el análisis mediante ANOVA multivariante –MANOVA– (von Ende, 1993). En el caso de la ANOVA univariante, si las variables eran heterocedásticas se realizó un análisis no paramétrico. Salvo que se indique lo contrario, los valores de *F* de las MANOVA son los de Pillari, por ser éstos más robustos frente a la heterogeneidad de las varianzas y covarianzas (Scheiner, 1993). En general, la comparación *post-hoc* de las medias se realizó mediante el test de Scheffé.

En el caso del tamaño de hoja en *Stipa*, que se midió al principio, al año y medio y al final del experimento, se analizaron las diferencias entre tratamientos en cada tamaño mediante RM-ANOVA, ya que el análisis conjunto del tamaño y tratamiento no fue posible por ser las variables heterocedásticas.

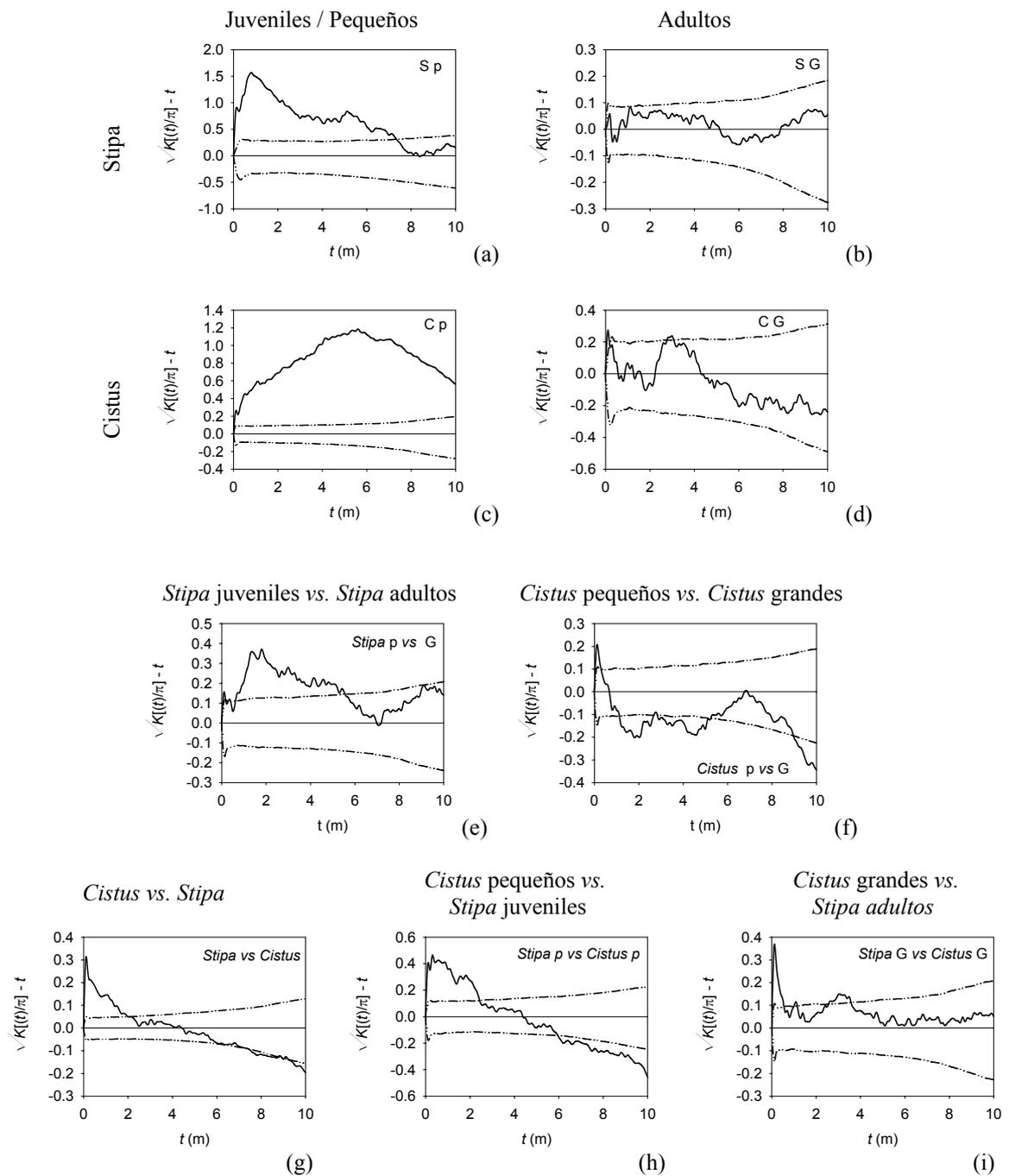
En el caso de la distribución espacial, los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPPA (Haase 1997) y el resto de los análisis con el programa STATISTICA v 6.0 (Statsoft Inc. 2001). Los datos en el texto y las figuras representan la media muestral  $\pm$  1 error estándar (ES).

## Resultados

### *Distribución espacial*

La relación espacial de ambas especies varió dependiendo del tamaño de la planta. Tanto los individuos juveniles de *Stipa* como los *Cistus* de menor tamaño (altura <62 cm) formaron agregados monoespecíficos (Figura 2a y 2c,  $P < 0.01$  en ambos casos). En cambio, los adultos de cada especie se distribuyeron al azar (Figura 2b y 2d). Entre tamaños y para la misma especie, los juveniles de *Stipa* se distribuyen formando agregados con los adultos a partir de 0.5 m (Figura 2e,  $P < 0.01$ ), mientras que los arbustos pequeños y grandes de *Cistus* tienen un pico de agregación a menos de 0.5 m, para distribuirse regularmente a distancias mayores a 1.5 m (Figura 2f,  $P < 0.01$ ).

Independientemente del tamaño de la planta, hay una asociación positiva entre las dos especies para distancias de entre 0 y 2 m (Figura 2g,  $P < 0.01$ ); al azar entre 2 y aproximadamente 7 m y regular para distancias superiores. El mismo patrón emergió al considerar sólo a los individuos juveniles (Figura 2h,  $P < 0.01$ ), mientras que las plantas adultas se encontraban positivamente asociadas con *Cistus* entre los 0 y 1 m (Figura 2i,  $P < 0.01$ ).



**Figura 2.** Análisis espacial de segundo orden del patrón de distribución de *Cistus clusii* y *Stipa tenacissima* en la parcela de 20 x 20 metros en la zona de estudio. Los gráficos indican la derivada de la función K de Ripley (ordenadas) frente a la distancia de los vecinos (abcisas); las líneas de puntos indican los límites de confianza del 95%.

### Características del microclima y del suelo

Al inicio del verano de 2002, las condiciones microclimáticas y la radiación PAR incidente bajo las copas de los *Cistus* pequeños fueron mucho más suaves que las existentes en los claros sin vegetación o bajo las *Stipa* juveniles que crecían solas (Tabla 1, Figura 3). No

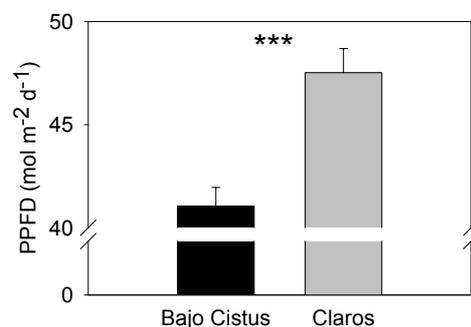
hubo diferencias notables entre los valores microclimáticos bajo las copas de *Cistus* solos o asociados a *Stipa* (Tabla 1).

La temperatura en los claros alcanzó valores promedio 5 grados superiores a la temperatura alcanzada bajo las copas de *Cistus*, los máximos 10 grados por encima y los mínimos nocturnos 1 grado por debajo (Tabla 1). La amplitud térmica fue, por tanto, muy superior en los claros que bajo las copas de *Cistus* (Tabla 1) y los máximos alcanzados muy diferentes (60°C en claros vs. 42°C bajo *Cistus*).

	Temperatura (°C)				Humedad relativa del aire (%)			
	Suelo desnudo	<i>Stipa</i> sola	<i>Cistus</i> solo	<i>Stipa</i> con <i>Cistus</i>	Suelo desnudo	<i>Stipa</i> sola	<i>Cistus</i> solo	<i>Stipa</i> con <i>Cistus</i>
Media	33.5 ± 0.6	31.9 ± 0.5	28.1 ± 0.3	28.1 ± 0.3	25.8 ± 0.3	22.8 ± 0.0	22.8 ± 0.01	22.9 ± 0.0
Mínima	18.2 ± 0.7	18.5 ± 0.8	19.2 ± 0.6	19.6 ± 0.5	20.8 ± 0.1	21.2 ± 0.1	21.4 ± 0.1	21.7 ± 0.1
Máxima	59.9 ± 1.1	54.4 ± 0.7	42.0 ± 1.7	42.2 ± 1.6	35.2 ± 5.6	23.9 ± 0.1	23.8 ± 0.1	23.9 ± 0.3
Amplitud	41.7	35.9	22.8	22.6	14.4	2.7	2.4	2.2

**Tabla 1** Temperatura y humedad relativa del aire en suelo desnudo y bajo las copas de *Cistus* y *Stipa* juveniles entre finales Junio y principios de Julio de 2002. Los valores son medias ± 1 ES de tres días de medida con condiciones similares y dos sensores por situación.

La humedad relativa del aire siguió un patrón similar, aunque las diferencias entre los valores extremos fueron más suaves. En los claros, las diferencias entre los máximos nocturnos y mínimos diurnos estuvieron en torno al 14%, frente al 2% bajo las copas de *Cistus* (Tabla 1). Las medias fueron bajas y similares en todos los casos, alrededor del 23%, excepto en el caso de los claros con una humedad relativa media superior y alrededor del 26%.

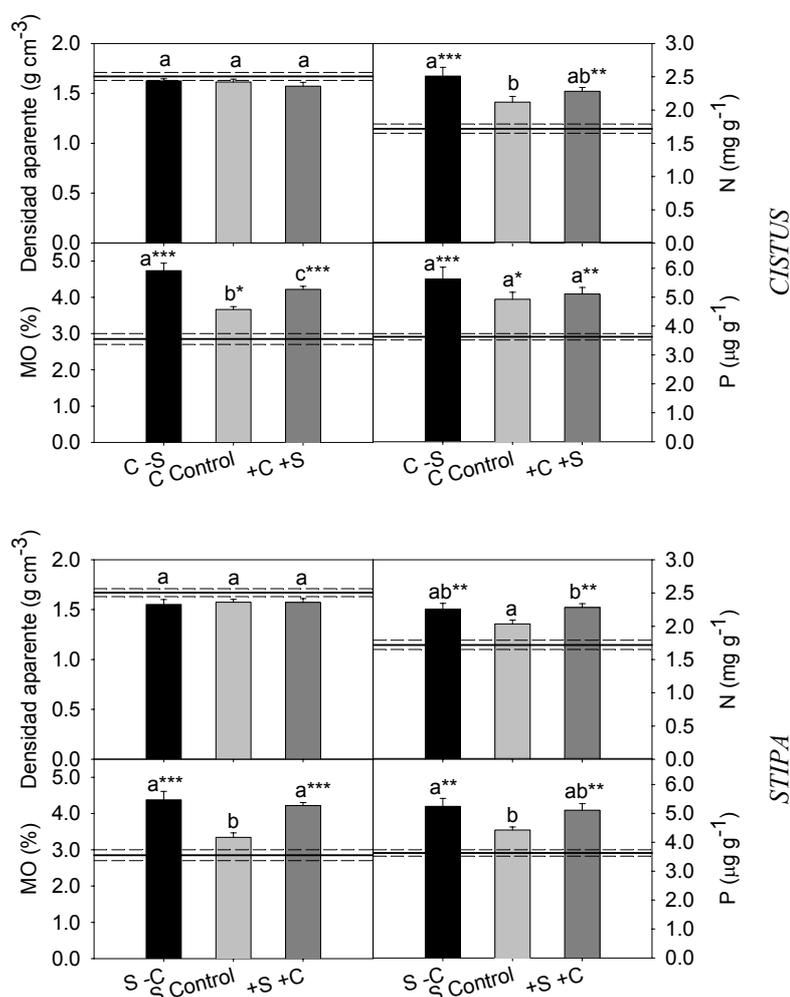


**Figura 3.** Densidad del flujo incidente de fotones (PPFD) en un día claro de septiembre bajo la copa de *Cistus* y en los claros no vegetados (n = 2-3). Las barras representan medias ± 1 ES. Los asteriscos indican que existe una diferencia significativa entre ambientes ( $P < 0.001$ , ANOVA).

Las condiciones bajo las plantas juveniles de *Stipa* creciendo solas siguieron un patrón intermedio a los casos antes descritos, asemejándose en el régimen de temperaturas a los

claros más que bajo los *Cistus*, mientras que las humedades tuvieron una evolución similar a las que se produjeron bajo *Cistus* (Tabla 1).

Los suelos bajo los individuos juveniles fueron ricos en materia orgánica pero con una fertilidad entre media y baja (Figura 4). Por lo general, el efecto de las matas en el suelo fue positivo, obteniendo valores de nutrientes más altos que en los claros (Figura 4). Los valores más altos los tuvieron los suelos bajo los arbustos de *Cistus* a los cuales se les eliminó la *Stipa* (Figura 4), mientras que los más bajos los obtuvieron los suelos bajo *Stipa* control, que no se diferenciaron de los claros en ninguna de las variables medidas (Figura 4).



**Figura 4.** Características de los suelos bajo los distintos tratamientos de *Cistus* y *Stipa* juveniles (barras) y en suelo desnudo (línea continua, las líneas discontinuas son la media  $\pm$  1 ES). Las barras representan la media + 1 ES, n = 8. Barras con letras diferentes son significativamente distintas (test de Scheffé,  $P < 0.05$ ). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos y el suelo desnudo (\*, \*\* y \*\*\* para  $P < 0.05$ , 0.01 y 0.001, respectivamente).

Todos los suelos bajo *Cistus* o sobre los cuales originalmente crecieron las dos especies tuvieron significativamente más materia orgánica que en los de los claros (4.3 vs.

2.9 %, Figura 4), mientras que los suelos bajo *Stipa* control obtuvieron valores en torno a 3.2 % y similares a los claros (Figura 4). Lo mismo ocurrió con los niveles de fósforo asimilable y nitrógeno total (Figura 4) aunque, en este último caso, los suelos bajo *Cistus* control mostraron un contenido en nitrógeno similar al del suelo desnudo (Figura 4).

### Tamaño de las plantas

Al inicio del experimento los individuos juveniles de *Stipa* que crecían junto a *Cistus* eran más altos y con menos brotes que los que crecían sin la protección de *Cistus* (Tabla 2). Transcurridos 31 meses desde la aplicación de los tratamientos, los individuos que crecían bajo la copa de *Cistus* seguían siendo más altos que los que estuvieron solos y duplicaron la biomasa del control, mientras que las plantas de *Stipa* a las que se les eliminó *Cistus* tuvieron valores intermedios (Tabla 2). El número de brotes por planta aumentó a lo largo de los meses de estudio ( $F_{1,21} = 48.76, P < 0.001$ , Tabla 2) disminuyendo las diferencias iniciales, de forma que al final del experimento todas las plantas juveniles de *Stipa* tenían el mismo número de brotes por mata, con un promedio de  $46.5 \pm 3.5$  (Tabla 2).

	Año 2000		Año 2002		
	Altura (cm)	N. brotes	Altura (cm)	N. brotes	Biomasa (g)
<i>Stipa</i> sola	$35.1 \pm 3.6^a$	$30.2 \pm 1.8^a$	$37.4 \pm 1.8^a$	$47.0 \pm 4.0^a$	$31.0 \pm 4.3^a$
<i>Stipa</i> eliminado <i>Cistus</i>	$65.8 \pm 2.5^b$	$18.4 \pm 2.9^b$	$45.7 \pm 3.5^a$	$48.0 \pm 7.9^a$	$45.2 \pm 8.7^{ab}$
<i>Stipa</i> con <i>Cistus</i>	$62.5 \pm 3.8^b$	$17.4 \pm 2.7^b$	$57.3 \pm 3.0^b$	$44.4 \pm 6.3^a$	$63.2 \pm 9.6^b$
<i>P</i>	<0.001	0.003	<0.001	ns	0.03

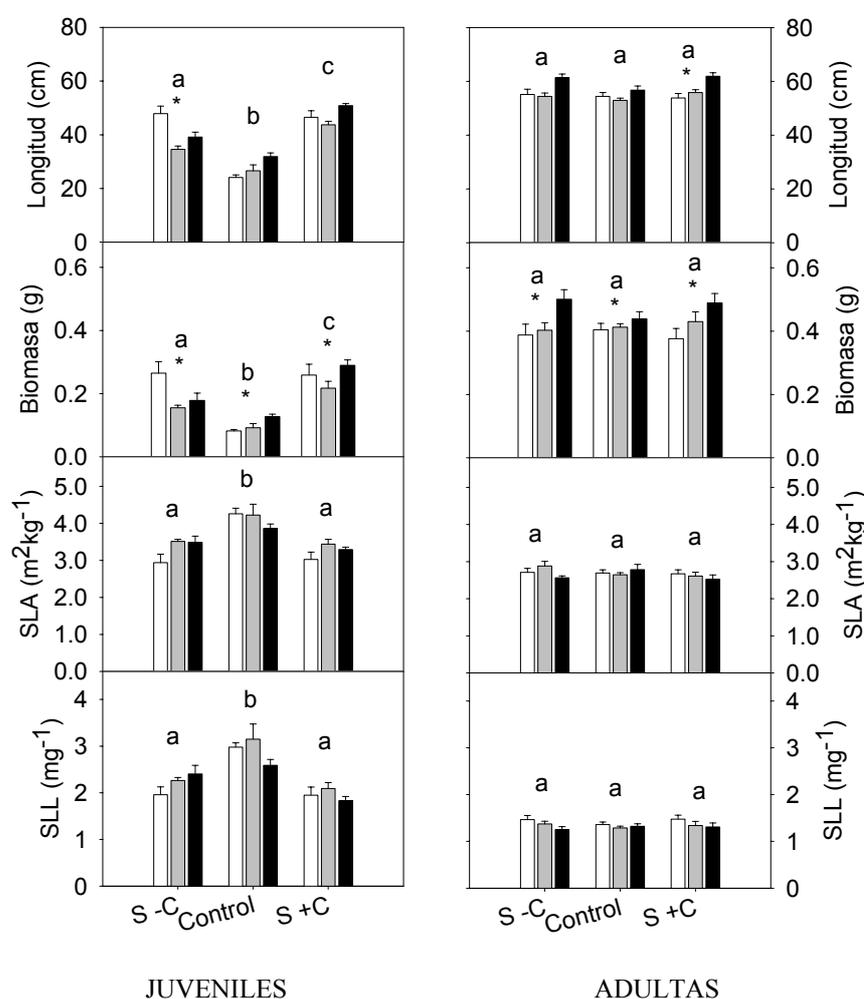
**Tabla 2.** Tamaño de las plantas juveniles de *Stipa* en las distintas situaciones al inicio y final del experimento. Los valores son medias  $\pm 1$  ES (n = 8). *P* indica la significación de las diferencias entre variables (ANOVA). ns: no significativo ( $P > 0.05$ ). Valores en una columna con letras diferentes indican que son significativamente distintos ( $P < 0.05$ ).

En cambio, las plantas adultas de *Stipa* tuvieron tamaños similares tanto al principio como al final del experimento ( $F_{4,40} = 0.2, P = 0.9$ ), con una altura promedio de  $84.2 \pm 1.4$  cm y un área proyectada de  $0.48 \pm 0.04$  m<sup>2</sup>.

Los individuos del grupo de matas grandes de *Cistus* duplicaron el área proyectada de los pequeños ( $0.34 \pm 0.04$  vs.  $0.17 \pm 0.02$  m<sup>2</sup>,  $P < 0.003$ ), tuvieron mayor volumen ( $1.9 \pm 0.03$  vs.  $0.7 \pm 0.08$  m<sup>3</sup>,  $P < 0.001$ ) y mayor altura ( $75.8 \pm 3.2$  vs.  $56.4 \pm 2.0$  cm,  $P < 0.001$ ). No hubo diferencias entre tratamientos dentro de cada grupo, ni en tamaño ni en biomasa (ANOVA,  $P > 0.25$  en todos los casos).

Tamaño de las hojas

Las hojas de las plantas de *Stipa* adultas fueron de mayor tamaño que las de las juveniles y con un área específica –SLA– y longitud específica –SLL– menores (Figura 5). Antes de aplicar los tratamientos, las plantas juveniles de *Stipa* que crecían solas tenían hojas más finas, más pequeñas, de menor masa y con mayor SLA y SLL que las que estaban acompañadas por *Cistus* (+S-C y +S+C, Figura 5, año 2000). En cambio, las plantas adultas tenían hojas de tamaño similar (Figura 5).



**Figura 5.** Longitud, biomasa, área específica (SLA) y longitud específica (SLL) de las hojas de *Stipa*, recogidas en el mes de enero de 2000 (barras blancas), junio de 2001 (barras grises) y 2002 (barras negras). Los valores son medias +1 ES, n = 8. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos para el conjunto de los tres años (P<0.01, test de Scheffé). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los años de medida en cada tratamiento (P<0.05, RM-ANOVA). Los promedios de las variables medidas de los dos tamaños de mata fueron significativamente diferentes en los tres años (Mann-Whitney U test, P<0.001 para todas las variables).

En los muestreos posteriores (junio de 2001 y 2002), estas diferencias se mantuvieron constantes, aunque al eliminar *Cistus*, las plantas juveniles de *Stipa* fueron disminuyendo en

biomasa y longitud de hoja con el transcurso de los años, llegándose a diferenciar de aquellas plantas que se mantuvieron bajo *Cistus* al final del experimento, aunque mantuvieron valores similares de *SLA* y *SLL* (Figura 5).

Las plantas adultas de los distintos tratamientos tuvieron un tamaño de hoja similar a lo largo de todo el experimento (Figura 5). En general, en las plantas de *Stipa*, la biomasa de hoja, y en menor medida la longitud, fueron mayores en 2002 que en los otros dos años (RM-ANOVA,  $P < 0.001$  en ambos casos, Figura 5), mientras que los valores de *SLA* y *SLL* no variaron en los distintos años (Figura 5).

Las plantas de *Cistus*, en general, tuvieron tamaños de hoja similares, independientemente del tratamiento aplicado y del tamaño del arbusto. Sólo en el 2000 se observó que el peso de hoja de los *Cistus* pequeños fue mayor y el *SLA* más bajo que en los grandes (Tabla 3). Como en el caso de *Stipa*, el tamaño promedio de hoja en 2002 fue mayor que en los otros dos años (RM-ANOVA,  $P < 0.001$  en ambas variables, Tabla 3).

	Año 2000		Año 2001		Año 2002	
	Biomasa (mg)	SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	Biomasa (mg)	SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	Biomasa (mg)	SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )
Pequeños	4.6 ± 0.14 <sup>a</sup>	3.45 ± 0.08 <sup>a</sup>	4.94 ± 0.2 <sup>a</sup>	2.54 ± 0.05 <sup>a</sup>	7.63 ± 0.2 <sup>a</sup>	3.23 ± 0.06 <sup>a</sup>
Grandes	3.28 ± 0.13 <sup>b</sup>	4.3 ± 0.1 <sup>b</sup>	5.19 ± 0.2 <sup>a</sup>	2.61 ± 0.07 <sup>a</sup>	8.36 ± 0.4 <sup>a</sup>	3.19 ± 0.06 <sup>a</sup>

**Tabla 3.** Biomasa y área específica de las hojas de las plantas de *Cistus*. Los valores son medias ± 1 ES; n =16 en 2000, n = 24 en los años siguientes. Valores en una misma columna con letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ , test de Scheffé).

### *Esfuerzo reproductivo*

La producción de espigas en plantas de *Stipa* adultas, aunque variable, fue similar en los tres tratamientos (Tabla 4) y en los dos años de medida ( $7.9 \pm 1.1$  en 2001 y  $10.8 \pm 1.7$  en 2002). Por otro lado, la masa de las semillas de *Stipa* fue bastante constante y similar en todas las plantas de *Stipa*, independientemente del tratamiento aplicado o año de medida (Tabla 4), con una masa promedio de  $5.2 \pm 0.17$  mg.

		Número de espigas	Longitud de espiga / Peso ( $\text{mkg}^{-1}$ )	Masa de semilla (mg)
Año 2001	+S-C (Sola, eliminado <i>Cistus</i> )	$6.4 \pm 2.1$	---	$5.7 \pm 0.4$
	Control (Sola)	$9.3 \pm 1.8$	---	$5.3 \pm 0.3$
	+S+C (Acompañada de <i>Cistus</i> )	$7.7 \pm 2.4$	---	$5.3 \pm 0.2$
Año 2002	+S-C (Sola, eliminado <i>Cistus</i> )	$8.3 \pm 3.1$	$6.9 \pm 0.4$	$5.4 \pm 0.2$
	Control (Sola)	$14.4 \pm 2.4$	$7.6 \pm 0.2$	$5.1 \pm 0.4$
	+S+C (acompañada de <i>Cistus</i> )	$9.7 \pm 3.1$	$7.1 \pm 0.4$	$4.6 \pm 0.1$
<i>P</i> (años)		0.15	----	0.16

**Tabla 4.** Número de inflorescencias por planta ( $n = 7$ ), relación longitud de la espiga y su masa ( $n = 9$ ) y peso promedio de una semilla ( $n = 5$ ) en plantas de *Stipa* adultas recogidas en los meses de junio de 2001 y 2002. Los valores son medias  $\pm 1$  ES. Los tratamientos no fueron significativamente distintos ( $P > 0.05$ , análisis de ANOVA excepto para número de espigas que se analizó con el test de Kruskal Wallis). *P* indica la probabilidad de que los valores promedio en los dos años no sean significativamente distintos (RM-ANOVA para la masa de la semilla, t-test para número de espigas)

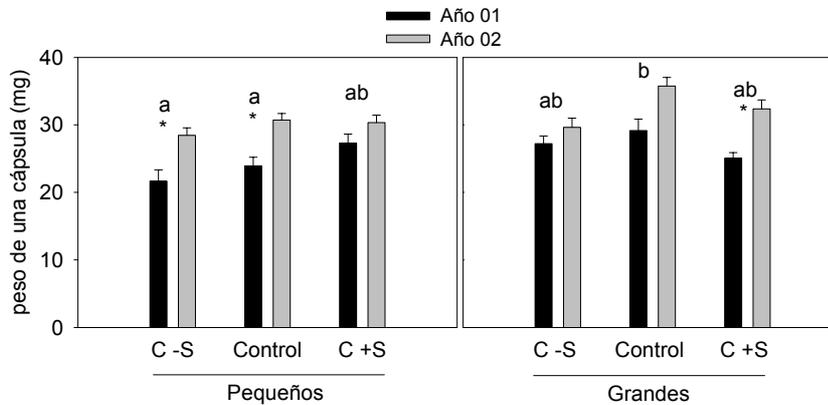
La producción relativa de frutos en plantas de *Cistus* fue en 2001 mayor en los individuos grandes que en los pequeños (Tabla 5). En cambio, los dos tamaños tuvieron una producción similar en 2002 (Tabla 5), que duplicó la obtenida en 2001 ( $44.6 \pm 3.9$  vs.  $99 \pm 8.3$  cápsulas/rama, respectivamente). La masa de las cápsulas también fue mayor en los *Cistus* grandes que en los pequeños (Tabla 5) y, en conjunto, fueron más pesadas en el año 2002 que en el 2001 ( $31.2 \pm 0.6$  vs  $25.7 \pm 0.6$  mg, Tabla 5).

		Nº de cápsulas/rama	Biomasa cápsula (mg)
Año 2001	<i>Cistus</i> pequeños	$35.4 \pm 4.4^a$	$24.3 \pm 0.9^a$
	<i>Cistus</i> grandes	$54 \pm 5.8^b$	$27.1 \pm 0.8^b$
Año 2002	<i>Cistus</i> pequeños	$102.1 \pm 10.5^a$	$29.8 \pm 0.6^a$
	<i>Cistus</i> grandes	$97.75 \pm 13.2^a$	$32.6 \pm 0.9^b$
<i>P</i> (año)		< 0.001	< 0.001

**Tabla 5.** Número de cápsulas por rama y biomasa de las cápsulas en plantas *Cistus*. Los valores son medias ponderadas  $\pm 1$  ES,  $n = 18$  para el número de cápsulas por rama y  $n = 24$  en el caso del peso de las cápsulas. Letras diferentes indican diferencias significativas en los valores obtenidos por los individuos de *Cistus* de distinto tamaño en cada año (ANOVA,  $P < 0.01$ , en cada año). *P* es la significación de las diferencias entre los valores obtenidos en los dos años independientemente del tamaño de la planta (RM-ANOVA).

En el conjunto de los dos años, la masa de las cápsulas de las plantas control de *Cistus* grandes fueron las más pesadas, significativamente mayores que las de los *Cistus* pequeños

sin la presencia de las plantas de *Stipa* (Figura 5), mientras que las cápsulas del resto de los tratamientos obtuvieron pesos entre estos dos extremos. No hubo diferencias en la producción de cápsulas entre tratamientos en los dos tamaños (RM-ANOVA,  $P > 0.12$ ).



**Figura 6.** Peso promedio de las cápsulas de *Cistus* recogidas en el mes de junio de 2001 (barras negras) y 2002 (barras grises). Los valores son medias  $\pm 1$  SE ( $n=8$ ). Las barras con letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos y tamaños para el conjunto de los dos años (test de Scheffé,  $P<0.05$ ). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos años en cada tratamiento x tamaño concreto (test de Scheffé,  $P<0.05$  en la interacción de los factores “Año x tamaño x tratamiento”).

#### *Estado fisiológico de las plantas*

Durante la época estival, las plantas de los ambientes semiáridos suelen reducir o incluso prácticamente paralizar su actividad fisiológica (ver capítulos IV y V) debido al estrés múltiple al que están sometidas -acusado déficit hídrico, elevadas temperaturas y nivel de radiación alto-. Sin embargo, en julio de 2002 las plantas de ambas especies desplegaron una actividad fisiológica superior a la que es habitual (Figuras 7 y 9). Ello es debido a que diez días antes llovió en la zona, disminuyendo el déficit hídrico típico de esta época. Así, los valores de eficiencia fotoquímica del fotosistema II en las plantas de *Cistus* estuvieron cercanos al óptimo fisiológico (0.83 *sensu* Maxwell y Johnson 2000), alrededor de 0.81 y sus tasas de fijación de carbono fueron equivalentes a los máximos obtenidos por esta especie en otros experimentos en meses sin déficit hídrico (Munné-Bosch y Alegre 2002). Por otro lado, al comparar la respuesta observada en las plantas de *Stipa* en épocas similares y en una parcela cercana (capítulo IV), el estado hídrico, las tasas de fijación de carbono y conductancia de las hojas en las plantas adultas de *Stipa* en julio de 2002 fueron más propios de los meses primaverales que de esta época estival (capítulo IV, Figuras 6 y 7).

	(A)			(B)		
	<i>CISTUS</i>			<i>STIPA</i>		
	Tamaño	Tratamiento	Tam x Trat	Tamaño	Tratamiento	Tam x Trat
	$F_1$	$F_2$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_2$
<i>gs</i>	<b>51.0***</b>	2.3 <sup>ns</sup>	1.4 <sup>ns</sup>	<b>30.3***</b>	1.5 <sup>ns</sup>	<b>3.4*</b>
<i>A</i>	<b>70.5***</b>	0.5 <sup>ns</sup>	1.7 <sup>ns</sup>	<b>22.4***</b>	<b>5.5**</b>	<b>6.7**</b>
<i>Fv/Fm</i>	<b>5.4*</b>	2.3 <sup>ns</sup>	1.4 <sup>ns</sup>	0.2 <sup>ns</sup>	<b>6.1**</b>	1.3 <sup>ns</sup>
$\Psi_{pd}$	<b>6.5*</b>	<b>12.2***</b>	<b>19.9***</b>	<b>36.7***</b>	<b>19.8***</b>	<b>16.2***</b>
<i>N</i>	1.7 <sup>ns</sup>	2.3 <sup>ns</sup>	1.2 <sup>ns</sup>	<b>4.2*</b>	<b>5.5**</b>	<b>4.7*</b>
$\Psi_{pd}$ Agosto	<b>21.3***</b>	<b>9.0***</b>	<b>5.8**</b>	2.5 <sup>ns</sup>	0.2 <sup>ns</sup>	0.5 <sup>ns</sup>

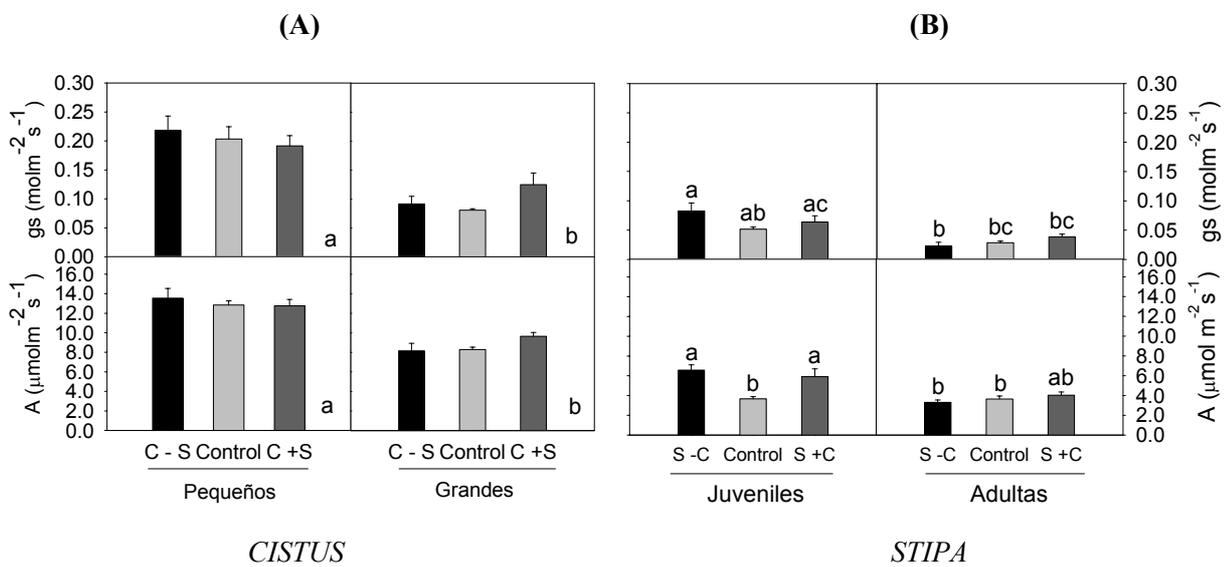
**Tabla 6.** Valores de  $F$  resultantes del análisis estadístico ANOVA de la conductancia ( $gs$ ), la tasa de fijación de Carbono ( $A$ ), la eficiencia fotoquímica del PSII ( $Fv/Fm$ ) y el potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) de las hojas de *Cistus* (A) y *Stipa* (B) en julio de 2002, el contenido en  $N$  de las hojas en julio y agosto de 2002 (promedio de los dos meses) y potencial hídrico antes del amanecer en agosto de 2002. El número de repeticiones para cada tamaño x tratamiento y especie fue de 8, 6 y 7 para el contenido de  $N$ ,  $Fv/Fm$  y resto de variables fisiológicas, respectivamente. Los asteriscos indican la significación estadística de la  $F$  (\*, \*\* y \*\*\* para  $P < 0.05$ , 0.01 y 0.001 respectivamente; ns = no significativo).

Las dos especies se diferenciaron en los valores obtenidos en las variables fisiológicas medidas, siendo estos más altos en los individuos de *Cistus* que en *Stipa*. Así, la conductancia de la hoja fue el triple ( $0.15 \pm 0.01$  vs.  $0.05 \pm 0.01 \text{ molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y, consecuentemente, la tasa de fijación de carbono fue más alta ( $10.9 \pm 0.4$  vs.  $4.5 \pm 0.4 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , Figura 7), la eficiencia fotoquímica del fotosistema II fue mayor ( $0.812 \pm 0.003$  vs.  $0.774 \pm 0.003$ ) y el contenido en  $N$  también fue mayor ( $9.9 \pm 0.1$  vs.  $6.9 \pm 0.1 \text{ mgg}^{-1}$ ) en las plantas de *Cistus* que en los individuos de *Stipa* (para todas la variables  $P < 0.001$ , ANOVA).

Entre los individuos de *Cistus* los valores de conductancia y tasas fotosintéticas fueron más altos en los individuos pequeños de *Cistus* que en los grandes (Tabla 6A, Figura 7A). También fue mayor la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $0.820 \pm 0.003$  en los pequeños vs.  $0.804 \pm 0.006$  en los grandes, Tabla 6A). En cambio, el contenido de  $N$  en las hojas fue similar ( $P= 0.11$ , Figura 8A). Para estas variables, no hubo otras diferencias reseñables entre los individuos de esta especie (Tabla 6A).

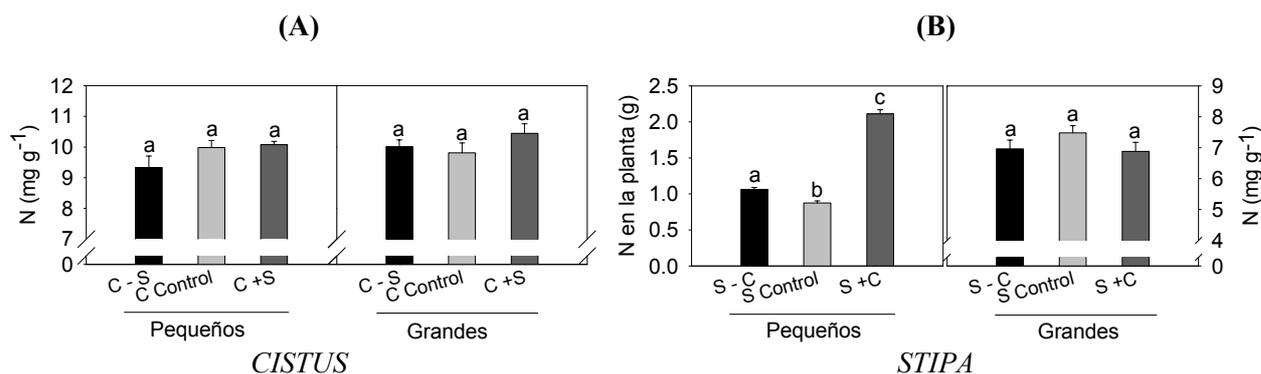
Por el contrario, en *Stipa*, los valores de conductancia y las tasas de fijación de carbono fueron más altos en los individuos juveniles que en los adultos (Tabla 6B, Figura 7B). La respuesta a los tratamientos fue distinta dependiendo del tamaño de la mata (Tabla 6B). Los individuos adultos tuvieron valores de conductancia y tasas fotosintéticas similares en los tres tratamientos y no se diferenciaron estadísticamente de los juveniles control (Figura 7B). En cambio, los valores más altos de conductancia los tuvieron las plantas juveniles de *Stipa* a

las que se les eliminó *Cistus*, aunque estadísticamente fueron similares a las del resto de individuos juveniles (Tabla 9B, Figura 6B), mientras que los valores más bajos los obtuvieron las plantas adultas *Stipa* a las que se les eliminó *Cistus*, aunque, de nuevo, fueron estadísticamente similares a las del resto de individuos adultos (Tabla 9B, Figura 6B). Algo parecido ocurrió con las tasas fotosintéticas, aunque con diferencias más contrastadas. Las plantas adultas de *Stipa* acompañadas de *Cistus* tuvieron tasas similares a las de los individuos juveniles (Figura 7B). Sin embargo, las plantas juveniles de *Stipa* tuvieron más diferencias entre tratamientos, siendo las plantas control las que obtuvieron los valores significativamente más bajos (Figura 7B).



**Figura 7.** Conductancia estomática al vapor de agua y tasa de fijación de Carbono en hojas de *Cistus* (A) y *Stipa* (B) en julio de 2002. Los valores son medias  $\pm 1$  ES,  $n = 7$ . Las barras con letras diferentes indican diferencias significativas entre tamaños en el caso de *Cistus* (test de Scheffé;  $P < 0.001$  para ambas variables) y entre los tratamientos y tamaños en *Stipa* (test de Scheffé;  $P < 0.01$  para ambas variables, excepto para de las diferencias con S+C juvenil donde  $P < 0.05$  en ambos casos).

Las matas juveniles y adultas de *Stipa* tuvieron unos valores de  $F_v/F_m$  similares ( $0.774 \pm 0.003$ , Tabla 6B). Independientemente del tamaño de mata, las plantas de *Stipa* que crecían acompañadas de *Cistus* tuvieron unos valores ligera pero significativamente más altos que a las que se les eliminó *Cistus* ( $0.762 \pm 0.005$  vs.  $0.787 \pm 0.005$ ;  $P < 0.01$ , test de Scheffé), mientras que las *Stipa* control obtuvieron unos valores intermedios ( $0.775 \pm 0.005$ ).



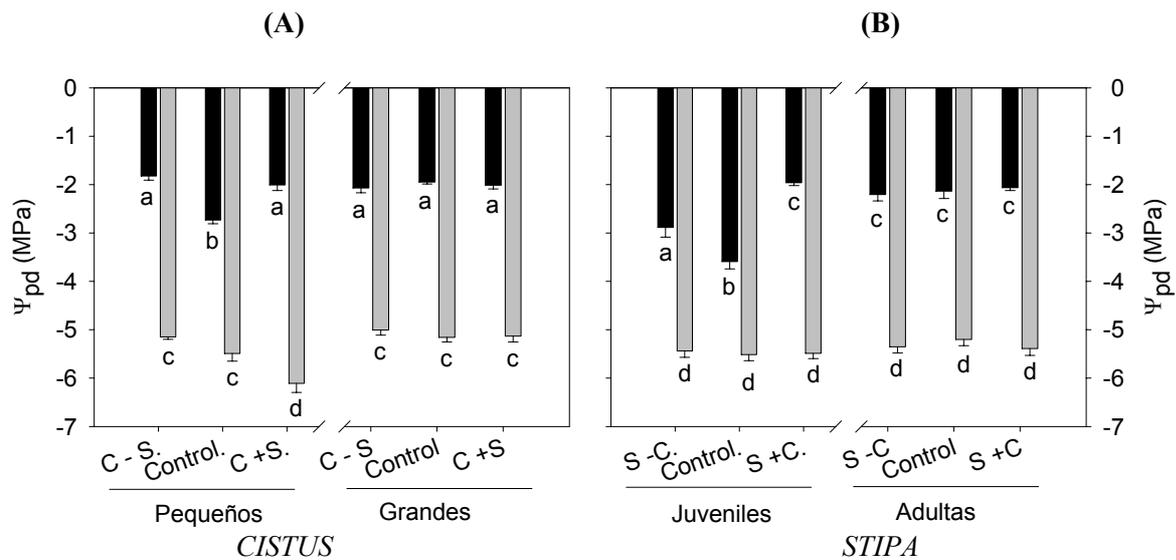
**Figura 8.** Contenido en N por gramo de hoja en plantas de *Cistus* y *Stipa* en julio de 2002. En el caso de las plantas de *Stipa* pequeñas se dan los valores del contenido en N por biomasa de planta. Los valores son medias +1 ES, n = 8. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y tamaños en el caso de las plantas de *Cistus* y entre tratamientos en cada tamaño en el caso de *Stipa* (test de Scheffé,  $P < 0.01$ ).

La cantidad de N de las hojas en las plantas de *Stipa* grandes fue más alto que en las pequeñas ( $7.1 \pm 0.8$  vs.  $6.7 \pm 0.8$   $\text{mg g}^{-1}$ , Tabla 6B). Entre tratamientos, las únicas diferencias se produjeron entre las plantas juveniles de *Stipa*, donde los individuos acompañados de *Cistus* duplicaron el contenido de N en la planta del de aquellos sin *Cistus*, teniendo las plantas control los valores más bajos (Figura 8B).

#### Estado hídrico

Las últimas lluvias que se produjeron en la zona de estudio a finales de junio de 2002, 10 días antes de que se midieran los potenciales hídricos en julio, y mes y medio antes de las medidas de agosto. Ello nos permitió analizar cómo respondieron las plantas al descenso en la disponibilidad de agua para las plantas.

En julio de 2002, cuando existía más disponibilidad de agua, las plantas de *Stipa* tuvieron potenciales significativamente más bajos que las de *Cistus* ( $-2.47 \pm 0.1$  vs.  $-2.10 \pm 0.06$  MPa,  $F_{1,72}=32.4$ ,  $P < 0.001$ ). En ambas especies, los individuos pequeños tuvieron unos valores promedio más bajos ( $-2.19 \pm 0.1$  MPa en *Cistus*,  $-2.81 \pm 0.2$  MPa en *Stipa*) que los grandes ( $-2.01 \pm 0.04$  MPa, en *Cistus*,  $-2.13 \pm 0.07$  MPa en *Stipa*, Tabla 9). Las matas grandes tuvieron una respuesta similar en los tres tratamientos (Figura 9A y B), mientras que en el grupo de las matas pequeñas fueron las plantas control las que obtuvieron los valores significativamente más bajos ( $-2.7 \pm 0.07$  MPa en *Cistus*,  $-3.6 \pm 0.15$  MPa en *Stipa*, Figura 7 y 8). En el caso de *Stipa*, las plantas acompañadas de *Cistus* fueron las que tuvieron potencial hídrico más alto ( $-2.0 \pm 0.04$  MPa, Figura 9B).



**Figura 9.** Potenciales hídricos antes del amanecer de los tallos de *Cistus* (A) y hojas de *Stipa* (B) en los meses de julio (barras negras) y agosto (barras grises) de 2002. Los valores de las barras son medias  $\pm 1$  ES,  $n = 7$ . En cada especie, barras con letras diferentes indican diferencias significativas (Test HSD de Tukey,  $P < 0.001$  excepto en la especie *Cistus* donde las comparaciones de cada mes por separado son  $P < 0.03$ - $0.001$  y en el caso de *Stipa* donde  $P < 0.03$  para las comparaciones en Julio con S-C juvenil).

Ambas especies acusaron la progresiva falta de agua a partir de julio, por lo que los potenciales disminuyeron drásticamente en agosto. En este mes, las dos especies tuvieron potenciales similares ( $F_{1,72}=0.58$ ,  $P = 0.45$ ), alcanzando unos valores promedio de  $-5.37 \pm 0.05$  MPa frente a los  $-2.30 \pm 0.06$  MPa de obtuvieron en julio (RM-ANOVA,  $F_{1,72}=10.56$ ,  $P < 0.01$ ). En agosto, las plantas de *Stipa* tuvieron valores de potencial muy similares entre sí (Figura 9B), lo mismo que *Cistus* (a excepción de plantas pequeñas de *Cistus* acompañadas de *Stipa*, que mostraron valores significativamente más bajos que el resto; Figura 9A).

Se observa, por tanto, que en los dos meses de medida el estado hídrico de las plantas grandes no guardó ninguna relación con la presencia o ausencia de una planta acompañante. En cambio, la presencia de una planta acompañante cuando el agua no fue limitante fue beneficioso para el estado hídrico de los individuos pequeños de ambas especies. Los resultados indican que la mejora del estado hídrico en plantas de *Cistus* pequeñas acompañadas en algún momento fue debida principalmente al tipo de suelo (i.e. los *Cistus* acompañados y a los que se les eliminó *Stipa* tuvieron potenciales similares entre si y más altos que los controles, Figura 9A). En cambio, para *Stipa* fue sobre todo el efecto protector de la mata de *Cistus* lo que mejoró su estado hídrico (i.e. las *Stipa* acompañadas son las que tuvieron los potenciales más altos, Figura 9B). Sin embargo, cuando la disponibilidad de agua disminuyó, las plantas juveniles de *Stipa* acompañadas de *Cistus* tuvieron potenciales similares a las demás plantas, quedando anulado el efecto beneficioso de la presencia de

*Cistus* por la escasez de agua. En cambio, los individuos pequeños de *Cistus* acusaron la competencia por el agua ejercida por *Stipa*, consecuencia de lo cual tuvieron los potenciales más bajos del conjunto de las plantas medidas.

## Discusión

En la interacción entre *Cistus* y *Stipa* se dan tanto efectos positivos como negativos cuyo balance varía dependiendo del estadio de desarrollo de las plantas y que, a largo plazo, son los responsables de la estructura de la comunidad. Existe un efecto nodriza de *Cistus* sobre los individuos juveniles de *Stipa*, mientras que los efectos de las plantas juveniles de *Stipa* sobre *Cistus* son negativos cuando el estrés es elevado y positivos cuando ese estrés disminuye. Estos datos sugieren que el balance de la interacción para cada especie es muy variable a corto plazo, pudiendo ser positivo o negativo dependiendo de las condiciones ambientales. Las plantas adultas, en cambio, no parecen perjudicarse por vivir en estrecha asociación espacial.

### *Efecto nodriza*

Los resultados del análisis espacial revelan un cambio en la asociación entre ambas especies a medida que los individuos de *Stipa* se desarrollan desde la fase de plántula hasta la fase adulta. Un 61% de los individuos juveniles de *Stipa* se encuentran asociados a *Cistus* (Figura 2h), lo que indica que este arbusto actúa como planta nodriza de *Stipa*. Los datos lo corroboran, ya que los juveniles de *Stipa* al amparo de *Cistus* se ven favorecidos en múltiples aspectos. Las plantas son, por ejemplo, de mayor tamaño (Tabla 1), las hojas también (Figura 5) y se duplica el contenido de nutrientes de la mata (Figura 8B) respecto de las plantas control. Además, si las condiciones no son muy severas, presentan un mejor estado hídrico (Figura 9B), lo que conduce a que puedan tener mayores tasas de intercambio gaseoso (Figura 7A y B) y marginalmente a una mayor eficiencia fotoquímica.

Las asociaciones espaciales entre plántulas de una especie y adultos de otra que los amparan son comunes; el fenómeno se suele denominar “síndrome de la planta nodriza” (Turner *et al.* 1966, 1969, Steenberg y Lowe 1969, 1977) y ha sido ampliamente constatado en numerosos ambientes, ecosistemas y tipos funcionales (ver revisión bibliográfica en Callaway y Walker 1997, además de Holzapfel y Mahall, 1999, Rousset y Lepart, 2000, Egerton *et al.* 2000, Tewksbury y Lloyd 2001). La mayoría de los efectos de facilitación de arbustos sobre herbáceas se han centrado en herbáceas o gramíneas anuales (Went 1942,

Muller 1953, Muller y Muller 1956, Shmida y Whittaker 1981, Zohary 1973, Sarig *et al.* 1994, Tielborger y Kadmon 1995, 1997) y son pocos los casos en los que se han estudiado estos procesos en gramíneas perennes (Aguar y Sala 1992, 1994, Bautista 1999 para árboles y gramíneas perennes, pero ver competencia entre herbáceas perennes y árboles o arbustos en Li y Wilson 1998)

Los mecanismos implicados en el efecto nodriza de *Cistus* sobre *Stipa* apuntan a dos fenómenos principales: a cambios en las propiedades físicas y nutricionales de los suelos y a los efectos derivados de la sombra del arbusto. Así, la cohabitación de ambas especies modificó de forma significativa el suelo en comparación con los cambios inducidos por cada especie por separado, ya que tuvieron un mayor contenido de MO y nutrientes (Figura 4), y mostraron una ligera tendencia a disminuir la densidad aparente (Figura 4) respecto de los claros no vegetados o de los suelos bajo los controles de ambas especies. Diversos autores han notado que la capacidad de retención de agua en los suelos bajo los arbustos suele mejorar respecto a la de los suelos en claros debido a cambios en la porosidad –mayor– y densidad aparente del suelo –menor– (Joffre y Rambal 1988, Pugnaire *et al.* 1996b). Además, Pugnaire *et al.* 2004 (en prensa) observaron que, en un sistema semiárido similar al estudiado, la cantidad de MO bajo arbustos de diversas especies se correlacionaba positivamente con una mayor humedad en el suelo. La cantidad de materia orgánica del suelo influye en las propiedades físicas del mismo y en la cantidad de humedad que retiene (Jenny 1980, Douchafour 1995). La MO aumenta la porosidad del suelo (Douchafour 1995), lo cual se correlaciona positivamente con la capacidad de infiltración de los mismos y su menor conductividad térmica (Hillel 1980, Chancellor 1994) y aumenta la estabilidad de los agregados (Torrentó *et al.* 1991, Oades y Waters, 1991; Boix-Fayos *et al.* 2001), correlacionándose positivamente con un menor tamaño de los mismos y con una mayor capacidad de retención de agua (Boix-Fayos *et al.* 2001). Por ello, los suelos modificados por las dos especies conviviendo, posiblemente infiltren y retengan más agua que aquellos bajo los controles. Ello explicaría en parte por qué en la época con mayor disponibilidad hídrica, los juveniles de *Stipa* tuvieron un mejor estado hídrico que los controles al convivir las dos especies (Figura 9). Sin embargo, cuando la escasez de agua es muy severa –agosto 2002– no hay apenas agua que retener y la mejora en las propiedades físicas del suelo no tienen ningún efecto sobre la planta (Figura 9).

Otro beneficio que puede suponer la asociación con *Cistus* para los juveniles de *Stipa* es la mayor cantidad de nutrientes que contienen los suelos (Figura 4), que le permiten absorber una mayor cantidad de nutrientes (Figura 8B). Esta acumulación de MO y

nutrientes es uno de los factores más comúnmente implicados en la facilitación, en general (Vetaas 1992, Callaway 1995, Callaway y Pugnaire 1999), y en los beneficios que obtiene la plántula de su nodriza en particular, sobre todo en ambientes áridos y semiáridos (Radwanski y Wickens 1967, García-Moya y McKell 1970, Weltzin y Coughenour 1990, Pugnaire *et al.* 1996a,b, Tirado 2003).

Un factor responsable de los beneficios que obtienen las plántulas de sus nodrizas es la sombra generada por las copas, sobre todo en ambientes áridos y semiáridos (Callaway 1995, Callaway y Walker 1997, Holgrem 1997). Gracias a la sombra de los arbustos, los juveniles de *Stipa* encontraron un microambiente con unas temperaturas más suaves y con una menor amplitud térmica (Tabla 1) y estuvieron sometidas a una menor radiación incidente (Figura 3) que en los claros, reduciendo el múltiple estrés –alta radiación, elevadas temperaturas y escasez hídrica– al que se ven sometidas las plantas en los claros. Esta mejora de las condiciones microclimáticas permite una reducción de la demanda evaporativa de la planta (Nobel 1980, Fuentes *et al.*, 1984, Vetaas 1992, Moro *et al.* 1997, Callaway y Pugnaire 1999) y, probablemente, también disminuyen la evaporación de agua del suelo (Domingo *et al.* 1999, 2001) permitiendo así una mejora del estado hídrico de la planta (Figura 9B) que, unido al mayor contenido de *N* foliar, le permite mantener un mayor intercambio gaseoso (Figura 7B) y aumentar su eficiencia fotoquímica, lo que en conjunto tiene un impacto importante y positivo en la fisiología de la planta (Ehleringer *et al.* 1999, Novoplansky y Goldberg 2001) que conduce con frecuencia a una mayor eficiencia biológica (Lechowicz 1984, Herrera 1991).

#### *Competencia entre la plántula y su benefactor*

Sin embargo, el balance de los efectos de los juveniles de *Stipa* sobre *Cistus* ha sido diferente. Los cambios en la capacidad de retención e infiltración de agua de los suelos parecen ser la causa del único beneficio que obtienen los arbustos de *Cistus* al convivir con los juveniles de *Stipa*, que mostraron un mejor estado hídrico cuando la escasez de agua fue moderada (Figura 9A). Sin embargo, cuando la escasez hídrica fue severa, este efecto beneficioso de la estructura del suelo no fue suficiente y primó la mayor capacidad competitiva de *Stipa* (Figura 9A).

Es decir, para *Stipa* convivir con *Cistus* compensa con creces los posibles efectos negativos de la coexistencia, pero no ocurre así con *Cistus*, ya que cuando el déficit hídrico es elevado se ve perjudicado por *Stipa*. Si las condiciones de estrés persisten, o si la planta

de *Stipa* adquiere un mayor desarrollo y aumenta el consumo de recursos, es posible que pueda llegar a desplazar a *Cistus*. Ello podría explicar el cambio observado en el porcentaje de asociación entre las dos especies con la edad. Sólo el 27% de los adultos de *Stipa* se encuentran asociados a *Cistus*, y el resto se encuentra distribuido al azar entre sí (Figura 2i). Un proceso parecido ocurre en gran parte de los trabajos que han analizado la interacción de la plántula con su nodriza, sugiriendo claramente que el balance entre las dos especies cambia a lo largo de la vida de ambas (Callaway y Walker 1997). Son numerosos los casos en los que se han observado patrones de mortalidad de plantas nodrizas en diversos sistemas, sugiriendo que determinadas especies que comienzan su vida amparados y beneficiados por las plantas nodrizas se convierten en importantes competidores de sus benefactores cuando maduran (Callaway y Walker 1997, ejemplos como McAuliffe 1984, Archer *et al.* 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Flores-Martínez *et al.* 1994).

Además de los indicados, otros procesos pueden explicar, alternativamente, el cambio de estructura en la comunidad con el tiempo; entre ellos, los procesos de eliminación de individuos de ambas especies por competencia intraespecífica y la mortalidad de plantas debido a estrés abiótico.

Nuestros datos inducen a pensar que una mezcla de estos tres procesos conducen al cambio de estructura observado. Por una parte, la distribución espacial de los arbustos pequeños y grandes de *Cistus* es regular (Figura 2f), lo que se relaciona con frecuencia con procesos de competencia entre individuos (Fowler 1986, Haase *et al.* 1996a, Whitford 2002). En cambio, los juveniles y adultos de *Stipa* se distribuyen en agregados a partir de distancias mayores a 50 cm (Figura 2e). Debido al gran tamaño de las semillas (promedio de 5 mg en la zona de estudio) y su dispersión principalmente anemócora (Gasque 1999), las semillas de esparto suelen recorrer cortas distancias, y la mayoría se encuentran en distancias menores a 3 m de la planta madre (Haase *et al.* 1995, Gasque 1999) acumulándose en sitios determinados del suelo (Haase *et al.* 1995). Ello implica cierta agregación espacial, pues se asientan en los claros entre matas adultas, pero el hecho de que esta agregación no se produzca a distancias menores al medio metro indica que hay una zona de exclusión para los juveniles, posiblemente por competencia intraespecífica (Wright 1982).

Sin embargo, aunque la producción de semillas de esparto puede ser elevada ( $12 \times 10^6$  ha<sup>-1</sup>, Haase *et al.* 1995), los establecimientos son escasos y en la mayoría de los años sólo se establece un número muy reducido de plantas, particularmente en zonas rocosas o lejos de las plantas adultas (Gutiérrez 2000). El principal motivo es la predación de semillas (Haase *et al.* 1995, Gasque 1999) y la escasez de agua, que hace que la gran mayoría de plántulas no

alcancen siquiera el primer verano. Algo semejante ocurre con *Cistus*, ya que producen un gran número de semillas que se acumulan en agregados (Pugnaire y Lozano 1997) y que germinan con relativa facilidad, aunque gran parte de las plántulas mueren durante el primer verano (Pugnaire y Lozano 1997).

*Balance final: interacción entre individuos adultos*

Sin embargo, si el individuo de *Cistus* sobrepasa la etapa en la cual la gramínea lo puede llegar a eliminar por competencia, o si es englobado por el crecimiento de plantas adultas de *Stipa*, la interacción entre ambas especies cambia. Los resultados indican que el pequeño grupo de individuos adultos de estas dos especies que se encuentran formando agregados (Figura 2i), apenas se ven afectados por la presencia del otro, independientemente de las condiciones abióticas que se den. Incluso existe una ligera tendencia a que mejore el estado fisiológico de *Cistus* (Figuras 5, 7A y 8A). Esta situación puede responder a que, o bien se ha producido una diferenciación de nicho, o bien la mejora de las condiciones abióticas al vivir juntas compensa la competencia que se pudiera producir.

En los ambientes mediterráneos secos y semiáridos de la península, los suelos bajo las matas adultas de *Stipa* tienen unas propiedades claramente más favorables para el desarrollo de las plantas que las de los claros entre matas. Generalmente tienen mayor contenido en nutrientes (Puigdefábregas y Sánchez 1996, Capítulo IV), mejores propiedades físicas y una menor compactación de la superficie (Bochet *et al.*, 1999), una tasa de infiltración mayor (Cerdà, 1997), y una mayor capacidad de retención de agua (Maestre *et al.* 2001). En nuestra zona de estudio, las raíces de *Cistus* suelen extenderse horizontalmente en los primeros 50 cm de suelo, hasta donde se encuentra el afloramiento petrocálcico que generalmente no pueden penetrar. Hemos encontrado raíces del arbusto a más de 0.75 m de distancia del tronco, por lo que es posible que las raíces de los *Cistus* que conviven con adultos de *Stipa* estén explorando dos ambientes edáficos claramente diferenciados: bajo las matas de *Stipa* y en los claros entre matas. Así, podrá aprovechar las mejores condiciones del suelo que proporciona *Stipa* aun a pesar de competir por los recursos con ella. Por otro lado, es posible que los arbustos de *Cistus* más grandes se hayan visto favorecidos por la sombra que generan los adultos de *Stipa* ya que con frecuencia los sobrepasan en altura. *Stipa* a su vez se puede beneficiar –marginamente– de la sombra producida por *Cistus* y de la acumulación de hojarasca que, como hemos comprobado con los juveniles, pueden tener importancia para la dinámica de nutrientes. Las plantas tienden a agruparse espacialmente cuando las

condiciones físicas son severas (Schlesinger *et al.* 1990, Montaña 1992). Esta agregación ha sido comúnmente indicada como evidencia de interacciones positivas entre las especies agrupadas (Haase *et al.* 1997, Kikvidze y Nakhutsrishvili 1998, Eccles *et al.* 1999), aunque un patrón en agregado o al azar no siempre implique un predominio de las interacciones positivas (Fowler 1986, Whitford 2002). Hay, sin embargo, evidencias de que la distribución espacial de las especies tiene un efecto considerable en el crecimiento y reproducción de las plantas que interaccionan, y consecuentemente, en la coexistencia y diversidad de estas especies (Stoll y Prati 2001).

De todas formas, el bajo porcentaje de asociación entre los individuos adultos y los distintos fenómenos de competencia intra e interespecífica que sufre *Cistus*, unido a que no suele vivir más de 20 años (Monné-Bosch y Alegre 2002), frente a la gran longevidad de las plantas de *Stipa*, sugieren que *Cistus* terminará por desaparecer o tener una menor presencia en este ecosistema con el paso de los años.

En resumen, la interacción entre plantas adultas de *Cistus* y *Stipa* parece reflejar una situación en la que los beneficios de la convivencia compensan los efectos negativos que la competencia por los recursos puede producir. En ambientes extremos como son las zonas áridas la facilitación tiene una importancia particular, como se ha indicado más arriba, y la aparente neutralidad de las interacciones hay que interpretarlas en este sentido.

### *Conclusiones*

En la interacción entre *Cistus* y *Stipa* se dan tanto efectos positivos como negativos cuyo balance varía dependiendo del estadio de desarrollo de las plantas y que, a largo plazo, son los responsables de la estructura de la comunidad. Los resultados indican que, aparentemente, las plantas adultas no se perjudican por vivir en estrecha asociación espacial, aunque es más realista afirmar que los efectos positivos son de la misma magnitud que los negativos. Sin embargo, los efectos de *Cistus* sobre los individuos juveniles de *Stipa* son positivos, debido principalmente a la mejora de las condiciones microclimáticas y al mayor contenido de nutrientes que encuentran bajo la copa. Los individuos de *Cistus*, por el contrario, sufren la competencia de los juveniles de *Stipa*, siendo particularmente evidentes los efectos negativos cuando la disponibilidad hídrica es baja. Estos datos sugieren que el balance de la interacción para cada especie es muy variable a corto plazo, pudiendo ser positivo o negativo según la disponibilidad de agua.

### Componentes aérea y subterránea de la interacción entre individuos de *Stipa* en un gradiente de productividad

#### Introducción

En el ámbito de la ecología de comunidades existen diversas ideas respecto al control que ejerce el medio sobre la intensidad de la interacción entre plantas, existiendo una gran controversia entre las dos principales corrientes de opinión. El modelo de Grime (1979), por una parte, considera que la competencia será más intensa a medida que el hábitat sea más productivo. Así, en medios con baja disponibilidad de recursos las interacciones competitivas serán menos importantes para el crecimiento de la planta que la limitación impuesta por los recursos (Grime 1973, 1979, Keddy 1989). A medida que el medio es más productivo, el crecimiento de los individuos será mayor y se incrementarán sus requerimientos, lo que dará lugar a un incremento en la intensidad de la competencia (Huston 1979) tanto a nivel de la parte aérea como de la subterránea (Grime 1973, 1979, Keddy 1989). Por otra parte, Tilman (1988) postula que, dado que los recursos son limitantes en todos los ambientes, no cambiará la intensidad de la competencia a lo largo de un gradiente de productividad, sino que se desplazará desde los recursos subterráneos (nutrientes y agua) a los aéreos (radiación) o viceversa (Tilman 1988, Wilson y Tilman 1991, 1993, 1995). Así, la competencia por los recursos subterráneos será más intensa en medios poco fértiles, desplazándose gradualmente hacia una mayor intensidad en la parte aérea con el incremento de la disponibilidad de recursos (Newman 1973, Chapin y Shaver 1985, Grubb 1985, Tilman 1988).

Un análisis detallado de los resultados publicados muestra que las evidencias en uno u otro sentido no son concluyentes (Cahill 2002), variando desde los que no encontraron ninguna relación entre la intensidad de la competencia y la productividad (Wilson y Tilman 1991, Wilson 1993a, Wilson y Tilman 1993, Reader *et al.* 1994, Kadmon 1995, Belcher *et al.* 1995, Peltzer *et al.* 1998, Cahill 1999, Cahill 2002), hasta los que encontraron una correlación positiva (Gurevitch 1986, Reader y Best 1989, Reader 1990, Kadmon 1995, Twolan-Strutt y Keddy 1996, Sammul *et al.* 2000, Pugnaire y Luque 2001) o negativa (Davis *et al.* 1998, meta-análisis en Goldberg *et al.* 1999). Por otro lado, la competencia radicular puede disminuir (Putz y Canham 1992, Wilson 1993b, Wilson y Tilman 1993,

1995, Cahill 1999, Pugnaire y Luque 2001) o permanecer constante al aumentar la productividad del medio (Belcher *et al.* 1995, Twolan-Strutt y Keddy 1996, Peltzer *et al.* 1998, Cahill 2002), mientras que la competencia aérea puede aumentar (Putz y Canham 1992) o permanecer constante con la productividad (Cahill 1999, Cahill 2002).

La revisión de Cahill (2002) pone de manifiesto que muy pocos estudios han tratado este tema en ambientes áridos o semiáridos. Los que hay, apuntan hacia un aumento de la intensidad de la competencia a medida que aumenta la disponibilidad de recursos en el medio, sobre todo de agua (Gurevitch 1986; Kadmon 1995, Pugnaire y Luque 2001). Sin embargo, hasta la fecha hay pocos datos sobre el desplazamiento de la importancia relativa de las distintas componentes de la competencia a lo largo de un gradiente de aridez (Casper y Jackson 1997, pero ver Pugnaire y Luque 2001).

Cahill (2002) apunta que una de las posibles causas de esta falta de tendencias claras sea que muchos de estos experimentos no miden los efectos de los componentes radicular y aéreo de la competencia, sino sólo uno de ellos (generalmente el radicular) además del efecto global de la competencia, asumiendo que el debido a la competencia aérea es la resta de ambos. Ello implica la asunción de que la competencia radicular y aérea son independientes y que, por tanto, la combinación de los efectos que ejercen ambas partes sobre la planta son aditivos (Wilson y Tilman 1993, Belcher *et al.* 1995, Twolan-Strutt y Keddy 1996, Peltzer *et al.* 1998). Sin embargo, existen evidencias experimentales en invernadero (Donald 1958, revisión de Wilson 1988) y en condiciones naturales (Jackson y Caldwell 1992, Cahill 1999) que demuestran que esta asunción no es siempre válida. El resultado de la combinación de la competencia aérea y radicular puede ejercer un efecto sobre la planta (a) mayor que la suma de los efectos de las dos partes por separado ( efecto sinérgico), (b) menor que la suma de las partes (efecto antagónico) o (c) igual que la suma de las partes (efecto aditivo). Es necesario, por tanto, aislar experimentalmente la competencia aérea y radicular de los vecinos para poder presentar evidencias que ayuden a clarificar la relación entre la intensidad de la competencia y los gradientes de productividad (Cahill 1999).

Otra posible causa de la falta de concordancia entre los modelos de Grime y Tilman es que sólo consideran un tipo de interacción entre plantas, la competencia. Sin embargo, las interacciones positivas entre plantas son relativamente frecuentes en la naturaleza (Callaway 1995, Bruno *et al.* 2003) y más aún en los ambientes poco productivos (Bertness y Callaway 1994). La competencia y la facilitación entre vecinos pueden operar de forma simultánea sobre la misma planta (Walker and Chapin 1986, Callaway *et al.* 1991, Aguiar *et al.* 1992, Bertness y Shumway 1993, Aguiar y Sala 1994, Holzapfel y Mahall 1999), aunque sus

efectos difícilmente pueden ser aislados experimentalmente, ya que en cualquier experimento de exclusión de vecinos se eliminarán todos los efectos que ejercían los mismos, tanto los negativos como los positivos. Por ello, en aquellas comunidades donde existe facilitación, la interpretación de los resultados estará sesgada si sólo se considera el fenómeno de competencia, lo que conducirá a detectar una menor presión competitiva de la que en realidad existe. Un ejemplo de ello es el estudio que realizaron en un gradiente de productividad en ambiente semiárido Pugnaire y Luque (2001). Encontraron que más que un cambio en la intensidad de la competencia total, lo que se produjo es una disminución de la intensidad de la facilitación al aumentar la productividad. A su vez, Goldberg *et al.* 1999, mediante meta-análisis de numerosos estudios con distintas especies y niveles de productividad del medio, intentaron obtener patrones que ayudaran a comprobar cuál de estos dos modelos conceptuales era el más factible en la naturaleza. Los resultados mostraron toda una variedad de situaciones dependiendo de la variable de respuesta seleccionada. Si se medía biomasa final y supervivencia de las plantas, el patrón resultante indicaba que la competencia disminuía con la mayor productividad de las plantas, mientras que la tasa de crecimiento no variaba. Por otro lado, los efectos de las interacciones positivas sobre la biomasa final y la tasa de crecimiento parecían ser más comunes en los medios con menor productividad vegetal, pero fueron más frecuentes en los medios más productivos cuando lo que se medía era la supervivencia de las plántulas.

En este contexto, nuestros objetivos en este estudio son, en primer lugar, investigar si existe competencia por los recursos entre clones de una gramínea perenne en un ambiente semiárido de vegetación dispersa y, en segundo lugar, analizar si existe un cambio en la intensidad de la interacción de las partes aérea y subterránea a lo largo de un gradiente de productividad. Para ello se realizó un experimento factorial en el que se eliminaron las partes aérea y subterránea de individuos de una misma especie en dos parcelas dentro de un gradiente altitudinal en el SE de la Península Ibérica.

La especie seleccionada es *Stipa tenacissima* L., una gramínea con crecimiento clonal. Una planta clonal consiste en un grupo de clones o módulos que se pueden considerar como individuos dentro de una población (Callaghan, 1988) o unidades semiautónomas (Oborny *et al.* 2000). Los nuevos módulos que emergen en una planta clonal importan nutrientes, agua, hormonas, etc. de los módulos progenitores hasta que se establecen, después de lo cual no tienen por qué depender del aporte materno (Oborny *et al.* 2000). De hecho, en las herbáceas clonales el mantenimiento de los módulos más jóvenes por parte de los más antiguos generalmente va desapareciendo a medida que el nuevo módulo se desarrolla (Alofe y

Schrader 1975, Allesio y Tieszen 1975, Lytle y Hull 1980, Colvill y Marshall 1981). Cada módulo tiene la capacidad de desarrollar todos los órganos necesarios para la supervivencia y reproducción de toda la planta (Harper y Bell 1979, Jackson *et al.* 1985), y su grado de interdependencia varía enormemente entre especies (ver las revisiones de Pitelka y Ashmun 1985, Marshall 1990, Kelly 1995, Alpert 1996a, van Groenendael *et al.* 1996), aunque se pueden distinguir dos extremos, los separadores y los integradores. En una planta clonal típicamente “separadora”, los módulos ya establecidos son fisiológicamente independientes (Eriksson y Jerling 1990). Las interconexiones anatómicas (estolones, rizomas etc.) gradualmente dejan de transportar material e incluso pueden llegar a seccionarse cuando el nuevo módulo enraíza, convirtiéndose en un individuo que se abastece a si mismo (Pitelka y Ashmun 1985, Schmid y Bazzaz 1987). Incluso se ha observado en algunas especies que existe una programación en su fragmentación dependiente de su grado de desarrollo (Eriksson y Jerling 1990, Kelly 1995, Wilhalm 1996).

Por el contrario, una especie clonal típicamente “integradora” mantiene las conexiones entre los módulos a lo largo de toda la vida del módulo y se produce un movimiento abundante de recursos entre módulos. Se han observado casos de intercambio de sustancias a distancias de hasta un metro (Headley *et al.* 1988, Carlsson *et al.* 1990, Alpert 1996b) y muy rápidos (Callaghan 1980). En estos casos, la autonomía de los módulos es sólo potencial y se producirá cuando la interconexión se rompa debido a herbivoría o cualquier otro daño físico (Pitelka y Ashmun 1985, Schmid y Bazzaz 1987). En esta estrategia, la mata constituye una única unidad fisiológica integrada (*sensu* Watson 1986).

Independientemente de que *Stipa* sea una planta de tipo “integrador” o “separador”, los experimentos se realizaron sobre la parte de más edad de individuos adultos de *Stipa* (zona central). Si existieran conexiones anatómicas con los módulos periféricos (vecinos), probablemente apenas deben ser funcionales, por lo que asumimos que la integración entre estos módulos es muy débil.

En este contexto, nuestras hipótesis son:

1. En un ambiente extremo como es el semiárido, los módulos de la misma mata interaccionan entre sí y los efectos pueden ser tanto negativos como positivos.
2. Estas interacciones se pueden producir tanto en la parte aérea como en la subterránea, y pueden ser diferentes en intensidad y signo.
3. La intensidad de la interacción de las partes aérea y subterránea puede variar dependiendo de la disponibilidad de recursos que existan en el medio.

4. El balance final de la interacción entre módulos puede no ser igual a la suma de los efectos de las partes aérea y subterránea por separado.
5. La dispersión espacial de las matas de *Stipa* es debido, entre otros procesos, a la competencia entre matas.

Para probar estas hipótesis hemos realizado un experimento con manipulaciones experimentales y analizado diversas variables en la planta, que abarcan desde la biomasa de las plantas y hojas, el estado fisiológico, la tasa de crecimiento hasta medidas indirectas de éxito reproductivo. La última hipótesis se contrastó en un experimento diferente en el que se eliminaron matas de *Stipa* alrededor de la planta tratamiento y se midió la respuesta de las plantas seleccionadas.

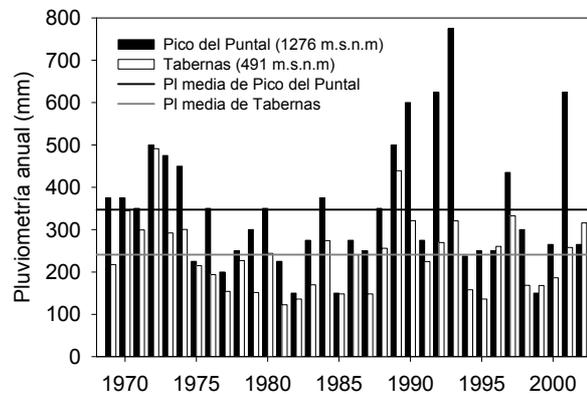
## Material y métodos

### *Sitio de campo y especie*

En marzo de 1999 se seleccionaron dos parcelas de trabajo a distintas altitudes en la ladera norte de Sierra Alhamilla (Almería). El clima es mediterráneo semiárido, con temperaturas suaves (media de 18 °C) y una marcada sequía estival de Junio a Septiembre, periodo en la cual no hay precipitaciones en la mayoría de los años. Sin embargo, entre la cota más baja y la cumbre de la sierra hay un gradiente climático con diferencias de precipitación en torno a los 100 mm anuales (Figura 1) lo que, junto a las diferentes litologías existentes en la ladera, provoca un marcado gradiente de comunidades vegetales. Así, entre los 450-800 metros de altitud la vegetación dominante son los espartales de *Stipa tenacissima* mezclados con diversas especies de arbustos. A partir de los 800-900 metros se produce una transición hacia el retamar con espartos dispersos y después hacia el encinar, que domina a partir de los 900-950 metros.

En las dos parcelas de estudio la especie dominante es el esparto; ambas están cercanas a los límites altitudinales de esta formación vegetal, tienen una pendiente suave (inferior a los 10°), están orientadas hacia el oeste, y los suelos tienen características similares. La parcela baja (PB) se encuentra a 430 m de altura (37° 01' N, 2° 23' W) y la alta (PA) a 700 m (37° 00' N, 2° 22' W). En la parcela baja la litología predominante son calcarenitas y conglomerados miocenos mezclados con margas arenosas, mientras que en la alta predominan cuarcitas y rocas carbonatadas mezcladas con afloraciones de micaesquisto (IGME, 1975). Los suelos, por lo general, son regosoles calcáreos y eútricos con intrusión de litosoles y, en el caso de la parcela baja, de solonchaks órticos (LUCDEME 1987). El

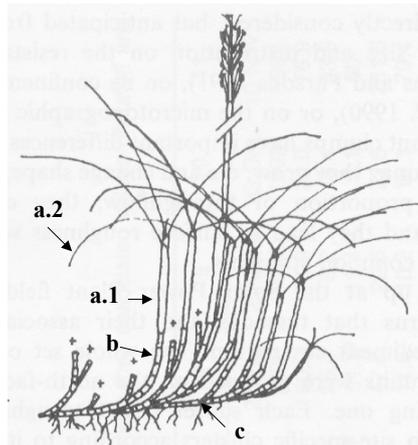
espartal de las dos parcelas se diferencia por la cobertura (25.8% en PB vs. 31.7% en PA, calculado a partir 6 transectos lineales de 50 m en cada parcela) y por las especies arbustivas que acompañan al esparto.



**Figura 1.** Precipitación anual al pie de la ladera norte y en la cumbre de Sierra Alhamilla (datos del INM para la estación de Tabernas y de la CHSE para el Pico del Puntal). Las líneas representan el promedio de lluvias de cada serie en ambas estaciones (línea gris para Tabernas, negra para El Puntal).

El esparto (*Stipa tenacissima*) es una gramínea (Fam. Poaceae) perenne con crecimiento clonal que forma macollas de hasta un metro de altura. Una macolla de esparto se ve como un conjunto compacto de penachos de hojas verdes en posición más o menos vertical con una espesa malla de hojas secas entrecruzadas. Cada penacho de hojas es en realidad un tallo de cuyos nodos parten entre 2 y 4 hojas erectas y verdes y 3-10 hojas secas. Al conjunto de tallo y hojas lo denominaremos **brote**. La hoja está formada por una vaina que rodea el tallo y un limbo, la parte fotosintéticamente activa, que puede llegar a tener 1 metro de longitud y que a partir de ahora denominaremos **hoja**. La arquitectura de la copa del esparto esta constituida de tal forma que las vainas que rodean al tallo evitan su torsión (Sánchez, 1995) y los limbos al morir se doblan hacia abajo y se enredan entre sí formando una malla intrincada (Sánchez, 1995). Ambos, vainas y limbos muertos, mantienen en posición vertical a los brotes y hojas vivas, dan al conjunto una gran estabilidad y ensombrecen la mitad inferior de la macolla. Los brotes están agrupados en conjuntos densos con un mismo origen que comparten un mismo segmento de rizoma con raíces. Estas raíces forman un sistema fasciculado y denso y no suelen superar los 50 cm de profundidad (Sánchez, 1995). A cada uno de estos conjuntos de brotes los denominaremos **módulos**. Estos módulos son unidades funcionales completas, similares y autónomas; es decir, cada módulo puede considerarse como un individuo completo ya que posee raíces, rizomas, tallos

y hojas propios y potencialmente puede formar un nuevo individuo aislado en el caso de que sea separado físicamente de la planta parental (Scrosati 2002). Los módulos pueden estar anatómicamente conectados a través de los rizomas, pudiendo potencialmente compartir recursos entre sí (Scrosati 2002). El conjunto de módulos forman la **mata** o **macolla**. Si se corta la unión entre módulos éstos se desconectarán fisiológicamente, funcionando como individuos autónomos.

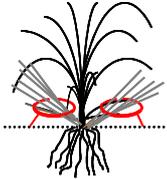
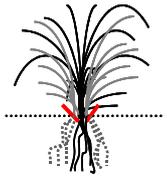
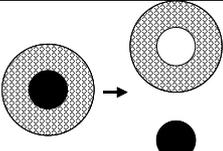
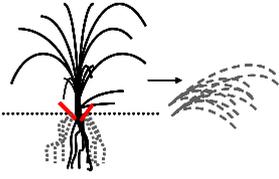
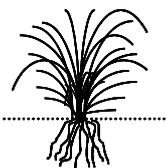


**Figura 2.** Módulo de *Stipa* sin hojas secas. (a.1) vaina, (a.2) limbo, (a.1+ a.2) hoja, (b) tallo, (c) rizoma. Hoja y tallo forman el brote. Imagen modificada de Puigdefábregas y Sánchez (1996).

Las hojas viven entre 1 y 2 años. Son esclerófilas, de hasta 100 cm de longitud y 2-3 mm de diámetro y suelen estar plegadas o convolutas en las épocas de sequía. El crecimiento de las hojas se suele paralizar en el verano cuando el déficit hídrico es elevado (Pugnaire *et al.* 1996c, Pugnaire y Haase 1996, Haase *et al.* 1999) aunque no es una parada debido a una dormancia estival ya que las hojas responden de forma oportunista a los pulsos de agua (Pugnaire *et al.* 1996c, Balaguer *et al.* 2002). Cuando la hoja se seca, tanto la vaina como el limbo se mantienen adheridos al tallo durante bastantes años (promedio de 5.9 años, Puigdefábregas *et al.* 1996).

### *Diseño experimental*

*Modificación de los niveles de interacción entre módulos de Stipa:* Entre febrero y marzo de 1999, en cada parcela se seleccionaron 40 plantas de esparto de aproximadamente 0.8-1 m<sup>2</sup> de área basal y entre 70-90 cm de altura y se les asignó al azar un tratamiento. En cada macolla, se seleccionaron los módulos centrales incluidos dentro de una circunferencia de aproximadamente 20 cm de radio (Figura 3, círculo negro).

Vista aérea	Vista en planta	Tipo de tratamiento	Símbolo en texto
<p>Se doblan los módulos periféricos hacia el suelo, manteniéndolos vivos</p> 		ELIMINACIÓN INTERACCIÓN AÉREA	R (-A+R)
<p>Se cortan por la base los módulos pero se dejan en la misma posición, se aíslan las raíces</p> 		ELIMINACIÓN INTERACCIÓN RADICULAR	A (+A-R)
<p>Se eliminan módulos periféricos y se aíslan las raíces</p> 		SIN INTERACCIÓN	N (-A-R)
<p>Macolla intacta</p> 		AMBOS TIPOS DE INTERACCIÓN	T (+A+R)

**Figura 3.** Tratamientos aplicados a las macollas de esparto. En la vista aérea, la circunferencia central negra es la parte de la planta que queda intacta -módulos tratamiento-, mientras que las partes grises corresponden a los módulos vecinos. En la vista en planta, las líneas negras son los módulos tratamiento, el resto vecinos. En general, color gris en cuadrícula o punteados son módulos muertos, en continuo o rayado son vecinos vivos.

Al resto de los módulos se les aplicaron los siguientes tratamientos: en 10 macollas se doblaron hacia el suelo, manteniéndolos en posición horizontal con las raíces intactas. Se pretendía eliminar el efecto sobre los módulos centrales de la parte aérea de los módulos periféricos (-A) pero manteniendo la actividad de sus raíces (+R) (Figura 3, **tratamiento R**). En otras 10 macollas los módulos periféricos se seccionaron desde la base, dejándolos en la posición original para mantener la estructura de la parte aérea intacta (+A), mientras que se realizaron incisiones en el suelo de unos 10 cm de profundidad alrededor de los módulos centrales. Así, se consiguió la desconexión entre los rizomas (-R) de los módulos centrales y periféricos (Figura 3, **tratamiento A**). Por tanto, cada planta mantendrá toda la estructura física de la parte aérea, pero sólo permanecerán vivos los módulos centrales con sus rizomas

y raíces. En otras 10 macollas se eliminaron los módulos periféricos, dejando los centrales intactos, eliminando el efecto que pudieran ejercer sobre los módulos centrales tanto a nivel de la parte aérea (-A) como radicular (-R) (Figura 3, **tratamiento N**). Las diez macollas restantes actuaron de control y se mantuvieron intactas, de forma que los módulos centrales interaccionaron con los módulos periféricos tanto en la parte aérea como radicular (+A+R) (Figura 3, **tratamiento T** o **control**). A partir de ahora denominaremos a los módulos centrales como plantas **tratamiento** y a los periféricos (vivos o muertos) como **vecinos**.

La forma de realizar los tratamientos de exclusión de vecinos cumplen las recomendaciones de McPhee y Aarsen (2001). El tratamiento de exclusión de raíces dejó las condiciones de suelo prácticamente inalteradas, permitiendo el libre flujo de solutos en todo el área de influencia de las raíces. Los módulos vecinos doblados hacia el suelo no ejercieron sombra sobre los tratamientos.

El experimento finalizó en julio de 2001, recogiendo la parte aérea de todos los módulos (tratamiento y vecinos). La cantidad de raíces se estimó en la parte central de cada planta y se tomaron muestras de suelo para el análisis de sus características físico-químicas.

#### *Caracterización de las diferencias abióticas entre las dos parcelas*

La humedad del suelo se midió en claros no vegetados a 20 cm de profundidad con sensores SBIB-CHS (EEZA, Almería), que determinan de forma continua y simultánea la temperatura y humedad volumétrica del suelo. Se midió también la temperatura del aire a 10 cm de altura. Los sensores estaban conectados, en ambos casos, a registradores de datos HOBO H8 (Onset Computers, Pocasset, MA, USA) que almacenaron un registro cada 5 minutos en periodos de 2 a 5 días cada mes de medida.

En cada parcela se tomaron 9 muestras cilíndricas de suelo, de 10 cm de profundidad y 5 cm de diámetro (196.3 cm<sup>3</sup>). Cada muestra se mezcló y secó al aire en el laboratorio, se pesó y se calculó la densidad aparente utilizando para ello la masa de cada muestra y el volumen del cilindro. Posteriormente, cada muestra se pasó por un tamiz de 2 mm de luz. En estas muestras se determinó el pH y la conductividad eléctrica por el método de pasta saturada (Porta *et al.* 1986) con un pHmetro y conductímetro (Crison Instrument S.p.A., Italia), el contenido en materia orgánica mediante digestión húmeda (Porta *et al.* 1986), el contenido de nitrógeno total mediante análisis de Kjeldahl utilizando SeSO<sub>4</sub>-K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> como catalizador y un sistema digestor, destilador y analizador automáticos (UDK 140 de Velp Científica, Italia) y el fósforo soluble, mediante el método de Watanabe y Olsen (1965).

### *Diferencias microclimáticas entre tratamientos*

Al final del experimento se colocaron sensores SBIB-CHS a 20 cm de profundidad bajo las plantas, así como sensores de temperatura en el centro y en la periferia de los módulos tratamiento y en los claros no vegetados. En un día claro de septiembre se colocaron en la parcela baja sensores de radiación PAR (*Photosynthetically Active Radiation*, 400-700 nm, Skye Instruments Ltd., Powys, UK) en los claros no vegetados y a la altura de la base de los limbos de las hojas creciendo en el centro de plantas similares a los tratamientos R(-A+R) y T(+A+R). Todos estos sensores estuvieron conectados a registradores de datos HOBO, que almacenaron datos en periodos de 3-4 días en el caso de la temperatura, y de un día sin nubes en el caso de la radiación PAR. En cada caso se usaron dos o tres réplicas por tratamiento.

### *Relaciones alométricas y crecimiento*

Al inicio del experimento se midió la cobertura basal de los módulos vecinos y de los módulos tratamiento como estima de su tamaño. Al final del experimento se contó el número de brotes en los módulos tratamiento y se determinó el peso seco de los módulos tratamiento y de los vecinos. En el caso del tratamiento N (eliminación total de vecinos) el peso seco de vecinos se estimó sólo al principio del experimento. También se identificó el número de brotes que tenían dos hojas creciendo simultáneamente, que no es habitual, y que denominamos brotes “dobles”.

En febrero de cada año se seleccionaron 4 hojas inmaduras por planta con una longitud de limbo entre 7 y 11 cm. Se marcaron y se midió su longitud en seis ocasiones cada año. Con estos datos se ajustó un modelo de crecimiento anual de las hojas de *Stipa*. Los datos incluidos en los análisis estadísticos (regresiones no lineales) son la media del crecimiento de las cuatro hojas de cada planta.

Al final del experimento se seleccionaron al azar 10 brotes por planta y se aisló la hoja madura y verde. Cada hoja se midió y se pesó, y se calculó la longitud específica de hoja o *SLL* como la razón entre ambas medidas; también se determinó el diámetro y peso seco de un segmento central de 10 cm de longitud para calcular el área específica de hoja (*SLA*, relación entre área de la hoja y su peso). En cada brote se estimó el peso seco del tallo despojado de las vainas remanentes.

*Estado fisiológico de las plantas*

En ambas parcelas se seleccionaron hojas maduras y verdes con la misma orientación en 6-8 plantas de cada tratamiento y parcela en las cuales se midieron la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $Fv/Fm$ ) y el potencial hídrico ( $\Psi_{pd}$ ) antes del amanecer, la conductancia estomática al vapor de agua ( $gs$ ) y la tasa de fijación de  $CO_2$  ( $A$ ) en las fechas indicadas en la Tabla 1.

El  $Fv/Fm$  se midió mediante un fluorímetro de inducción de la clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK) en hojas sometidas a 30' de oscuridad. El potencial hídrico de las hojas antes del amanecer se midió con una cámara de presión (Skye Instruments Ltd., Powys, UK). La conductancia estomática al vapor de agua ( $gs$ ) y tasa fotosintética ( $A$ ) se midieron a primera hora de la mañana (8-8.30 GMT) bajo luz solar saturante, siempre por encima de los  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mediante un analizador portátil de gases por infrarrojos o IRGA -*InfraRed Gas Analyser*- (Lci; Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, UK), procurando que el intervalo de temperaturas de la hoja entre las primeras y últimas medidas no sobrepasara los  $5 \text{ }^\circ\text{C}$ . Como las hojas de *Stipa* son filiformes, fue necesario introducir varias hojas dentro de la cubeta del IRGA para poder realizar la medida. El área foliar implicada en cada medida se estimó como el ancho del conjunto de hojas multiplicado por la longitud de la cubeta y por  $\pi/2$ , ya que al ser hojas cilíndricas, se ha realizado la corrección recomendada por Clegg (1992).

	2000		2001	
	N	Meses	N	Meses
$\Psi_{pd}$	6	Fb, Ab, Jn, Jl,Dc	6	Fb, My, Jl
$A$	5	Ab, Jn, Jl,Dc	5	Fb, My, Jl
$gs$	5	Ab, Jn, Jl,Dc	5	Fb, My, Jl
$Fv/Fm$	6	Fb, Ab, Jn, Jl,Dc	6	Fb, My, Jl
$N, P$ foliar	--	--	9,6	Julio

**Tabla 1.** Variables fisiológicas medidas: potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ), tasa de fijación de carbono ( $A$ ) y de conductancia estomática al vapor de agua ( $gs$ ), eficiencia fotoquímica del PSII ( $Fv/Fm$ ), contenido en nitrógeno ( $N$ ) y fósforo ( $P$ ) de las hojas. N es el número de réplicas y Meses, los meses de medida.

Al final del experimento se recogió el conjunto de hojas maduras y verdes de 10 brotes por réplica en cada tratamiento y se secaron en una estufa a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  durante un mínimo de 72 h. Se midió el contenido de  $N$  y  $P$  en las hojas con los mismos métodos que los utilizados para el suelo.

*Potencial reproductivo*

A finales de mayo de 2000 y 2001 se contó el número de espigas de cada planta. Se tomaron 3 espigas de cada una y se contó el número de flores en cada espiga, obteniendo el valor promedio para cada planta. También se recogieron entre 50 y 60 semillas por planta y se secaron en una estufa a 70°C durante 48 horas. De cada muestra se seleccionaron 30 semillas no vanas y se pesaron.

*Intensidad de la interacción entre vecinos*

Para determinar si la intensidad de la interacción entre vecinos cambia en función de la productividad del medio y si se debe a cambios en los efectos producidos por las raíces o copas vecinas, se calculó para cada tratamiento en cada parcela el índice relativo de la intensidad de la interacción *RII* (Capítulo 1) que mide la intensidad del efecto de vecinos. *RII* se calculó independientemente para la parte aérea, para la parte radicular, y para ambas a la vez de la siguiente forma (ecuaciones 1-3):

$$\text{Intensidad global de la interacción con los vecinos: } RII_T = \frac{(T - N)}{(T + N)} \quad (1)$$

$$\text{Intensidad de la interacción con la parte aérea de los vecinos: } RII_A = \frac{(A - N)}{(A + N)} \quad (2)$$

$$\text{Intensidad de la interacción con las raíces de los vecinos: } RII_R = \frac{(R - N)}{(R + N)} \quad (3)$$

Donde N es el valor promedio que han obtenido las plantas sin vecinos (tratamiento N) para una determinada variable y T, A y R son, respectivamente, el valor promedio obtenido en los tratamientos T, A y R. El rango de *RII* se encuentra entre -1 y +1, siendo negativo cuando el efecto de la interacción con los vecinos es competitivo y positivo cuando el efecto es facilitador (Capítulo 1).

*RII* se aplicó al tamaño, tasa de crecimiento y contenido de nutrientes de la hoja y a las variables relacionadas con el estado fisiológico de la planta. En este último caso *RII* se calculó sólo para los resultados de diciembre de 2000 y al final del experimento (julio de 2001), por ser representativos del menor y mayor estrés hídrico que sufren las plantas de *Stipa* a lo largo del año.

*Manipulación de la densidad de macollas y medidas realizadas*

En enero de 2001 se seleccionaron al azar 20 macollas de *Stipa* de igual tamaño en la parcela situada a 430 m de altura. A 10 de ellas se les eliminaron todas las macollas vecinas en una circunferencia de 2 metros de radio y las otras diez actuaron como control. El promedio de vecinos eliminados fue de  $2.6 \pm 0.6$  individuos adultos (de más de 50 cm de altura y que producían espigas) y  $2.8 \pm 1.4$  juveniles (todavía sin espigas, de altura menor de 40 cm). En promedio la biomasa aérea seca de las macollas eliminadas fue de  $5.1 \pm 0.7$  kg alrededor de cada planta ( $0.204 \pm 0.029$  kg m<sup>-2</sup>).

Las medidas realizadas son similares a las mencionadas anteriormente. Al final del experimento (julio 2002) se midió el número de brotes “dobles” en 3 brotes por macolla escogidos al azar y se calculó, en cada brote, la longitud, peso y SLA de la hoja madura y verde. Se seleccionaron hojas similares en la misma orientación en la mata en 10 plantas de cada tratamiento en las cuales se midieron el potencial hídrico ( $\Psi_{pd}$ ) y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) antes del amanecer, la tasa de conductancia de la hoja ( $g_s$ ), la tasa de fijación de CO<sub>2</sub> ( $A$ ) a primera hora de la mañana.

A finales de mayo de 2001 y 2002 se contó el número de espigas. Se tomaron 3 espigas de cada planta (en caso que existieran) y se contó el número de flores en cada espiga, calculando la media de las tres espigas por planta. Se recogieron entre 50 y 60 semillas por planta, se seleccionaron 30 semillas no vanas y se calculó su peso seco.

*Análisis estadísticos*

Las diferencias en la respuesta de las plantas debido a la presencia o ausencia de raíces vecinas o copas vecinas y la parcela en la que crecieron se analizaron mediante ANOVA. Las variables fisiológicas medidas en los distintos años se analizaron mediante ANOVA de medidas repetidas -RM-ANOVA-. El peso de hoja y biomasa de los individuos fueron transformados mediante logaritmo natural para normalizar su distribución. Se comprobó que cumplieran los requisitos previos a estos análisis; que las variables fueran homocedásticas (test de Levene) y, en el caso de la RM-ANOVA, que existiera homogeneidad de las varianzas y covarianzas (test Box M) y simetría compuesta de las varianzas y covarianzas (test de esfericidad). Si este último requisito no se cumplía, la alternativa fue el análisis mediante ANOVA multivariante -MANOVA- (von Ende 1993). En el caso de la ANOVA univariante, si las variables eran heterocedásticas se realizó un análisis no paramétrico. Salvo que se indique lo contrario, los valores de  $F$  de las RM-ANOVA o MANOVA son los de

Pillari, por ser éstos más robustos frente a la heterogeneidad de las varianzas y covarianzas (Scheiner, 1993). La comparación *post-hoc* de las medias se realizó mediante el test de Scheffé.

Si en los resultados de la ANOVA existe una interacción estadística significativa entre los factores presencia de la parte aérea vecina (sí/no) y raíces vecinas (sí/no) (A x R en el texto), ello indicará que el efecto conjunto de ambos factores no son independientes, siendo una evidencia indirecta de la no aditividad de los efectos generados por las copas y las raíces vecinas sobre los módulos tratamiento.

El análisis del crecimiento de las hojas a lo largo de 1999 y 2000 se realizó ajustando los datos a una función exponencial con asíntota superior del tipo  $L(x) = l_0 + a(1 - e^{-bx})$  donde  $L$  es la longitud de la hoja;  $x$  son los días desde el inicio de la medida,  $l_0$  es la ordenada en el origen (el tamaño inicial),  $a$  está relacionado con la asíntota ( $l_0 + a$ ) y  $b$  es un parámetro relacionado con la velocidad de crecimiento. Las diferencias entre tratamientos se analizaron a través de ANOVA de los parámetros de la regresión de cada planta tratamiento ( $y_0, a, b$ ) añadiendo otros 3 parámetros más: la asíntota o longitud máxima de la hoja ( $Max = l_0 + a$ ), la tasa o velocidad de crecimiento inicial ( $v_0 = a * b$ ) y la tasa o velocidad media

( $v_{med} = \frac{a * (1 - e^{-b * x_p})}{x_p}$ ), siendo  $x_p$  el número total de días de medida). Antes de estos análisis

se comprobó que no había diferencias entre las longitudes de hoja entre los distintos factores (tratamiento y parcela) al inicio de la medida, por lo que los resultados no están supeditados a la mayor o menor longitud inicial de hoja .

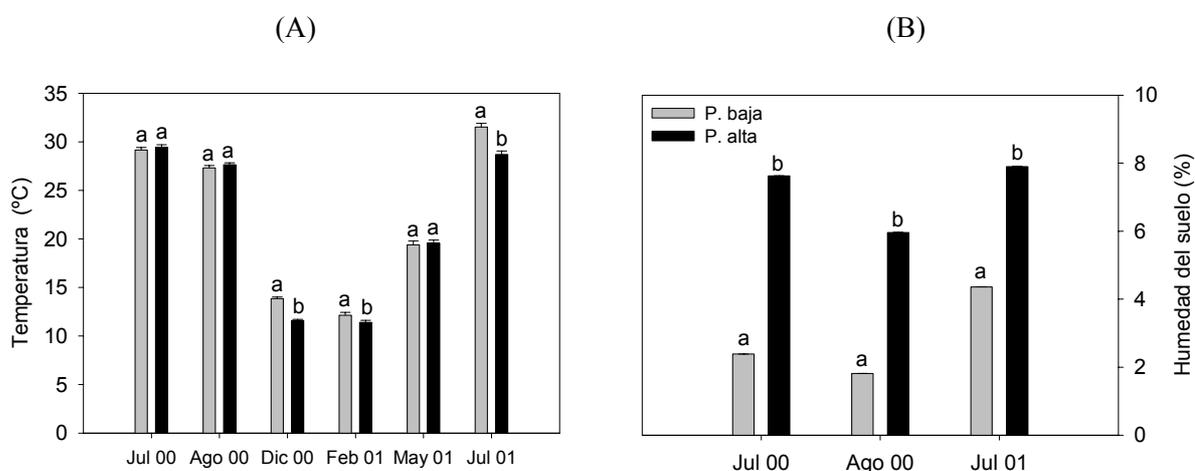
Los análisis de regresión se realizaron con Sigmaplot 8.0 (SPSS Inc., 2001). El resto de los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., 2001). Los datos en el texto y las figuras representan la media muestral  $\pm 1$  error estándar (ES).

## Resultados

### *Diferencias entre las dos parcelas*

En los meses de invierno y julio de 2001, la temperatura del aire en la parcela baja fue superior a la de la parcela alta (Figura 4A), mientras que en el resto de los meses no hubo diferencias (Figura 4A) Durante los meses de verano las plantas tuvieron una mayor disponibilidad de agua en la parcela alta que en la baja. Así, la humedad del suelo en la

parcela alta fue el doble o el triple que en la parcela baja (Figura 4B), estando en concordancia con el gradiente de precipitación que existe en la Sierra (Figura 1).



**Figura 4.** Temperatura del aire (A) y humedad de los suelos no vegetados a 20 cm de profundidad (B) en las parcelas baja (barras grises) y alta (barras negras) en diferentes meses. Las barras son medias  $\pm$  1 ES (media de 3-4 días en cada mes; dos sensores de humedad por parcela y uno de temperatura del aire). En cada mes, barras con letras distintas indican diferencias significativas entre parcelas (t-test,  $P < 0.05$ ).

Los suelos en claros no vegetados en la parcela baja se diferenciaron de los de la parcela alta por el menor contenido en materia orgánica ( $2.30 \pm 0.14$  vs.  $3.31 \pm 0.14$ ,  $P < 0.001$ ) y nitrógeno ( $1.61 \pm 0.06$  vs.  $2.04 \pm 0.09$ ,  $P < 0.01$ ), siendo el resto de las características físico-químicas similares en las dos parcelas (Tabla 2).

Al final del experimento los suelos bajo las macollas en la parcela alta tenían más materia orgánica, más nitrógeno y una menor densidad aparente que los de la parcela baja ( $F_{1,64} > 74$ ,  $P < 0.001$ ). Bajo las plantas, los suelos tenían más nutrientes, más materia orgánica y una menor densidad aparente que los de los claros (Tabla 2). No hubo diferencias entre los suelos bajo los distintos tratamientos, ni diferencias en N total entre los suelos bajo los módulos vecinos ( $F_{3,64} < 1.45$ ,  $P > 0.24$ ). Ello indica que, a pesar de haber dejado las raíces muertas en los suelos de los tratamientos A(+A-R) y N(-A-R), no se produjo un aumento en la disponibilidad de nutrientes debido a la descomposición de estas raíces.

Suelos	Parcela		Interacción con los vecinos				
	Pb	Pa	Claro	Ninguna	Aéreo	Raíz	Ambas (T)
Dens. apr. (gcm <sup>-3</sup> )	1.44 ± 0.02 <sup>a</sup>	1.12 ± 0.04 <sup>b</sup>	1.48 ± 0.04 <sup>a</sup>	1.26 ± 0.06 <sup>b</sup>	1.20 ± 0.06 <sup>b</sup>	1.28 ± 0.06 <sup>b</sup>	1.20 ± 0.06 <sup>b</sup>
pH	8.09 ± 0.04 <sup>a</sup>	8.09 ± 0.03 <sup>a</sup>					
Conduc. (dSm <sup>-1</sup> )	3.50 ± 0.10 <sup>a</sup>	3.80 ± 0.20 <sup>a</sup>					
MO (%)	3.83 ± 0.14 <sup>a</sup>	6.26 ± 0.27 <sup>b</sup>	2.80 ± 0.16 <sup>a</sup>	5.59 ± 0.34 <sup>b</sup>	5.71 ± 0.38 <sup>b</sup>	5.33 ± 0.34 <sup>b</sup>	5.79 ± 0.51 <sup>b</sup>
N total (mgg <sup>-1</sup> )	2.16 ± 0.06 <sup>a</sup>	3.26 ± 0.11 <sup>b</sup>	1.83 ± 0.07 <sup>a</sup>	3.02 ± 0.17 <sup>b</sup>	3.00 ± 0.19 <sup>b</sup>	2.77 ± 0.14 <sup>b</sup>	2.94 ± 0.22 <sup>b</sup>
P soluble (μgg <sup>-1</sup> )	9.84 ± 0.58 <sup>a</sup>	10.84 ± 0.27 <sup>a</sup>					

**Tabla 2.** Densidad aparente, pH, conductividad, materia orgánica, nitrógeno total y fósforo soluble en los suelo de los claros no vegetados y bajo las macollas de *Stipa* en las dos parcelas, n = 9, excepto fósforo en que n = 7. Entre parcelas o entre situación (claro y distintos tratamientos en *Stipa*) filas con letras distintas indican diferencias significativas (test de Scheffé P<0.05). Los casos donde sólo hay valores para las parcelas corresponden a medidas obtenidas en los claros no vegetados.

En cada parcela, las temperaturas medias en el centro y periferia de la mata y en el suelo bajo las matas fueron más elevadas en los tratamientos sin la presencia de la copa de los vecinos que los que sí la tuvieron (Tabla 3).

Temp. (°C)	Parcela Baja			Parcela Alta			
	Claro	Sin Copa	Con copa	Claro	Sin Copa	Con copa	
Suelo	Media	35.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	33.5 ± 0.1 <sup>b</sup>	32.4 ± 0.1 <sup>c</sup>	32.8 ± 0.1 <sup>a</sup>	32.8 ± 0.1 <sup>a</sup>	29.8 ± 0.1 <sup>b</sup>
	Percentil sup.	43.7	38.9	35.1	36.7	38.1	31.3
	Percentil inf.	28.6	28.9	29.1	28.7	28.4	28.3
Centro mata	Media	---	28.8 ± 0.3 <sup>a</sup>	27.1 ± 0.2 <sup>b</sup>	---	26.2 ± 0.3 <sup>a</sup>	26.6 ± 0.2 <sup>b*</sup>
	Percentil sup.	---	40.1	37.9	---	41.1	34.7
	Percentil inf.	---	22.1	22.9	---	17.9	21.5
Periferia	Media	31.8 ± 0.4 <sup>a</sup>	30.6 ± 0.2 <sup>b</sup>	28.8 ± 0.3 <sup>c</sup>	28.5 ± 0.5 <sup>a</sup>	28.4 ± 0.3 <sup>a</sup>	25.5 ± 0.3 <sup>b</sup>
	Percentil sup.	56.0	45.5	38.8	51.2	43.4	37.4
	Percentil inf.	17.5	18.9	18.3	16.8	20.6	17.5

**Tabla 3.** Temperatura a 20 cm de profundidad bajo las matas y en claros (Suelo) y temperatura en el centro y periferia de los módulos tratamientos y en claros en Julio de 2001. Los registros fueron tomados cada 3 minutos durante 4 y 3 días (suelo y matas, respectivamente). El número de repeticiones en cada caso es entre 2 y 3. En cada fila de valores medios y cada parcela, letras diferentes indican diferencias significativas entre situaciones (test de Scheffé, P<0.05, excepto \* marginalmente significativo P<0.07).

En la parcela baja, los claros no vegetados tuvieron unas temperaturas más altas que en las plantas, mientras que en el caso de la parcela alta no hubo diferencias entre las temperaturas del aire y suelo de los claros y las de la periferia de las plantas sin la presencia de la copa de los vecinos (Tabla 3).

*Tamaño de los módulos y hojas al final del experimento*

A lo largo del experimento se constató que apenas crecieron brotes nuevos (tallos con hojas) en los tratamientos en los que eliminamos los vecinos. En ningún caso el conjunto de brotes nuevos por planta sobrepasó los 10 g ni los 10 cm de altura, por lo que no se incluyeron en los análisis.

Tanto la biomasa de los módulos tratamiento como la de los módulos vecinos fueron mayores en la parcela alta que en la baja (Tabla 4), mientras que diferencias de biomasa entre tratamientos fueron sólo marginalmente significativas ( $P < 0.07$ , Tabla 4). No obstante, la proporción en peso entre los módulos vecinos y tratamiento ( $100.86 \pm 4.55$ ) no fue diferente ni entre parcelas, ni entre tratamientos (Tabla 4), ni tampoco fue distinto el número de brotes por planta. Es decir, todos los módulos tratamiento estuvieron sometidos a la misma presión de vecinos.

Módulos	Parcela		Interacción con los vecinos				Factores ( $F_{1,64}$ )	
	Pb	Pa	Ninguna	Aéreo	Raíz	Ambas (T)	P	A x R
Masa trat. (kg)	$0.54 \pm 0.04^a$	$0.75 \pm 0.06^b$	$0.68 \pm 0.07^a$	$0.52 \pm 0.07^a$	$0.73 \pm 0.08^a$	$0.65 \pm 0.06^a$	8.8**	--
Masa vec. (kg)	$3.67 \pm 0.17^a$	$6.07 \pm 0.42^b$	$4.29 \pm 0.45^a$	$3.78 \pm 0.24^a$	$5.01 \pm 0.57^a$	$5.92 \pm 0.59^a$	27.6***	--
vecinos/ trat.	$8.38 \pm 0.90^a$	$8.29 \pm 0.31^a$	$7.37 \pm 1.12^a$	$8.67 \pm 0.64^a$	$7.74 \pm 1.08^a$	$9.58 \pm 0.83^a$	--	--
Nº de brotes	$112.3 \pm 9.3^a$	$94.1 \pm 6.9^a$	$99.9 \pm 10.3^a$	$100.8 \pm 17.9^a$	$116.8 \pm 9.9^a$	$95.4 \pm 5.5^a$	--	--
Nº brotes dobles	$20.8 \pm 2.7^a$	$15.7 \pm 2.1^b$	$19.1 \pm 2.6^a$	$25.1 \pm 4.5^a$	$22.8 \pm 3.1^a$	$6.2 \pm 1.1^b$	4.0*	21.9***
Altura (cm)	$75.1 \pm 2.4^a$	$74.4 \pm 3.5^a$	$64.3 \pm 2.7^{ab}$	$74.9 \pm 3.0^a$	$63.9 \pm 3.2^b$	$96.9 \pm 3.0^c$	--	15.6***

**Tabla 4.** Características de las plantas de *Stipa* al final del experimento: biomasa seca de los módulos tratamiento, biomasa seca de los vecinos, proporción entre ambas biomásas y, en los módulos tratamiento, número de brotes, número de brotes “dobles” y altura de la planta. Los valores son medias  $\pm 1$  ES ( $n = 36$  macollas por parcela;  $n = 18$  macollas por tratamiento). Para cada factor -parcela o tratamiento- los valores en una fila con letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ , test de Scheffé). En las dos últimas columnas se indican los valores de  $F$  para los principales efectos de los factores que fueron significativos (P, parcela; A x R, interacción estadística entre los factores Aéreo y Raíz), los asteriscos indican la significación de la  $F$  (\*, \*\*, \*\*\* para  $P < 0.05$ , 0.01, 0.001 respectivamente; celdas sin número = no significativo). En la biomasa de vecinos fue significativa la interacción estadística Parcela x Raíz ( $F_{1,64} = 11.77***$ ).

El hecho de que los individuos de la parcela alta tuvieran mayor productividad concuerda con el mayor contenido en nutrientes y mayor humedad de los suelos en esta parcela (Tabla 2). En cambio, el número de brotes “dobles” fue superior en la parcela baja y bastante menor en el tratamiento T que en el resto (Tabla 4), lo que puede indicar que los tratamientos aplicados sobre los módulos al principio del experimento han podido ser una fuente de estrés para las plantas y éstas han respondido fomentando la generación de brotes dobles.

No hubo diferencia entre las dos parcelas respecto a la altura de las matas, pero sí entre los tratamientos, independientemente de la parcela a la que pertenecían (Tabla 4). Los módulos del tratamiento control T (+A+R) tuvieron una altura significativamente mayor que los tratamientos sin copa de vecinos (R y N, Tabla 4). En general, los tratamientos con copa de vecinos (T y A) tuvieron una mayor altura que los que no la tenían (tratamientos N y R) ( $P < 0.001$ , resultado de ANOVA).

Al final del experimento la longitud y biomasa de las hojas en la parcela baja fueron mayores que en la alta (Tabla 5), aunque tanto al principio como al final del experimento las hojas de las matas control tuvieron el mismo tamaño. La eliminación de la parte aérea de los vecinos fue el tratamiento que mayor efecto causó en las hojas de los brotes. Tanto la longitud como la biomasa y SLL de las hojas y la biomasa del tallo fueron inferiores, y el SLA superior, en los tratamientos sin copa de vecinos que los que sí la tenían (Tabla 5). Además, el efecto de las copas y raíces de los módulos vecinos no fueron independientes; es decir, generaron efectos distintos cuando actuaban juntos que cuando actuaban por separado (interacción de los factores Aéreo x Raíz fue significativa, Tabla 5). Así, la presencia de las raíces vecinas en ausencia de las copas vecinas ejerció un efecto negativo sobre el peso de los brotes. Esta competencia por los recursos subterráneos ocasionó que en el tratamiento R (-A+R) los brotes fueran de menor tamaño. En cambio, cuando estuvieron presentes las copas, el efecto radicular fue nulo, de tal forma que los tratamientos pueden ordenarse en función del tamaño de brote de la siguiente manera:  $T \geq A \geq N \approx R$  (Tabla 5).

Hojas y Tallo	Parcela		Interacción con los vecinos				Factores ( $F_{1,64}$ )	
	Pb	Pa	Ninguna	Aéreo	Raíz	Ambas (T)	A	A x R
Longitud (cm)	53.3 ± 0.8 <sup>a</sup>	49.9 ± 1.0 <sup>b</sup>	49.6 ± 1.3 <sup>ab</sup>	52.2 ± 1.0 <sup>a</sup>	47.9 ± 0.9 <sup>b</sup>	56.9 ± 1.1 <sup>c</sup>	35.54***	10.67**
Biomasa (g)	0.38 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.34 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.33 ± 0.01 <sup>ab</sup>	0.37 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.31 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.44 ± 0.01 <sup>c</sup>	38.57***	10.76**
SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	2.41 ± 0.03 <sup>a</sup>	2.49 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.54 ± 0.06 <sup>a</sup>	2.35 ± 0.04 <sup>b</sup>	2.54 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.36 ± 0.04 <sup>b</sup>	20.27***	--
SLL (mkg <sup>-1</sup> )	1465 ± 30 <sup>a</sup>	1527 ± 37 <sup>a</sup>	1573 ± 47 <sup>a</sup>	1477 ± 44 <sup>ab</sup>	1602 ± 48 <sup>a</sup>	1331 ± 22 <sup>b</sup>	19.35***	4.41*
Biomasa.tallos (g)	0.51 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.50 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.49 ± 0.01 <sup>ab</sup>	0.49 ± 0.02 <sup>ab</sup>	0.48 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.56 ± 0.02 <sup>b</sup>	5.16*	4.24*

**Tabla 5.** Longitud, biomasa seca, área específica de hoja (SLA) y longitud específica de hoja (SLL) de la primera hoja madura y biomasa seca del tallo de los brotes de *Stipa* al final del experimento. Los valores son medias ± 1ES (n = 36 macollas por parcela; n = 18 macollas por tratamiento). Estadística como en Tabla 4; en la penúltima columna, A hace referencia al factor interacción aérea con los vecinos.

*Tasas de crecimiento de las hojas*

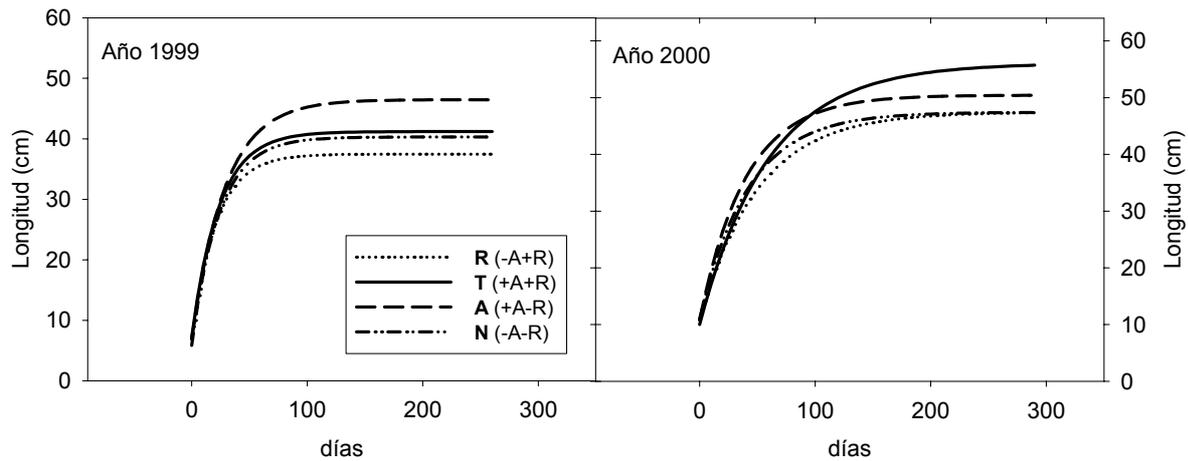
El ajuste de las curvas de crecimiento fue altamente significativo en todos los casos ( $P < 0.01$ ) con valores de  $r^2$  superiores a 0.95.

La tasa inicial de crecimiento de las hojas ( $v_0$ ) fue mayor en la parcela baja que en la alta (Tabla 6). También existió cierta tendencia a que la longitud máxima alcanzada ( $Max$ ) y la tasa media de crecimiento ( $v_{med}$ ) fueran mayores en la parcela baja, pero las diferencias fueron sólo marginalmente significativas ( $P < 0.07$  en ambos años, Tabla 6). La tendencia obtenida en el modelo a que la longitud de hoja en la parcela baja fuera mayor que en la alta concuerda con los datos medidos en el campo (Tabla 6, sólo significativo en el año 2000).

Los tratamientos aplicados a las plantas afectaron al crecimiento de sus hojas de una forma similar a como afectaron al tamaño de los brotes. Las tasas de crecimiento de las hojas y su longitud final dependieron principalmente del efecto positivo de la protección que ejercieron las copas de los vecinos (Tabla 6, Figura 5), mientras que la competencia por los recursos subterráneos afectó de forma secundaria al crecimiento de las hojas (Tabla 6, Figura 5) y sólo en el año que llovió menos (1999, Figura 1). Por otro lado, las diferencias en la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) entre las dos parcelas apenas influyó en el efecto de los tratamientos aplicados (Tabla 6).

	Parámetros modelo	Parcela		Interacción con los vecinos				Factores ( $F_{1,64}$ )		
		Pb	Pa	Ninguna	Aéreo	Raíz	Ambas (T)	P	A	R
99	$V_0$ (mmd <sup>-1</sup> )	15.5 ± 0.8 <sup>a</sup>	12.7 ± 0.6 <sup>b</sup>	14.6 ± 1.2	13.7 ± 1.1	14.0 ± 1.1	14.1 ± 0.8	7.9**	--	--
	$v_{med}$ (mmd <sup>-1</sup> )	1.7 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.5 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.6 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.1	--	5.5*	6.7*
	Max (mm)	43.0 ± 1.3 <sup>a</sup>	39.7 ± 1.4 <sup>a</sup>	40.3 ± 1.8	46.5 ± 1.9	37.46 ± 1.8	41.2 ± 1.9	--	7.5**	5.0*
	Max campo	49.0 ± 1.3 <sup>a</sup>	49.8 ± 1.3 <sup>a</sup>	47.3 ± 1.3	52.1 ± 1.8	46.0 ± 1.7	52.3 ± 1.9	--	10.4**	--
00	$V_0$ (mmd <sup>-1</sup> )	9.8 ± 0.7 <sup>a</sup>	6.8 ± 0.5 <sup>b</sup>	8.5 ± 1.0	10.05 ± 1.1	7.02 ± 1.0	7.7 ± 0.5	12.9***	--	5.1*
	$v_{med}$ (mmd <sup>-1</sup> )	1.4 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.3 ± 0.1	1.38 ± 0.1	1.22 ± 0.1	1.6 ± 0.1	--	16.0***	--
	Max (mm)	51.9 ± 1.1 <sup>a</sup>	48.7 ± 1.5 <sup>a</sup>	47.4 ± 1.8	50.4 ± 1.6	47.5 ± 2.2	56.1 ± 1.1	--	11.9***	--
	Max campo	52.5 ± 0.9 <sup>a</sup>	47.6 ± 1.3 <sup>b</sup>	46.8 ± 1.7	50.9 ± 1.7	47.1 ± 1.4	55.4 ± 1.2	12.8***	20.2***	--

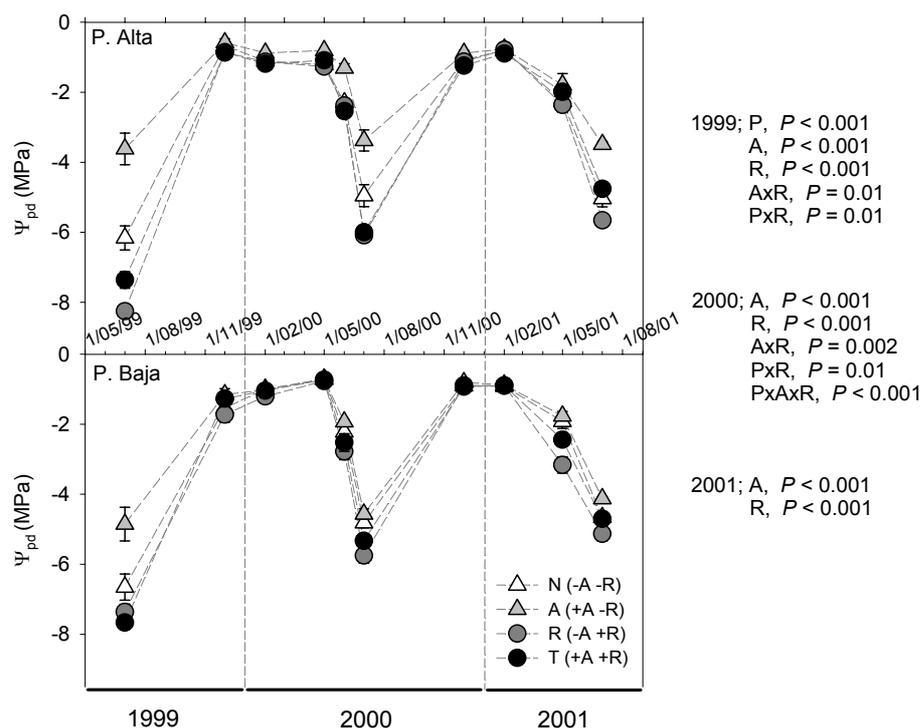
**Tabla 6.** Parámetros de las curvas de crecimiento de las hojas de *Stipa* modelizadas para los años 1999 y 2000:  $v_0$  tasa inicial de crecimiento de la hoja,  $v_{med}$  velocidad o tasa media de crecimiento de la hoja durante el periodo de medida,  $Max$  longitud máxima hipotética (asíntota) y  $Max$  campo longitudes medidas en las hojas. Los valores en cada celda son medias ± 1 ES (n = 32 macollas por parcela; n = 16 macollas por tratamiento). Estadística como en Tabla 4; en las últimas columnas A y R hacen referencia a los factores interacción aérea y radicular con los vecinos, respectivamente.



**Figura 5.** Modelo del crecimiento de las hojas de *Stipa* en el periodo de estudio. Las curvas son el resultado de la regresión de los datos ajustados a una curva exponencial con límite superior, siendo cada línea el valor promedio del ajuste obtenido en las plantas de cada tratamiento ( $n = 8$ ).

#### *Estado fisiológico de las plantas*

El estado fisiológico de las plantas de *Stipa* fue muy variable a lo largo de las tres temporadas de crecimiento medidas, y estuvo gobernado principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo. Las plantas acusaron el estrés hídrico en los meses de mayor sequía, llegando a tener potenciales inferiores a  $-8$  MPa (Figura 6). En estas épocas, prácticamente cesaron el resto de las funciones fisiológicas. Apenas se produjo intercambio gaseoso (Figura 7) y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) alcanzó valores promedio de 0.53 en agosto. Sin embargo, no se observaron daños permanentes en las plantas y éstas recuperaron sus funciones fisiológicas en cuanto se produjeron las lluvias otoñales. Así, en estos meses con mayor disponibilidad de agua, los potenciales hídricos de las hojas estuvieron entre  $-0.5$  y  $-1.2$  MPa, las tasas de fijación de carbono superaron los  $13 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y el  $F_v/F_m$  estuvo cercano al óptimo, en torno a 0.8 (Figuras 6, 7 y 8).

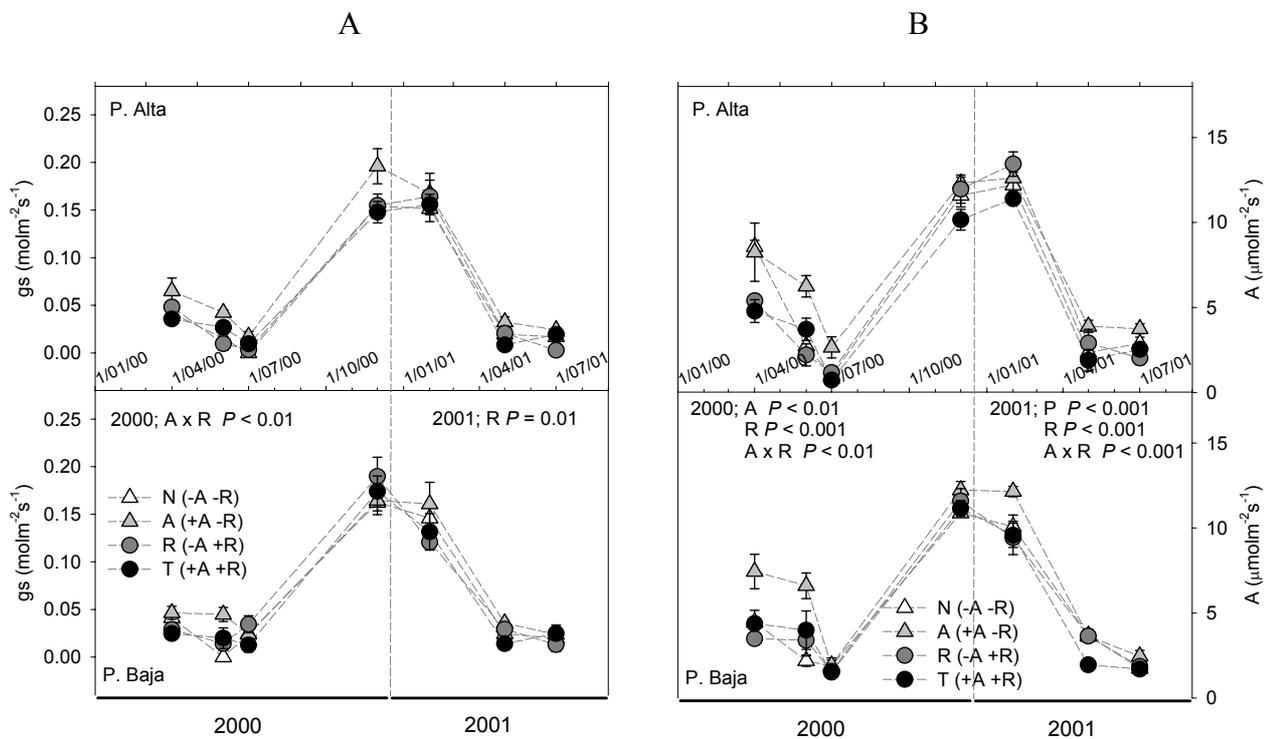


**Figura 6.** Potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_h$ ) de las hojas de *Stipa* en los distintos tratamientos en el periodo comprendido entre julio de 1999 y julio de 2001. Los símbolos representan medias  $\pm$  1ES ( $n = 6$ , excepto 1999  $n = 5$ ). Se muestran los valores de  $P$  para los efectos de los tratamientos que han sido significativos en el análisis RM-ANOVA ( $P$ , parcela;  $A$ , interacción aérea;  $R$ , interacción radicular;  $A \times R$ , combinación estadística de las interacciones aérea y radicular;  $P \times R$ , interacción radicular en cada parcela;  $P \times A \times R$ , combinación estadística de todos los factores).

Los tratamientos de exclusión de vecinos modificaron significativamente las tasas fisiológicas en las plantas y los efectos provocados siguieron un patrón común en las dos parcelas. Las diferencias observadas en el estado hídrico ( $\Psi_{pd}$ ), la conductancia estomática al vapor de agua ( $g_s$ ), la tasa fotosintética ( $A$ ) y el contenido en nitrógeno ( $N$ ) y fósforo ( $P$ ) en las hojas de *Stipa* dependieron principalmente de la existencia o no de competencia entre vecinos por los recursos subterráneos, mejorando sus valores cuando la competencia subterránea no existía (Figuras 6, 7 y 9, factor  $R$  significativo en todos los años, excepto  $g_s$  en el año 2000 donde sólo fue significativo la interacción de los factores  $A \times R$ ).

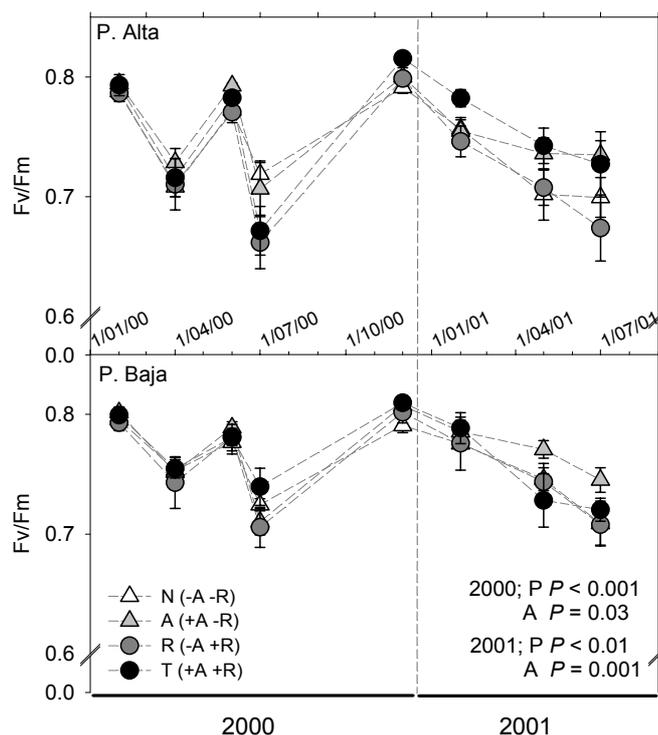
La presencia de las copas de los vecinos también fue determinante en la mejora de las tasas fisiológicas de las plantas (Figuras 6, 7 y 9) aunque en algunos casos su efecto fue secundario o nulo. Así, dependiendo del año, la mejora de las tasas de  $g_s$  y  $A$  cuando las copas de los vecinos estaban presentes sólo fue significativa si la competencia radicular estaba ausente (Figura 7, sólo combinación  $A \times R$  significativa: en el año 2000 para  $g_s$  y en

2001 para A). Por otro lado, la interacción aérea no tuvo ningún efecto en el contenido de P en las hojas (Figura 9B).



**Figura 7.** Conductancia estomática al vapor de agua (A) y tasa de fijación de Carbono (B) de las hojas de *Stipa* en los distintos tratamientos entre abril de 2000 y julio de 2001. Los símbolos representan medias  $\pm$  1 ES (n = 5). Estadística como en Figura 6.

En cambio, las diferencias en la eficiencia fotoquímica del fotosistema II de las plantas ( $F_v/F_m$ ) dependieron de la presencia o ausencia de copas de los vecinos, aumentando la eficiencia si las copas vecinas estaban presentes (Figura 8), mientras que la presencia o ausencia de competencia por los recursos subterráneos no tuvo ningún efecto significativo (Figura 8, factor R y combinaciones no significativo).

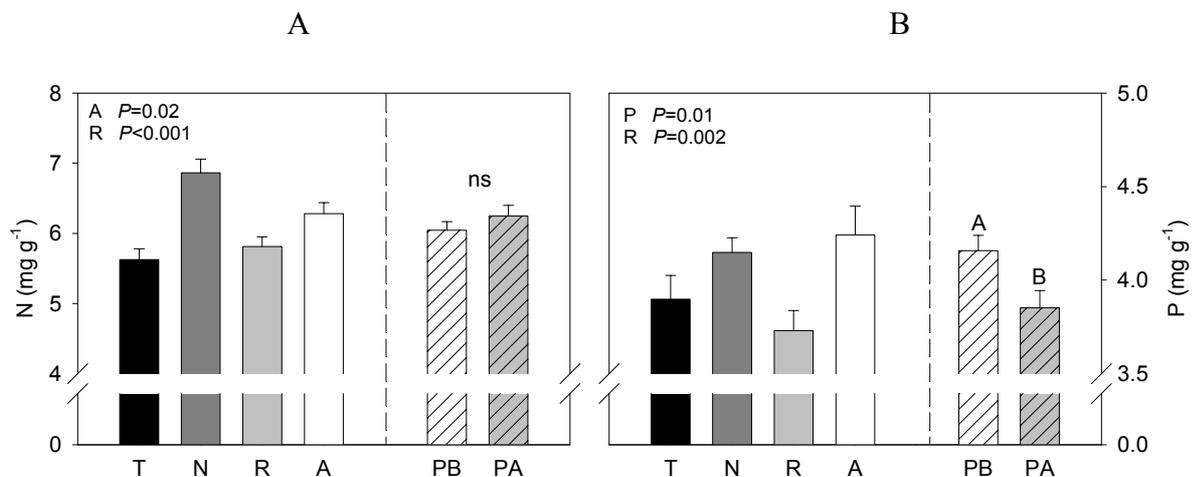


**Figura 8.** Eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) de las hojas de *Stipa* en los distintos tratamientos durante el periodo comprendido entre febrero de 2000 y julio de 2001. Los símbolos representan la media de cada tratamiento  $\pm 1$  ES ( $n=6$ ). Estadística como en Figura 6.

Aunque algo más variables, existen otras tendencias generales. Así, el potencial hídrico de las plantas fue menor, y las tasas de fijación de carbono mayores, en la parcela más productiva (significativo en los años 1999 y 2000 para  $\Psi_{pd}$ , y en el 2001 para *A*, Figuras 6 y 7). En cambio, la cantidad de fósforo en las hojas y los valores de  $F_v/F_m$  fueron mayores en la parcela baja (Figuras 8 y 9B).

La respuesta fisiológica de las plantas tuvo algunas particularidades añadidas al patrón descrito. Excepto en el caso de  $F_v/F_m$ , por lo general las plantas sin competencia subterránea y acompañadas de las copas vecinas (tratamiento A) fueron las que respondieron con los valores más altos (Figuras 6, 7 y 9). En cambio, los valores más bajos variaron en función de la variable fisiológica estudiada. El tratamiento con competencia radicular y sin protección de vecinos (tratamiento R, Figura 6) fue el que presentó el potencial hídrico más bajo, mientras que los valores más bajos de *A* los obtuvieron las plantas control, con ambos tipos de competencia (tratamiento T, Figura 7B), que también tuvieron el menor contenido en *N* foliar, Figura 9A). En los meses más fríos y de mayor disponibilidad de agua el tratamiento T (+A+R) obtuvo valores de  $F_v/F_m$  ligeramente superiores al resto, sobre todo en la parcela alta (Figura 8), mientras que en los meses de mayor déficit hídrico y temperaturas más

elevadas los valores más altos los obtuvo el tratamiento A (+A-R), sobre todo en la parcela baja (Figura 8).



**Figura 9.** Contenido en *N* (A) y *P* (B) en las hojas de *Stipa* de los distintos tratamientos - T(+A+R), N(-A-R), R(-A+R) y A(+A-R) - en las dos parcelas - PB parcela menos productiva, PA la más productiva - en julio de 2001. Las barras son medias  $\pm$  1 ES ( $n = 18$  y  $12$  para *N* y *P*, respectivamente, en el caso de los tratamientos). Estadística como en Figura 6.

### Esfuerzo reproductivo

El número de flores y el peso de las semillas fueron mayores en el año 2000 en la parcela baja que en la alta, aunque en esta última se formaron más espigas, mientras que en el año 2001 no hubo diferencias entre parcelas (Tabla 7). En general en 2000 (más seco que 2001, Figura 1), se produjeron menos espigas, menos flores por espiga pero con unas semillas más pesadas que en el año 2001 ( $P<0.001$  para número de espigas y biomasa de semillas,  $P<0.03$  para número de flores, RM-ANOVA).

La principales diferencias se produjeron en la biomasa de semillas. Así, en el año 2000 las plantas acompañadas de copas de vecinos (A y T) tuvieron semillas más pesadas que las plantas del tratamiento R (-A+R), aunque el hecho de no tener competencia por los recursos subterráneos también favoreció al tamaño de las semillas (tratamientos A y N, Tabla 6). En cambio, en el año 2001 no hubo un patrón tan claro. El tratamiento N, sin interacción con los vecinos (-A-R), obtuvo semillas más pesadas que el tratamiento R, que competía por los recursos subterráneos pero no se favorecía de la presencia de las copas (-A+R), mientras que los tratamientos con presencia de las copas vecinas (T y A) desarrollaron semillas con un peso intermedio entre estos dos extremos (Tabla 7).

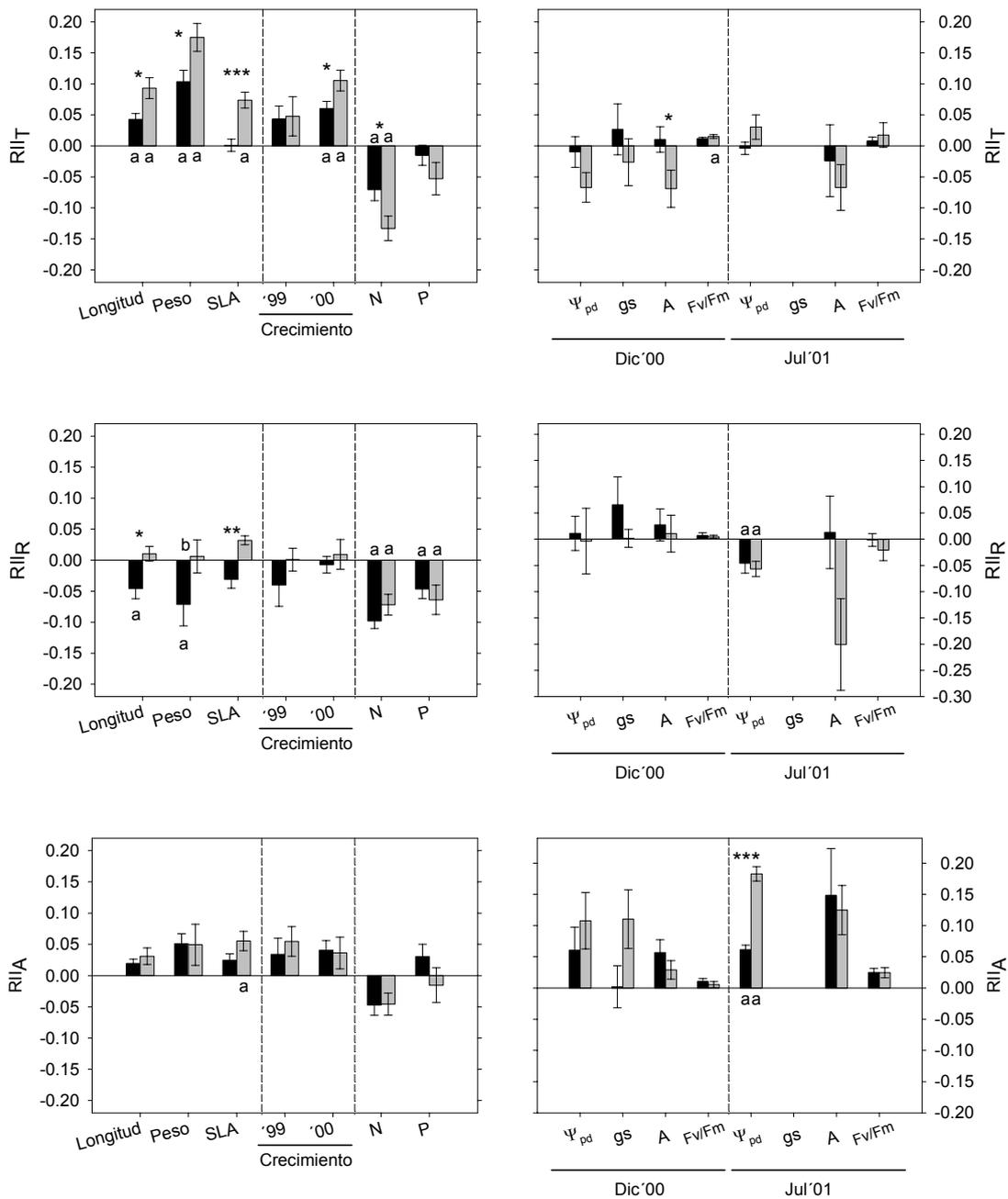
		Parcela		Interacción con los vecinos				Factores ( $F_{1,64}$ )		
		Pb	Pa	Ninguna	Aéreo	Raíz	Ambas (T)	P	A	R
00	Espigas	1.0 ± 0.2 <sup>a</sup>	1.9 ± 0.3 <sup>b</sup>	1.7 ± 0.7 <sup>a</sup>	2.0 ± 0.5 <sup>a</sup>	1.0 ± 0.3 <sup>a</sup>	1.3 ± 0.4 <sup>a</sup>	--	--	--
	Flores	135 ± 7 <sup>a</sup>	113 ± 5 <sup>b</sup>	124 ± 9 <sup>a</sup>	134 ± 9 <sup>a</sup>	119 ± 11 <sup>a</sup>	115 ± 7 <sup>a</sup>	--	--	--
	Semilla(mg)	5.2 ± 0.1 <sup>a</sup>	4.9 ± 0.1 <sup>b</sup>	5.0 ± 0.2 <sup>ab</sup>	5.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	4.7 ± 0.2 <sup>b</sup>	5.2 ± 0.1 <sup>a</sup>	23.5***	5.7*	--
01	Espigas	4.0 ± 0.9 <sup>a</sup>	3.3 ± 0.7 <sup>a</sup>	4.6 ± 1.5 <sup>a</sup>	5.0 ± 1.2 <sup>a</sup>	2.1 ± 0.8 <sup>a</sup>	3.0 ± 0.6 <sup>a</sup>	--	--	--
	Flores	140 ± 6 <sup>a</sup>	129 ± 7 <sup>a</sup>	133 ± 9 <sup>ab</sup>	155 ± 6 <sup>a</sup>	113 ± 10 <sup>b</sup>	136 ± 8 <sup>ab</sup>	7.3*	5.2*	--
	Semilla(mg)	4.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	4.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	4.6 ± 0.2 <sup>a</sup>	4.1 ± 0.2 <sup>ab</sup>	3.9 ± 0.2 <sup>b</sup>	4.5 ± 0.1 <sup>ab</sup>	--	--	11.1**

**Tabla 7.** Número de espigas, número de flores por espiga y biomasa promedio de una semilla de *Stipa* en los distintos tratamientos y parcelas en los años 2000 y 2001. Los valores en cada celda son medias ± 1 ES (n = 20, 2-6, 5-6 por tratamiento para espigas, flores y semillas, respectivamente). Estadística como en Tabla 4.

*Cambios en la intensidad de la interacción con la productividad*

Los efectos netos provocados por los clones vecinos sobre los módulos de *Stipa* han sido diversos. En general, el efecto de la interacción con los vecinos ( $RII_T$ ) fue el mismo en las dos parcelas y para la misma variable: positivo para el tamaño y crecimiento de las hojas y negativo para el contenido en nutrientes, siendo más variable y dependiente de la fecha de medida para la respuesta fisiológica (Figura 10,  $RII_T$ ). Cuando hubo diferencias significativas, la intensidad fue mayor en la parcela alta que en la baja, independientemente del signo de la interacción (Figura 10,  $RII_T$ , tamaño de la hoja, crecimiento en el año 2000 y contenido en nitrógeno).

En ambas parcelas, el efecto de tener raíces vecinas ( $RII_R$ ) sobre el contenido de nutrientes y el estado fisiológico en los meses de mayor estrés fue negativo (es decir, denota competencia), siendo prácticamente nulo y sin diferencias entre parcelas cuando los recursos, principalmente agua, eran más abundantes (Figura 10,  $RII_R$ ). Es decir, independientemente de la disponibilidad de recursos del medio, las plantas compitieron por los recursos subterráneos, máxime cuando estos escaseaban. Esta competencia radicular ejerció un efecto sobre el crecimiento y tamaño en los brotes más intenso en la parcela baja, mientras que en la alta no se observó (Figura 10,  $RII_R$ ).



**Figura 10.** Intensidad de la interacción en la parcela menos productiva (barras negras) y más productiva (barras grises) al estar presentes las siguientes partes de los vecinos: parte aérea y radicular (RII<sub>T</sub>), sólo raíces (RII<sub>R</sub>), sólo las copas (RII<sub>A</sub>) y en las siguientes variables medidas en las hojas de las plantas de *Stipa*: longitud, peso, *SLA*, crecimiento (longitud máxima), contenido en *N* y *P*, potencial hídrico ( $\Psi_{pd}$ ), conductancia (*gs*), tasa de fijación de carbono (*A*), eficiencia fotosintética del fotosistema II (*Fv/Fm*) medidos en los años 1999 y 2000, en el caso del crecimiento, y al final del experimento (Julio de 2001) en el resto de variables; también en diciembre de 2000 en el caso de la respuesta fisiológica. Las barras son medias  $\pm 1$  ES. Barras con asteriscos indican diferencias significativas en las dos parcelas (\*, \*\*, \*\*\* para  $P < 0.05$ , 0.01, 0.001 respectivamente; b para  $P < 0.08$ , barras sin asterisco = no significativo, test de Scheffé). Barras con la letra *a* indican valores significativamente distintos de cero.

En cambio, la presencia de las copas de los vecinos ( $RII_A$ ) tuvo un efecto positivo para todas las variables medidas excepto el contenido en nutrientes, sobre todo en las épocas de sequía (Figura 10,  $RII_A$ ). Aunque la tendencia general fue de una mayor intensidad de interacción en la parcela alta, los valores no fueron significativamente distintos excepto para el potencial hídrico en los meses de mayor sequía (Figura 10,  $RII_A$ ).

Por último, el efecto neto de la interacción de los vecinos ( $RII_T$ ) sobre el tamaño y crecimiento de las hojas, el contenido de nutrientes de la hoja y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II fue más intenso que cada una de las partes por separado ( $RII_R$  y  $RII_A$ , Figura 10), indicando que los efectos de las raíces y copas de los vecinos podrían ser aditivos o sinérgicos, mientras que en el caso del resto de la respuesta fisiológica no, ya que el efecto de las copas fue intenso y positivo mientras que el efecto neto y el provocado por las raíces fueron nulos o incluso negativos pero de menor intensidad (Figura 10). En general, estos resultados concuerdan con los obtenidos al analizar la significación de la interacción de los factores aéreo y raíz en los análisis estadísticos previos realizados (ver significación de A x R, Tabla 5 y Figuras 6-9).

#### *Competencia entre macollas*

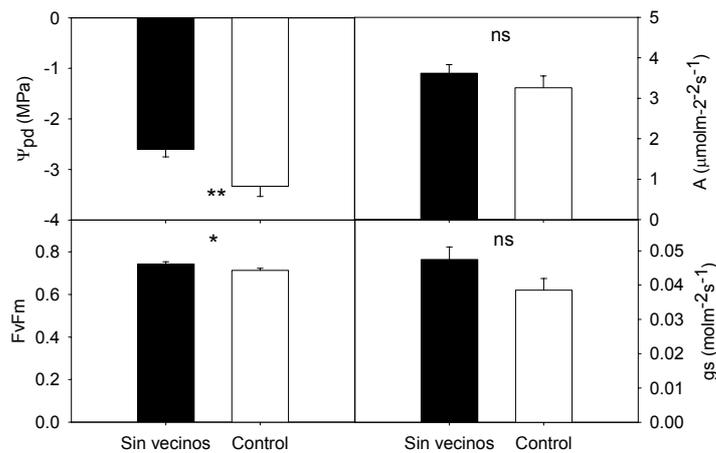
Dieciocho meses después de eliminar las macollas vecinas no hubo diferencias entre macollas con y sin vecinos en ninguna de las variables medidas sobre el tamaño de los brotes o las hojas maduras (Tabla 8). La única diferencia significativa encontrada fue el número de brotes con dos hojas inmaduras a la vez, que fue mayor en las macollas sin vecinos ( $1.2 \pm 0.3$ ) que en las que se mantuvieron los vecinos alrededor ( $0.3 \pm 0.2$ ,  $F_{1,18} = 7.52$ ,  $P=0.01$ ).

	Tratamientos		$F_{1,18}$
	+ C	-C	
Longitud (cm)	$55.38 \pm 1.63$	$57.01 \pm 1.72$	0.47 <sup>ns</sup>
Biomasa (g)	$0.40 \pm 0.03$	$0.41 \pm 0.02$	0.00 <sup>ns</sup>
SLA ( $m^2kg^{-1}$ )	$2.40 \pm 0.01$	$2.60 \pm 0.01$	0.62 <sup>ns</sup>
SLL ( $mkg^{-1}$ )	$1452 \pm 86$	$1450 \pm 71$	0.00 <sup>ns</sup>
% Longitud verde	$69.20 \pm 4.22$	$71.63 \pm 3.32$	0.20 <sup>ns</sup>

**Tabla 8.** Características de la primera hoja madura del brote al final del experimento (Julio de 2002) en las macollas de *Stipa* con (+C) y sin (-C) vecinos: longitud, biomasa seca, área específica de hoja (SLA), longitud específica de hoja (SLL) y porcentaje de hoja que es verde. Los valores en cada celda son medias  $\pm 1$  ES de 20 macollas. La tercera columna contiene los valores de  $F$  resultantes de la ANOVA. Ninguna de estas variables ha sido significativamente distinta entre los dos tratamientos (superíndice *ns*).

*Estado fisiológico de las macollas*

El potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) de las macollas sin vecinos fue menos negativo ( $-2.6 \pm 0.15$  vs  $-3.3 \pm 0.20$  MPa,  $F_{1,18} = 8.4$ ,  $P < 0.01$ ) y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $Fv/Fm$ ) fue más alta ( $0.74 \pm 0.01$  vs  $0.71 \pm 0.01$ ,  $F_{1,18} = 4.5$ ,  $P < 0.05$ ) que en las macollas con vecinos (Figura 11). Estas diferencias, sin embargo, no tuvieron un reflejo claro en tasa de fijación de carbono, ni en la conductancia de sus hojas (Figura 11).



**Figura 11.** Potencial hídrico ( $\Psi_{pd}$ ), eficiencia fotoquímica del PSII ( $Fv/Fm$ ), tasa de fijación de Carbono ( $A$ ) y conductancia ( $gs$ ) de las hojas maduras de *Stipa* en los dos tratamientos (macollas con o sin vecinos) en julio de 2002. Las barras son medias  $\pm 1$  ES ( $n = 10$  para  $\Psi_{pd}$  y  $Fv/Fm$ ,  $n = 7$  para  $A$  y  $gs$ ). Barras con asteriscos son significativamente diferentes (test de Scheffé, \*  $P < 0.05$  y \*\*  $P < 0.01$ ), ns = no significativo.

Tampoco hubo diferencias entre tratamientos en ninguna de las variables medidas sobre la producción de semillas (Tabla 9).

	Año 2001			Año 2002		
	+ C	- C	$F_{1,16}$	+ C	- C	$F_{1,12}$
Biomasa semilla (mg)	$4.01 \pm 0.28$	$4.13 \pm 0.22$	$0.07^{ns}$	$4.72 \pm 0.19$	$4.76 \pm 0.20$	$0.02^{ns}$
% semillas no vanas	$80.77 \pm 5.28$	$88.20 \pm 2.85$	$1.53^{ns}$	$96.28 \pm 1.63$	$98.38 \pm 0.58$	$1.45^{ns}$
Nº de espigas	$8.78 \pm 1.33$	$14.89 \pm 3.50$	$2.67^{ns}$	$7.50 \pm 2.44$	$12.86 \pm 5.12$	$0.78^{ns}$
Nº flores por espiga	$124.69 \pm 9.07$	$114.09 \pm 6.58$	$0.89^{ns}$	--	--	--

**Tabla 9.-** Características de las espigas y semillas de *Stipa* con vecinos (+ C) y sin ellos (- C) en 2001 y 2002: biomasa seca promedio de una semilla, porcentaje de semillas no vanas, número de espigas, nº de flores por espiga. Los valores en cada celda son medias  $\pm 1$  ES ( $n = 9$  en 2001,  $n = 7$  en 2002). La tercera columna en cada año contiene los valores de  $F$  resultantes de la ANOVA. Los valores de ninguna de estas variables ha sido significativamente distintos entre los dos tratamientos.

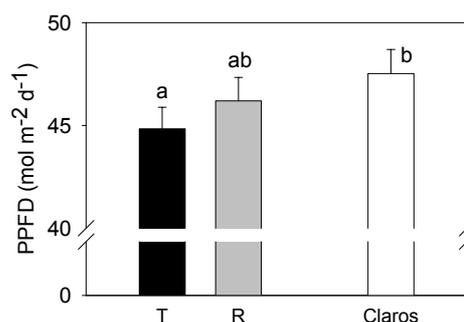
## Discusión

Los resultados muestran que las plantas de esparto compiten por los recursos, y principalmente por agua, tanto entre clones de la misma planta (Figura 6) como entre plantas distintas (Figura 11). También muestran la existencia de interacciones entre módulos no relacionadas con la integración fisiológica.

### *Interacción entre plantas y módulos vecinos*

La eliminación de macollas vecinas dio lugar a una mejora en los estados hídrico y fotoquímico de la planta (Figura 11). Ambos fenómenos pueden tener un impacto importante y positivo en la fisiología (Ehleringer *et al.* 1999, Novoplansky y Goldberg 2001), que conducen con frecuencia a una mayor eficiencia biológica (Lechowicz 1984, Herrera 1991).

La interacción entre módulos vecinos de *Stipa* se produjo tanto entre las partes aérea como subterránea de la planta, e independientemente de la mayor o menor disponibilidad de recursos del medio. La competencia por los recursos subterráneos entre clones de una misma planta tuvo consecuencias claras: produjo una disminución en el contenido de nutrientes de las hojas (Figura 9) y empeoró el estado hídrico sobre todo en época de sequía (Figura 6), lo que disminuyó las tasas de intercambio gaseoso y de fijación de carbono (Figura 7) sin afectar a la eficiencia fotosintética de las hojas (Figura 10), aunque sólo tuvo un efecto secundario en el crecimiento de los brotes (Tablas 4 y 5).



**Figura 12.** Densidad del flujo incidente de fotones (PPFD) en un día claro de septiembre en los tratamientos T, R y en claro desnudo ( $n = 2-3$ ). Las barras representan medias  $\pm 1$  ES. Barras con letras distintas significan que fueron significativamente distintos (Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ).

La presencia de las copas de vecinos tuvo un efecto generalmente positivo para la planta. Provocó una mejora del estado hídrico, compensando en parte el efecto de la competencia por agua (Figura 6) y aumentó la eficiencia fotosintética de las plantas (Figura 8). Su efecto protector fue básico para el crecimiento de las hojas y brotes (Tablas 3 a 5,

Figura 5). La causa de estos efectos se debe principalmente a dos fenómenos; por un lado, la sombra de las copas vecinas mejoró el microclima dentro y bajo la planta, ya que suavizó la temperatura y redujo la amplitud térmica (Tabla 3), originando así una reducción de la demanda evaporativa de la planta (Nobel 1980, Fuentes *et al.*, 1984, Vetaas 1992, Moro *et al.* 1997, Callaway y Pugnaire 1999) y, probablemente, también disminuyó la evaporación de agua en el suelo (Domingo *et al.* 2001), mejorando, en general, el estado hídrico de la planta (Figura 6). Por otro lado, la arquitectura de *Stipa* permite el mantenimiento de los brotes y las hojas en posición vertical, gracias al soporte arquitectónico que forman los limbos y vainas de las hojas vivas y muertas (Sánchez 1995), lo que disminuye sustancialmente la luz incidente sobre ellas -sobre todo a mediodía- y por auto-sombrecimiento (Valladares y Pugnaire 1999, Figura 12). Esta distribución de las hojas, junto con su capacidad para enrollarse cuando existe sequía (Pugnaire *et al.* 1996c), puede reducir la superficie fotosintética expuesta a la radiación a menos del 50% del área foliar total de la planta (Valladares y Pugnaire 1999). Con ello consigue minimizar la fotoinhibición debido al exceso de radiación, el sobrecalentamiento de los órganos fotosintéticos y la fotoxidación destructiva del aparato fotosintético si cuando, parejo a este exceso de radiación incidente, existe un déficit hídrico que reduzca la transpiración (Larcher 1995, Valladares y Pearcy 1997). Así, la falta de una malla intrincada de hojarasca de vecinos que sostuviera los brotes hizo que los espartos sin la copa de los vecinos tuvieran parte de sus brotes inclinados, lo que ocasionó un aumento de la radiación incidente sobre las hojas (Figura 12), aumentó el estrés lumínico de la planta por encima de su capacidad de recuperación nocturna y se manifestó en valores más bajos de  $F_v/F_m$  sobre todo en las épocas de mayor déficit hídrico (Figura 8).

La respuesta de las plantas a medio plazo fue más compleja. La presencia de copas fue el principal factor que explicó las diferencias encontradas en el tamaño de los brotes y crecimiento de las hojas (Tablas 4 y 5, Figura 5) donde, sorprendentemente, la competencia radicular jugó un papel secundario (Tablas 4 y 5, Figura 5, año 2000). En *Stipa*, la formación de nuevas hojas y su elongación ocurre exclusivamente fuera de la época de sequía (Pugnaire *et al.* 1996c, Haase *et al.* 1999). En los meses previos al cese del crecimiento (mayo-junio), las plantas acompañadas de la copa de los vecinos tenían un mejor estado hídrico (Figura 6) y tasas fotosintéticas más altas (Figura 7) que las plantas sin copas vecinas, lo que permitió a las primeras prolongar el periodo de crecimiento hasta el mes de julio (significativo en 1999,  $P < 0.01$ , Mann-Whitney U test).

Unido a la ampliación del periodo de crecimiento de las plantas con copas vecinas, está el hecho de que las plantas control (tratamiento T: +A+R) tuvieron un porcentaje de brotes con dos hojas menor que el resto de los tratamientos (Tabla 4), por lo que, posiblemente, las plantas control hayan invertido más recursos por hoja y, por lo tanto, fueron de mayor tamaño (Tabla 5). Este fenómeno parece que puede ser una respuesta frente a las manipulaciones experimentales realizadas sobre la arquitectura de la copa, pues modificaron el entorno inmediato de las hojas de los módulos tratamiento, que recibieron así más radiación que los módulos control (tratamiento T, Figura 12). Las plantas son capaces de detectar cambios sutiles que preceden condiciones de estrés, ajustando su fisiología para disminuir o evitar el futuro impacto negativo sobre el crecimiento o reproducción (Aphalo y Ballaré 1995). Son capaces, por ejemplo, de detectar señales ambientales que preceden a un descenso en la disponibilidad de luz incidente y responder a estas señales modificando no sólo su fisiología (Bloom *et al.* 1990, Chow *et al.* 1990, Chazdon 1992) sino también su arquitectura aérea, de tal forma que estos cambios le permiten en parte evitar los efectos de la sombra e incluso evitar la propia sombra que los vecinos ejercerían si no hubieran sido capaces de responder anticipadamente (Ballaré *et al.* 1987, 1990). Es posible que la mayor proporción de brotes dobles haya sido una respuesta derivada de la mayor radiación incidente sobre las hojas de las copas manipuladas experimentalmente, consiguiendo así aumentar el volumen de copa y la fotoprotección estructural que ello significa, aunque haya supuesto una menor inversión de recursos por hoja y, por tanto, que éstas fueran de menor tamaño.

Sin embargo, no todos los efectos de las copas son positivos. La fotoprotección estructural se produce a costa de una disminución general de las tasas de fijación de carbono (Valladares y Pugnaire, 1999), que se manifiesta en nuestro experimento en las tasas de fijación de carbono más bajas de las plantas control (tratamiento T: +R+A) que en las equivalentes sin copa (tratamiento N: +R-A), sobre todo durante la sequía estival (Figura 7). Por otro lado, tanto la competencia radicular de los vecinos como la presencia de copas provocaron una disminución del contenido de *N* en la hoja (Figura 9). Diversos autores han observado que el ensombrecimiento de una planta puede limitar su capacidad de adquirir nutrientes (Chapin 1980, Glass 1989, Jackson y Caldwell 1992) al disminuir el crecimiento de la raíz (Campbell *et al.* 1991, Coomes y Grubb 1998) y ralentizar la capacidad de absorber nutrientes por parte de la raíz (Campbell *et al.* 1991), disminuyendo así la cantidad de nutrientes que llega a la hoja.

*Variaciones en la intensidad de la interacción con la productividad*

La productividad vegetal fue, en general, mayor en la parcela a más altura, debido a la mayor disponibilidad de  $N$ , de materia orgánica y de agua, lo que ha tenido diversas consecuencias para las plantas. En la parcela alta hubo una mayor producción de hojas por brote y la diferencia en biomasa entre parcelas se debió fundamentalmente a la cantidad de necromasa, ya que la proporción entre biomasa aérea viva y muerta en esta especie es muy baja (en torno a 0.15, Puigdefábregas *et al.* 1996).

La mayor disponibilidad de agua en la parcela alta dio lugar a que las plantas tuvieran, en general, un estado hídrico mejor que en la parcela baja, pero sólo en los meses de menor déficit hídrico (Figura 6), lo que supuso una mejora en las tasas fotosintéticas en 2001, un año especialmente lluvioso (Figuras 1 y 7). Por el contrario, en la parcela menos productiva las hojas tuvieron una velocidad de crecimiento inicial mayor (Tabla 6) debido, posiblemente, a que en los meses invernales y con poco estrés hídrico las temperaturas fueron más elevadas que en la parcela más alta (Figura 4A).

Los resultados muestran que la intensidad de la competencia por los recursos subterráneos permaneció constante o disminuyó al aumentar la productividad (Figura 10), como han encontrado otros autores (Wilson y Tilman 1993, 1995, Belcher *et al.* 1995, Peltzer *et al.* 1998, Cahill 1999, 2002, Pugnaire y Luque 2001). En cambio, el efecto generalmente positivo de las copas no varió en intensidad con la productividad (Figura 10), algo también encontrado por otros autores (Cahill 1999, 2002). Sin embargo, cuando las partes aérea y radicular de los vecinos operaron simultáneamente y afectaron negativamente algún proceso de la planta (por ejemplo, la tasa de asimilación de  $CO_2$  o el contenido de  $N$  en hoja), la competencia fue más intensa en la parcela más productiva (Figura 10), como han observado también otros autores (Gurevitch 1986, Reader y Best 1989, Kadmon 1995, Twolan-Strutt y Keddy 1996, Sammul *et al.* 2000). En cambio, si el efecto de la parte subterránea fue secundario (en relación, por ejemplo, con el tamaño o el crecimiento de la hoja, Tablas 3 y 5), el balance neto de la interacción fue positivo y más intenso en la parcela más productiva (Figura 10), como también observaron Goldberg *et al.* (1999). Todo ello evidencia la importancia de analizar qué tipo de variables son las adecuadas para comprobar experimentalmente los modelos de competencia (Goldberg *et al.* 1999) y las relaciones de dependencia entre los efectos generados por las partes aérea y radicular de los vecinos (Cahill 2001, 2002). El esparto es una especie muy eficiente en el uso de los pulsos esporádicos de nutrientes y agua para crecer y reproducirse (Pugnaire *et al.* 1996c, Voltaire *et*

*al.* 1998, Balaguer *et al.* 2002). Ello hace que las respuestas fisiológicas medidas se puedan considerar como “fotos instantáneas” del estado de la planta en el momento de la medición y nos permiten estudiar los mecanismos subyacentes en la interacción entre plantas y su reacción frente a pulsos extra de recursos. Sin embargo, también es necesario realizar medidas más integradoras como el tamaño de la hoja, biomasa de la planta o éxito reproductivo, que están más supeditadas al balance neto de los efectos positivos y negativos de la interacción entre plantas a lo largo del tiempo y los beneficios a largo plazo de esos pulsos extra, aunque den poca información sobre los mecanismos que han operado en estas interacciones.

Nuestros resultados contradicen parcialmente el modelo de Grime (1973, 1979), puesto que la intensidad de la competencia se ha mantenido prácticamente constante en el gradiente de productividad. El hecho de que, en algunos casos, la intensidad de la interacción con los vecinos haya aumentado con la productividad tampoco apoya totalmente el modelo de Tilman, que predice que la competencia total no variará con la productividad aunque sí aumentará en la parte aérea (Tilman 1988). Sin embargo, ni este modelo ni el de Grime tienen en cuenta la existencia de interacciones positivas entre plantas, que entre los módulos de esta especie tienen especial importancia, y que en los últimos años se han revelado como importantes factores en la organización de las comunidades vegetales (Bruno *et al.*, 2003). Tampoco tienen en cuenta el hecho de que los efectos producidos por la parte aérea y radicular sean interdependientes (Donald 1958, Wilson 1988, Cahill 1999, 2002).

Hay otras alternativas a los modelos propuestos por Grime y Tilman. Así, Davis *et al.* (1998) consideran que las plantas no responden directamente a la densidad de vecinos sino a los cambios en el suministro neto de recursos. Sin embargo, la existencia de efectos competitivos dependientes de la biomasa de vecinos es un hecho comprobado (Goldberg 1987, 1990). Cahill (1999), por otro lado, mantiene que el tipo de relación que se puede dar entre las componentes aérea y subterránea de las plantas influye en el resultado de la competencia y que esta relación varía con la productividad. Sin embargo, de nuevo, ningún modelo tiene en cuenta la existencia de interacciones positivas entre plantas. Si estas son frecuentes en ambientes extremos, como predicen Bertness y Callaway (1994), estos modelos no sirven para explicar los fenómenos de interacción entre especies en ambientes semiáridos, donde las respuestas de las plantas pueden variar dependiendo del estrés predominante en un momento dado y de la posibilidad de que existan a la vez fenómenos de competencia y facilitación entre plantas cuyos términos no son nunca absolutos.

*Evidencias de integración fisiológica entre clones*

Los resultados muestran la existencia de competencia por los recursos subterráneos entre clones vecinos de esparto cuando los recursos son limitantes pero no es tan evidente cuando los recursos son abundantes (Figura 10). Si la integración fisiológica entre clones de esparto fuese intensa, es posible que se hubiera redistribuido el agua obtenida por los módulos periféricos –los clones vecinos en este experimento–, que podrían tener una mayor capacidad de explorar suelo, mejorando el estado hídrico de los clones en el interior de la planta. Sin embargo, el efecto tan débil que se aprecia (Figura 10) indica que la integración fisiológica no fue muy intensa.

El hecho de que se haya empleado para el experimento una planta clonal sin haber eliminado la conexión entre clones en algún tratamiento no invalida el experimento. Mientras que la competencia por recursos subterráneos y la facilitación por la parte aérea han quedado completamente demostradas experimentalmente, también queda claro que estos procesos tienen más intensidad que la integración fisiológica, que no ha producido modificaciones detectables. Es posible, sin embargo, que los brotes vecinos doblados hacia el suelo en el tratamiento R actuaran como sumidero de recursos, haciendo que el efecto de la competencia subterránea estuviera sobreestimado. No obstante, este proceso no invalidaría las conclusiones sobre la relación entre intensidad de la competencia subterránea con la productividad, ya que se basan en comparaciones entre plantas a las que se les aplicó el mismo tratamiento experimental.

Con independencia de que exista o no intercambio de recursos entre clones, éstos pueden considerarse como individuos dentro de una población (Callaghan 1988). Hemos comprobado cómo la arquitectura de la copa de esparto está orientada a una mejora de las condiciones del medio interno de la planta, incluyendo una fotoprotección muy eficiente de las hojas. Si existiera una conexión fisiológica (Salzman y Parker 1985, Stuefer *et al* 1994), existiría también una regulación entre clones que permitiera realizar un uso óptimo de los ambientes heterogéneos (Hartnett y Bazzaz 1983, Jónsdóttir y Callaghan 1988) minimizando los efectos de la competencia. En definitiva, las interacciones entre clones podrían considerarse como unas interacciones positivas más avanzadas que aquellas que ocurren entre plantas individuales, que sólo modifican su ambiente externo (Brooker y Callaghan 1998), lo que se puede relacionar con la mayor ocurrencia de especies clonales en ambientes extremos (Callaghan y Collins 1981).

En resumen, existe una competencia por los recursos subterráneos tanto entre clones de una misma planta como entre plantas distintas, produciendo un efecto negativo que se ve compensado por los beneficios que ejercen las copas al disminuir el estrés abiótico. Este efecto beneficioso es independiente de la existencia de integración fisiológica entre clones y evidencia la importancia que tienen las interacciones positivas entre plantas en los ambientes extremos. Un moderado aumento de la disponibilidad de recursos en el medio produce una ligera disminución de la competencia subterránea, que da lugar a un mayor crecimiento de la copa e intensifica sus efectos positivos. Esta y otras evidencias de la interdependencia entre los efectos aéreos y subterráneos evidencia la necesidad de profundizar en el estudio de estas relaciones para mejorar los modelos existentes sobre la interacción entre plantas. Por otro lado, este estudio muestra la necesidad de incluir en los modelos de variación de la interacción entre plantas *vs.* productividad a otro tipo de interacciones aparte de la competencia para entender de una forma más realista cómo se organizan los ecosistemas vegetales.



### **Efecto de la fluctuación climática sobre el balance de la interacción entre *Juniperus phoenicea* y *Pistacea lentiscus* en un ecosistema dunar costero**

#### **Introducción**

Los sistemas dunares costeros son ambientes con numerosos factores abióticos que dificultan el asentamiento de las plantas. Las comunidades vegetales en estos medios están condicionadas y adaptadas a un ambiente bastante hostil, en el cual destacan la movilidad más o menos acusada del sustrato arenoso, la salinización producida por la influencia de aerosoles marinos –maresía–, la abrasión y desecación producida por vientos frecuentes que pueden ser fuertes y transportar partículas de arena, la escasez de agua debido a la baja capacidad de retención de las arenas y la escasez de nutrientes. La variación en el tipo de comunidades vegetales hacia el interior tiene generalmente una marcada zonación perpendicular a la línea de costa, asociada con un decremento en la exposición a los factores antes mencionados y a la mejora del contenido en nutrientes y humedad del suelo a medida que se forman las dunas y aumentan en tamaño, altura y estabilidad gracias a la propia vegetación.

Incluso en las dunas estabilizadas por la vegetación y con poca influencia de la maresía, el sustrato arenoso y, en menor medida, el viento siguen siendo factores determinantes en el establecimiento de las plántulas. La desecación y la deficiencia de nutrientes es una de las principales causas que limitan el establecimiento de plántulas (Maun 1994). Un severo estrés hídrico es debido a la combinación de una baja capacidad de retención de agua por la arena, la exposición frecuente del sistema radicular debido a la acción del viento y de la lluvia que movilizan las arenas y por las elevadas temperaturas en superficie (Holmgren *et al.* 1997). En estas condiciones de severo estrés son frecuentes los fenómenos de facilitación de las plantas adultas sobre las juveniles de otras especies –efecto nodriza–, ya que la sombra ejercida por las adultas incrementa significativamente la supervivencia de las plántulas al mejorar sus relaciones hídricas (Fuller 1914, McLeod y Murphy 1977, de Jong y Klinkhamer 1988). Además, bajo las plantas existe un mayor contenido de materia orgánica que en los claros (de Jong y Klinkhamer 1988) lo cual tiene múltiples consecuencias; forma agregados con las arenas aumentando así la estabilidad del sustrato (de Jong y Klinkhamer 1988, capítulo III) lo que, a su vez, incrementa la capacidad

de retención de agua en el suelo (Boix-Fayos *et al.* 2001). Estas mejores condiciones permiten el aumento de las poblaciones microbianas y de microfauna del suelo, que son escasas y de una actividad muy limitada en los claros de las dunas (de la Cruz 1986); estos organismos son los responsables del reciclaje de la materia orgánica (Gallardo y Schlesinger 1995), aumentando la disponibilidad de nutrientes bajo las copas de las plantas en un medio caracterizado por su baja disponibilidad en los claros (Ranwell 1972, Kachi y Hirose 1983, ten Harkel y van der Meulen, 1995).

En estos hábitats donde las condiciones físicas a las que están expuestas las plántulas son muy severas, el estrés abiótico puede ser más limitante que la posible disminución de los recursos por competencia con las plantas vecinas, o los perjuicios derivados de vivir en la sombra (Holmgren *et al.* 1997) y cualquier mejora de las condiciones microambientales puede llevar a una mejora del funcionamiento de las plantas que coexisten (Callaway *et al.* 2002, Pugnaire *et al.* 2004).

Si, además, este tipo de hábitat se encuentra en una región geográfica donde la escasez de agua es generalizada, como son los medios áridos y semiáridos, y las temperaturas estivales y la radiación son elevadas, como en la región mediterránea, la probabilidad de que estos fenómenos de facilitación de los arbustos o árboles actuando como nodrizas posiblemente se incremente (siguiendo los modelos de Bertness y Callaway 1994, Bruno *et al.* 2003).

Sin embargo, una vez que las plantas son adultas, los sistemas de dunas en ambientes áridos y semiáridos pueden ser hábitats más favorables para el crecimiento de las plantas que las zonas adyacentes con otro tipo de sustrato (Orshan 1986), sobre todo si la precipitación media anual es menor de 350 mm (Orshan 1986). Esto es debido a que el agua aportada por las lluvias penetra fácilmente en las capas profundas del suelo de la duna impidiendo la evaporación o pérdida por escorrentía que se dan en otros suelos más compactos. Por otro lado, en los sistemas dunares costeros es frecuente que exista un acuífero salino bajo las dunas, por lo que el agua de lluvia puede formar “lentejones” flotando en equilibrio hidrodinámico sobre el acuífero salino, más denso (Berguer y Heurteaux 1985). Ello aumenta la disponibilidad de agua para las plantas que pueden acceder a estas acumulaciones de agua. Esta situación, unido a las frecuentes nieblas costeras, posiblemente sea una de las causas por las que en los sistemas de dunas costeros en zonas semiáridas, como el que aquí se estudia, existan sistemas arbustivos de gran porte –4 a 6 m– y cobertura, mientras que las comunidades vegetales de las zonas adyacentes son formaciones más ralas, de menor porte y cobertura.

En este tipo de hábitats la interacción entre especies con acceso a la capa freática y especies que no tienen acceso pero que coexisten en estrecha asociación espacial puede dar lugar a complejas relaciones de facilitación y competencia centradas en un recurso –agua– que constituye una de las principales fuentes de estrés.

Como las interacciones entre plantas incluyen la totalidad de efectos negativos y positivos que ejercen entre sí de forma simultánea (Walker y Chapin 1986, Callaway *et al.* 1991, Aguiar *et al.* 1992, Bertness y Shumway 1993, Aguiar y Sala 1994, Holzapfel y Mahall 1999), el efecto de una planta sobre otra es el balance neto entre los aspectos positivos y negativos (Chapin *et al.* 1994, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997), de forma que entre plantas adultas que coexisten se puede dar todo un mosaico de tipos de interacción, muy variables tanto en signo como en intensidad. Así, es posible que estén compitiendo por ciertos recursos, pero que el beneficio de verse favorecidos por la sombra o la protección frente al viento (Wilson y Agnew 1992) sea mayor; esto es también compatible con que, al mismo tiempo, pueden ver limitada su capacidad de asimilación de carbono por la propia sombra (Forseth *et al.* 2001).

En definitiva, el balance final de la interacción entre plantas dependerá de las condiciones ambientales, que determinan tanto el nivel de recursos disponibles como otras características (no recursos), y de la habilidad particular de cada especie para obtener el mayor beneficio de los recursos y para suprimir, soportar o beneficiar a sus vecinos (Tilman 1982, Grime 1979, Callaway 1995). Este balance es dinámico, y no sólo cambia a lo largo de gradientes espaciales (Greenlee y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001, Bertness y Ewanchuk 2002, Callaway *et al.* 2002), sino también temporales (Greenlee y Callaway 1994, Bertness y Ewanchuk 2002), debido principalmente a la variabilidad temporal en la disponibilidad de recursos.

Posiblemente el recurso más variable y de mayor importancia en las regiones áridas y semiáridas sea la disponibilidad de agua, puesto que depende de un régimen de precipitaciones que fluctúa impredeciblemente tanto inter como intra-anualmente (Zunzunegui *et al.* 1998, Ehleringer *et al.* 1999, Rodó y Comín 2001, Whitford 2002) y que no sólo determina el comportamiento fisiológico de la planta, sino que influye en la disponibilidad de otros recursos y procesos bióticos y abióticos (cfr. capítulo III).

Esta variabilidad afecta a la fisiología de las plantas, y puede dar lugar a que el balance neto de la interacción entre plantas varíe con el tiempo, y que cambie tanto en signo como en importancia (Callaway *et al.* 1996, Shumway 2000). Como, además, el balance de la interacción entre distintas especies puede diferir dependiendo de la variable de respuesta

seleccionada (Goldberg *et al.* 1999), es necesario realizar una aproximación al estudio de estas interacciones desde distintos frentes, realizando medidas repetidas en el tiempo que den información sobre los requerimientos específicos de cada especie según el medio y situación que habita. Medidas fisiológicas con estas características nos permitirán entender los mecanismos que subyacen a la interacción entre distintas especies, los factores que limitan a cada una y, en última instancia, explicarán la respuesta de cada individuo (Wardle *et al.* 1998, Shumway 2000, Forseth *et al.* 2001, Pelzter y Köchy 2001).

En este contexto, hemos querido analizar cuál es el balance de la interacción entre individuos adultos de las dos especies más importantes que forman el matorral sobre dunas en una zona costera de clima semiárido, la comunidad de sabinar-lentiscar del Paraje Natural de Punta Entinas Sabinar (Almería). Para ello se han seleccionado individuos adultos de sabina –*Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata*- y de lentisco –*Pistacia lentiscus*- viviendo aislados o en estrecha asociación espacial. Las hipótesis de trabajo son:

1. Existen tanto interacciones positivas como negativas entre los individuos adultos de ambas especies.
2. El balance de la interacción entre plantas de distintas especies puede variar en función del nivel de severidad ambiental al que estén sometidas.
3. El nivel de severidad ambiental y el balance de la interacción entre especies determinará la eficacia biológica de cada especie.
4. A largo plazo, el resultado de la interacción se verá reflejado en la estructura y dinámica de la comunidad.

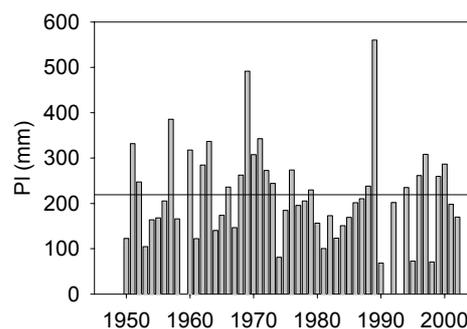
## Material y métodos

### *Sitio de estudio y especies*

En julio de 1999 se estableció un sitio de estudio en un sistema de dunas costeras estabilizadas cercano al Faro del Sabinar (Roquetas, Almería; 36° 41'N, 2° 42'O; 2 m.s.n.m.) situado en el Paraje Natural de Punta Entinas–Sabinar. El clima de la zona es Mediterráneo seco (semiárido *sensu stricto*), caracterizado por un régimen de precipitaciones escaso e irregular (media de 220.2 mm, Confederación Hidrográfica del Sur, Ministerio de Medio Ambiente, Figura 1), con temperaturas medias en torno a los 18.2 °C (Capel Molina 1990), inviernos suaves con temperaturas medias de 12 °C (aunque se alcanzan mínimas de 0.8 °C, Instituto Nacional de Meteorología), veranos cálidos con temperaturas medias que no superan los 40°C y una humedad relativa del aire en torno al 70% (Capel Molina 1990)

debido a la influencia marina. Los suelos son arenosos, formando dunas estabilizadas de hasta 6 m de altura a 6.9 m de altitud, fijadas por la vegetación y asentadas sobre playas fósiles del Cuaternario. Dentro de este sistema se intercalan depresiones a 1-1.5 m de profundidad perpendiculares a la línea de costa. El cordón de dunas está delimitado su vertiente norte por un sistema de lagunas salobres, marismas y salinas seminaturales donde el acuífero aflora a 1 m de altitud y la intrusión marina es generalizada (ITGME y Junta de Andalucía 1998).

La vegetación de las dunas se caracteriza por su baja cobertura, formando manchas discretas de un matorral de gran porte (entre 1 y 6 m de altura) dominado por la sabina marítima (*Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata*) y el lentisco (*Pistacia lentiscus*), entre claros ocupados por un matorral caméfito disperso típico de dunas. Los pies de sabina y lentisco se pueden encontrar aislados o formando manchas de hasta 50 m<sup>2</sup>, que pueden estar acompañadas de otras especies arbustivas, anuales y briófitos, poco importantes en términos de cobertura pero de una gran diversidad florística.



**Figura 1.** Pluviometría anual en el Faro del Sabinar (barras) en el periodo comprendido entre 1950 y 2001 y media de la serie (línea).

La sabina marítima, *Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata* Guss., es una cupresácea que puede llegar a tener un porte arbóreo (de hasta 8 m de altura) con copas generalmente cónicas. Presenta pies monoicos, con hojas perennes de 0.7 a 1 mm de longitud, escuamiformes, agudas y densamente imbricadas. En el P.N. de Punta Entinas-Sabinar florece entre los meses de enero y febrero. Los frutos –gálbulas– tardan cerca de dos años en madurar, tienen forma ovoidea y coloración roja oscura cuando maduran, alcanzan un diámetro de entre 12 y 14 mm, y contienen entre 3 y 9 semillas por fruto. La dispersión principal de las semillas es endozoócora, y en el área de estudio generalmente se debe a aves frugívoras y posiblemente zorros (*Vulpes vulpes*). Esta sabina crece en arenas y dunas litorales, distribuyéndose por el Mediterráneo occidental, desde el sur de Francia y Sicilia

hasta Marruecos. En la Península Ibérica se encuentra en el litoral del Levante y del Sur, así como en las Baleares (Castroviejo *et al.* 1989). El sabinar de esta especie que se encuentra en el P.N. Punta Entinas-Sabinar se considera el mejor conservado de la Península Ibérica (Blanco *et al.* 1997).

El lentisco, *Pistacia lentiscus* L., es una anacardiácea habitualmente de porte arbustivo que puede llegar a alcanzar los 3-4 metros de altura en la zona de estudio. Tiene pies dioicos, y hojas perennes, paripinnadas, con el peciolo y el raquis alados y de dos a 5 pares de folíolos de contorno elíptico. El crecimiento vegetativo comienza después de la floración, entre marzo y mayo (Correia *et al.* 1992, Jordano 1998), aunque en el P.N. de Punta Entinas-Sabinar no suele sobrepasar el mes de abril. Las flores forman densos racimos, dando lugar a frutos que se forman en otoño. Los frutos son drupas subglobulosas de unos 4 mm que adquieren un color negruzco cuando maduran, presentando generalmente una semilla por fruto. La dispersión principal es endozoócora, generalmente por aves frugívoras de poco porte (Herrera 1984). El lentisco se distribuye en toda la región mediterránea, incluyendo Portugal. Para más detalles sobre la ecología e historia natural de la especie ver Jordano (1998).

#### *Estructura de la comunidad*

Para estimar la cobertura y las principales especies, se realizaron once transectos lineales de 50 metros cada uno, seleccionados al azar en la parte alta del sistema de dunas estabilizadas.

En el área de estudio existen al menos tres elementos geomorfológicos con condiciones abióticas bien diferenciadas: (i) la parte central de la formación de dunas estabilizadas, (ii) las crestas limítrofes de la misma (muy expuestas al viento), y (iii) los fondos de valle entre las dunas. Entre estas tres zonas existe una gran diferencia en la composición y estructura de las formaciones vegetales que, por lo general, sólo coinciden entre sí por la presencia de sabinas y lentiscos, aunque en muy diferentes proporciones y situaciones. Por ello, se estimó conveniente realizar un conteo del número de pies de sabinas y lentiscos solos o formando comunidades de ambas especies. Este muestreo se realizó en 18 cuadrantes de 600 m<sup>2</sup> cada uno, situando 6 cuadrantes al azar en cada una de las tres zonas antes descritas.

*Diseño experimental: selección de individuos*

En mayo de 1999 se seleccionaron al azar 12 individuos de sabina y 12 de lentisco que crecían solos y 12 comunidades formadas por un individuo de cada especie, todos ellos en la parte alta de las dunas estabilizadas. Se estimó el área proyectada y la altura de cada individuo, comprobando que en cada situación (solos o en comunidad) los individuos de cada especie tuviesen tamaños similares. Sobre estos 48 pies se realizaron una serie de medidas detalladas en la Tabla 1.

	2000	2001	2002	N
<i>Distribución espacial</i>	---	Ago- Sep	---	--
<i>Recogida de suelos</i>	Ago 1999	---	Dic	6-10
<i>Frutos (producción y masa)</i>	Sep-Nov	Sep-Nov	Sep-Nov	7-9
<i>Medidas fisiológicas</i>	Jl,Oc,Dc	Fb, Mz, Jl,Oc,Dc	Fb, Mz,Jl,Oc,Dc	6
<i>N foliar</i>	Jl,Oc,Dc	Fb, Mz, Jl,Oc,Dc	---	6

**Tabla 1.** Fechas en las que se realizaron cada una de las medidas incluidas en los análisis a lo largo del periodo 1999-2002. N es el número de repeticiones por cada especie y situación de los individuos (creciendo solos o en comunidad).

*Características de los suelos*

En agosto de 1999 se tomaron muestras de suelo bajo las copas con orientación NW y SE y a 40 cm del tronco. Para ello se retiró la hojarasca de un área de 25 cm<sup>2</sup> hasta llegar a la superficie, recogiendo los 10 primeros centímetros de suelo. En diciembre de 2002 también se tomaron muestras de suelos con orientación N dentro de la mata, retirando la hojarasca y tomando muestras cilíndricas de 10 centímetros de profundidad y 5 cm de diámetro (196.3 cm<sup>3</sup>). El número de réplicas por situación y especie fue de 10 en 1999 y de 6-7 en 2002. Cada muestra de suelo se llevó al laboratorio, se homogeneizó y se secó al aire, y se tamizó después en tamiz de 2 mm de luz y el resultado se pasó por un molinillo (Fritsch Pulveriseke, Alemania). En ellas se determinó el contenido en materia orgánica del suelo mediante digestión húmeda (Porta *et al.* 1986), el contenido de nitrógeno total por el método de Kjeldahl utilizando SeSO<sub>4</sub>-K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> como catalizador y un sistema analizador semiautomático (Velp Científica s.r.l., Italia), y el fósforo soluble, que se extrajo mediante el método de Watanabe y Olsen (1965) y se determinó por colorimetría con un espectrofotómetro (Bausch & Lomb, Rochester, New York).

*Relaciones alométricas: cálculo del área específica de hoja*

Entre los años 2000-2002, y en cada una de las fechas indicadas en la Tabla 1, se recogieron muestras para el cálculo del área específica de hoja (*SLA*; área / peso seco de la hoja) en cada especie y situación, escogiendo hojas maduras y no sombreadas en la posición más periférica de la copa, a la misma altura y orientación –E– de la mata. Como las hojas de sabina son muy pequeñas y están fuertemente adheridas al tallo, la porción vegetal seleccionada para el cálculo fue una ramilla apical verde. En el caso del lentisco, se seleccionaron de uno a dos foliolos apicales. El área “foliar” se estimó obteniendo el área proyectada de los foliolos o ramillas verdes con un scanner y un programa de análisis de imagen (MideBMP, R. Ordiales, 2000). A continuación, las ramillas verdes y los foliolos se secaron en la estufa a 70 °C y se pesaron para la estimación del *SLA*.

Estas muestras foliares fueron las mismas que se utilizaron para la estimación de la tasa de fijación de Carbono y conductancia estomática al vapor de agua.

*Seguimiento del estado fisiológico de la planta*

En las distintas fechas arriba indicadas (Tabla 1), se seleccionaron foliolos/ramillas verdes apicales en la misma orientación (Este) de la copa, en 6 plantas de cada especie y situación, en las cuales se midieron antes de amanecer, el contenido relativo de agua (*RWC*), el potencial hídrico ( $\Psi_{pd}$ ) y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (*Fv/Fm*). A primera hora de la mañana (7-8:30 GMT), se midió la conductancia estomática al vapor de agua (*gs*) y la tasa máxima de fijación de CO<sub>2</sub> (*A*). El potencial hídrico y el contenido relativo de agua se determinaron en tallos, ya que en las especies leñosas es una medida del estrés hídrico de la planta más representativa y menos variable que la medida en las hojas (McCutchan y Shackel 1992). Las hojas de los tallos para el cálculo de *RWC* se utilizaron para analizar su contenido en nutrientes.

El contenido relativo de agua se midió antes del amanecer pesando en el campo aproximadamente 1 g de tallo con hojas que se colocó a continuación en una cámara húmeda y oscura. Los extremos cortados de los tallos se rodearon con algodón empapado en agua para que se hidratasen. Cuando las muestras estuvieron saturadas -aproximadamente a las 24 horas- se pesaron y a continuación se secaron en una estufa a 70 °C durante un mínimo de 72 h, volviéndose a pesar. Con estas medidas se calculó el contenido relativo de agua (Barrs y

Weatherley 1962)  $RWC = \frac{\text{biomasa en campo} - \text{biomasa seca}}{\text{biomasa saturada} - \text{biomasa seca}} * 100$ .

El potencial hídrico se midió antes del amanecer en tallos apicales según el método de Scholander *et al.* (1965), con una cámara de presión (Skye Instruments Ltd., Powys, UK). Para evitar la desecación de las hojas o tallos, éstos se metían en una bolsa de plástico antes de ser cortados hasta el momento de realizar la medida (Koide *et al.*, 1989).

La conductancia ( $g_s$ ) y la tasa fotosintética ( $A$ ) se midieron bajo luz solar saturante, siempre por encima de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mediante un analizador portátil de gases por infrarrojos –IRGA– (Lci; Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, UK), procurando que la diferencia de temperaturas en las hojas no superara  $5^\circ\text{C}$  entre las primeras y las últimas medidas. Al ser las hojas de sabina muy pequeñas, fue necesario introducir una ramilla apical dentro de la cubeta de la cámara del IRGA para poder realizar la medida. En el caso del lentisco se introdujeron de uno a dos folíolos apicales. Ambas medidas están expresadas en base al área proyectada de la hoja. Esta se estimó como se indica en el anterior apartado para el cálculo del  $SLA$  pero, en el caso de sabina multiplicando el área proyectada por  $\pi/2$ , ya que al ser tallos cilíndricos, se ha realizado la corrección recomendada por Clegg (1992).

La eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) se midió con un fluorímetro de inducción de la clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK) y en hojas previamente sometidas a 30' de oscuridad.

Las hojas recogidas para el análisis de nutrientes se secaron en una estufa a  $70^\circ\text{C}$  durante un mínimo de 72 h y se midió el contenido de  $N$  total mediante el método de Kjeldahl.

#### *Parámetros reproductivos de las plantas*

Las mediciones sobre la producción de frutos de sabina y lentisco se realizaron entre los meses de septiembre y octubre de 2001 y 2002 en el caso de sabina y en los mismos meses de 2000 y 2002 en lentisco. Para ambas especies se delimitó un área cuadrada de 20 cm de lado con un alambre, arrojándolo hacia la copa y en cada una de las orientaciones cardinales de la misma. Donde caía el cuadrante se contaban los frutos de la columna de copa perpendicular al suelo que quedaba incluida dentro del área del cuadrado. El volumen de copa muestreado se calculó teniendo en cuenta la superficie del cuadrante ( $0.04 \text{ m}^2$ ) y la altura de la porción de copa que tenía frutos. También se estimó la distancia de la columna al centro de la copa, comprobándose que el conjunto de estas distancias fuera similar en los

pies aislados y en los acompañados de la otra especie. Los resultados son la media de las cuatro posiciones y están expresados en número de frutos por unidad de volumen de copa.

En los meses de octubre-noviembre de los años indicados, en el caso de lentisco, y en agosto-septiembre, en el caso de sabina, se seleccionaron 9 pies aislados de cada una de las especies y 9 viviendo en comunidad y se recogieron al azar entre 15 y 30 frutos maduros que se llevaron al laboratorio desechando aquellos dañados. En el caso de sabina, se tomaron al azar 10 frutos por planta que se pesaron individualmente en fresco y en seco para estimar el porcentaje de agua que tenían. El resto de los frutos de sabina y lentisco se pesaron en fresco, se les extrajeron las semillas, numerándolas para saber de qué fruto procedían y se llevaron a una estufa a 70°C durante 48 h. Posteriormente se pesaron. De cada fruto, por tanto, se conocía su peso fresco, peso seco, número de semillas y peso seco de las semillas.

#### *Análisis estadístico*

Las diferencias entre las plantas que vivían solas o en agregados con la otra especie se analizaron mediante ANOVA. Sólo se describirán las diferencias entre especies pues su comportamiento es notablemente distinto. Las variables fisiológicas medidas en los distintos meses en cada año se analizaron mediante ANOVA multivariante (MANOVA) y las diferencias entre años mediante ANOVA de medidas repetidas (RM-ANOVA). Se comprobó que cumplieran los requisitos previos a estos análisis; es decir, que las variables fueran homocedásticas (test de Levene), además en el caso de la MANOVA, que también existiera homogeneidad de las varianzas y covarianzas (test Box M) y en el caso de la RM-ANOVA se comprobó que existiera simetría compuesta de las varianzas y covarianzas (test de esfericidad). Se han analizado estas diferencias en dos fases: cada año por separado y, posteriormente, los tres años en conjunto debido a que no es posible analizar todos los meses y años a la vez por falta de réplicas suficientes (von Ende 1993). Las diferencias entre plantas en los años 2001 y 2002 se analizaron introduciendo en el análisis 5 meses de medida: febrero, marzo, julio, octubre y diciembre. En 2000 se incluyeron tres meses; julio, octubre y diciembre. Para las comparaciones entre años se incluyeron en el análisis los meses de julio y diciembre, como representativos de las épocas de mayor y menor estrés. En los resultados se indican las diferencias significativas entre situaciones en cada mes, resultante del análisis post-hoc de MANOVA mediante el test de Scheffé. Se indican también las diferencias significativas de los meses que no se han incluido en el análisis

(agosto de los 3 años y junio de 2002), resultantes del análisis post-hoc de ANOVA univariante mediante el test de Scheffé, siendo estos resultados meramente orientativos.

A los pesos de semilla y de fruto se les realizó una transformación logarítmica para que su distribución fuera normal.

En el caso de la ANOVA univariante, si las variables eran heterocedásticas se realizó un análisis no paramétrico.

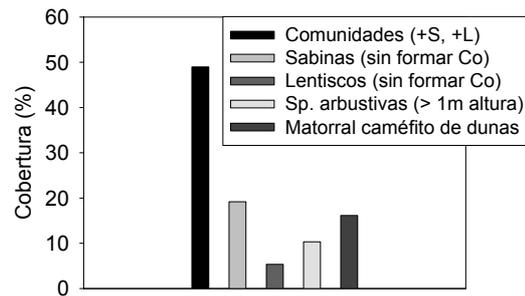
Salvo que se indique lo contrario, los valores de  $F$  de las MANOVA son los de Pillari, por ser éstos más robustos frente a la heterogeneidad de las varianzas y covarianzas (Scheiner, 1993). La comparación *post-hoc* de las medias se realizó mediante el test de Scheffé.

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., 2001). Los datos en el texto y las figuras representan la media muestral  $\pm 1$  error estándar (ES).

## Resultados

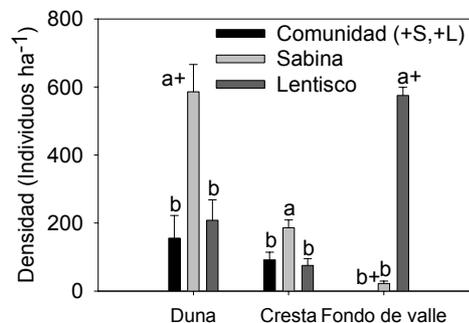
### *Distribución espacial*

La zona de estudio tiene una cobertura vegetada del 47.9%. Las plantas se encuentran dispersas en la matriz de claros no vegetados, aunque con frecuencia se agrupan en manchas o agregados de más de una especie que abarcan el 63.7% de toda la cobertura vegetal. Entre estas manchas existen pies dispersos de sabina y de lentisco y un matorral caméfito disperso. Entre los agregados multiespecíficos destacan las formaciones de sabina y lentisco (49% de toda la cobertura vegetal, Figura 2) que a partir de ahora denominaremos *comunidades* a las cuales se suelen asociar otras especies, principalmente *Ephedra fragilis*, *Salsola oppositifolia* y *Lycium intricatum*. Estas manchas de vegetación dan lugar a auténticos núcleos de diversidad, que incluyen numerosas especies perennes, anuales y briófitos, que son poco representativas en términos de cobertura.



**Figura 2.** Cobertura de cada tipo de formación vegetal en las partes altas de las dunas estabilizadas del Paraje de Punta Entinas-Sabinar.

A las comunidades les siguen, en orden de importancia por su cobertura, los pies dispersos de sabina (19.2% de la cobertura, Figura 2), el matorral caméfito disperso en los claros entre comunidades (16.2% de la cobertura vegetal, Figura 2), las especies arbustivas que suelen acompañar a las comunidades de sabina y lentisco, y que también pueden encontrarse solas en las dunas (10.3% de toda la cobertura vegetal, Figura 2) y, por último, los pies dispersos de lentisco (5.4% del total, Figura 2), que con frecuencia se encuentran acompañados de otras especies –aparte de sabina-, como *Salsola oppositifolia*.



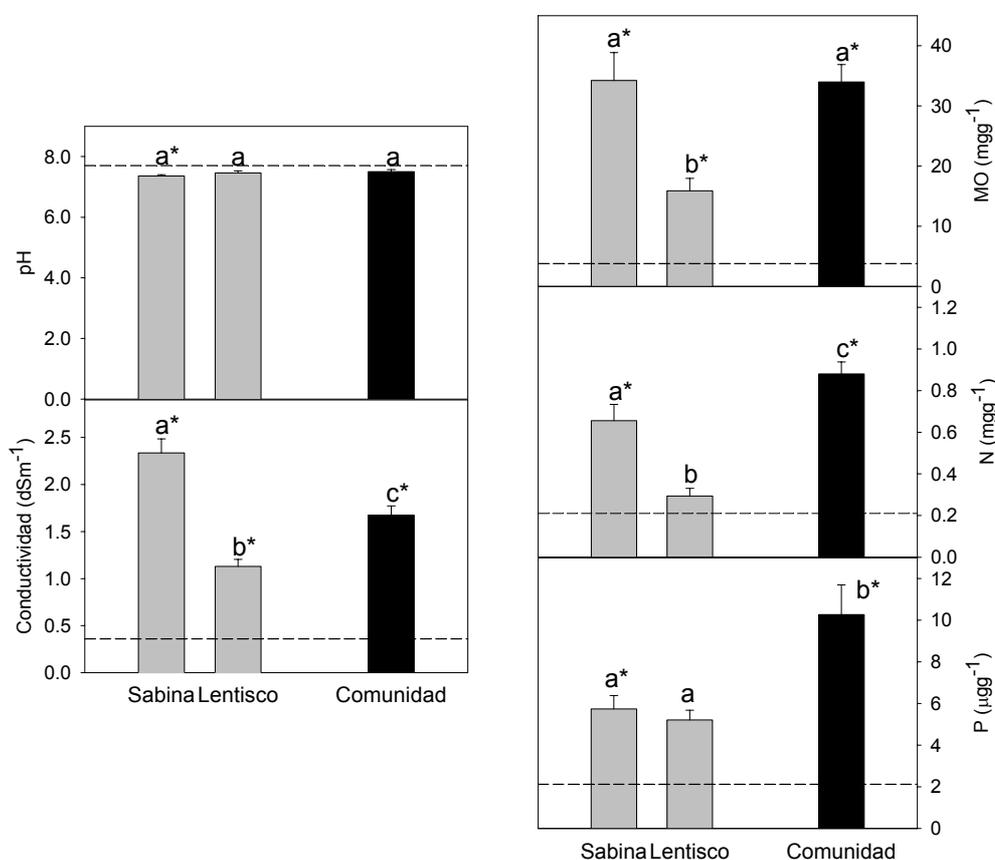
**Figura 3.** Densidad de pies de lentisco (*Pistacia lentiscus*) y sabina (*Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata*) solos (colores grises) o formando comunidades (negro) en cada unidad geomorfológica. Letras diferentes en cada tipo de formación geomorfológica indican diferencias en densidad ( $P < 0.05$ , test de Scheffé). El símbolo + indica que el número de pies de esa especie/formación vegetal se diferencia significativamente del número de pies en las distintas áreas geomorfológicas ( $P < 0.05$ , test de Scheffé).

Los pies de sabina, de lentisco y de las comunidades formadas por ambas especies tienen una presencia diferente en cada uno de los elementos geomorfológicos muestreados (Figura 3). En los fondos de valle, donde en las épocas de descarga de los acuíferos el suelo llega a estar totalmente saturado de agua, pero en el cual también puede existir una salinidad en muchos casos superior a  $8 \text{ dSm}^{-1}$ , no se ha encontrado ninguna comunidad, y sólo esporádicamente algún pie de sabina. El lentisco, sin embargo, es mucho más frecuente en

esta zona que en las restantes (Figura 3). Las crestas de duna y las zonas intradunares se diferencian por las proporciones de sabina y lentisco que albergan, siendo mucho más frecuente encontrar pies de sabina, lentiscos y formaciones en comunidad dentro de las dunas que en las crestas (Figura 3).

#### Características de los suelos

Los suelos, por lo general, son neutros o ligeramente básicos, tienen una salinidad muy baja, muestran valores bajos de materia orgánica y son pobres en nutrientes, sobre todo en el contenido en fósforo asimilable (Figura 4).



**Figura 4.** Características físicas (pH y conductividad eléctrica) y químicas (MO: materia orgánica, N: nitrógeno y P: fósforo) del suelo bajo sabinas solas, lentiscos solos y sabinas y lentiscos en comunidad. Las barras son medias  $\pm$  1 ES (N=9, excepto conductividad y pH en que n=5). La línea discontinua indica el valor promedio de esa variable en el suelo desnudo. Barras con letras distintas indican que son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ , test de Scheffé) y los asteriscos, que existen diferencias significativas con el suelo desnudo ( $P < 0.05$  test de Scheffé).

El pH del suelo en las distintas situaciones fue similar, aunque ligeramente más básico en claros no vegetados (Figura 4). A pesar de ser suelos arenosos de dunas costeras, los

valores de salinidad obtenidos son muy bajos, especialmente en los claros, posiblemente debido a la sucesiva solubilización y arrastre de la sal a capas más profundas con el agua de lluvia. Así, los suelos bajo las copas obtuvieron una salinidad significativamente más alta que en los claros (Figura 4), particularmente bajo sabina.

Los suelos bajo las copas de las comunidades y de sabina tuvieron unos contenidos de MO y nutrientes significativamente más altos que en los claros, mientras bajo la copa lentisco sólo el contenido en MO fue más alto que en los claros (Figura 4). El contenido en materia orgánica fue similar en los suelos de comunidad y de sabina y significativamente más alto —más del doble— que en los suelos bajo lentisco (Figura 4). La cantidad de nitrógeno total y fósforo asimilable siguió un patrón similar, aunque estas diferencias se acentuaron. Los suelos bajo las comunidades presentaron los valores más altos de N y P, seguidos de los suelos bajo sabina, que tuvieron más nitrógeno pero igual cantidad de fósforo que los suelos bajo lentisco (Figura 4).

*Evolución del estado fisiológico de la planta*

El estado fisiológico de las plantas se vio afectado de forma importante por la precipitación. La lluvia en el año 2000 superó la media interanual, mientras que en 2001 y 2002 estuvo por debajo (Figura 1). Sin embargo, en el año 2000 más del 70% de la lluvia anual se concentró en los meses de otoño (Tabla 2 y Figura 6), mientras que el 27% restante se repartía entre los otros 9 meses. Lo habitual es que en otoño caiga el 40% de la lluvia anual (Tabla 2, media de la serie). Tanto en 2001 como 2002, aunque fueron años más secos que el promedio de la serie, la distribución de lluvias estuvo más compensada (Tabla 2) y además, en 2001 se parte de un superávit hídrico de los meses de octubre y diciembre de 2000 (Figura 6). Así que, en lo que se refiere a la respuesta de las plantas, me referiré al año 2000 como un año seco, con una recuperación en otoño, el 2001 como año húmedo y el 2002 como normal-seco.

	2000	2001	2002	Media serie
Enero-Septiembre (mm; %)	77.5 (27%)	91.6 (46.3%)	96.4 (56.7%)	131.9 (60.2%)
Octubre-Diciembre (mm; %)	209.3 (73%)	106.3 (53.7%)	73.5 (43.3%)	87.3 (39.8%)
Anual (mm)	286.8	197.9	169.9	219.2

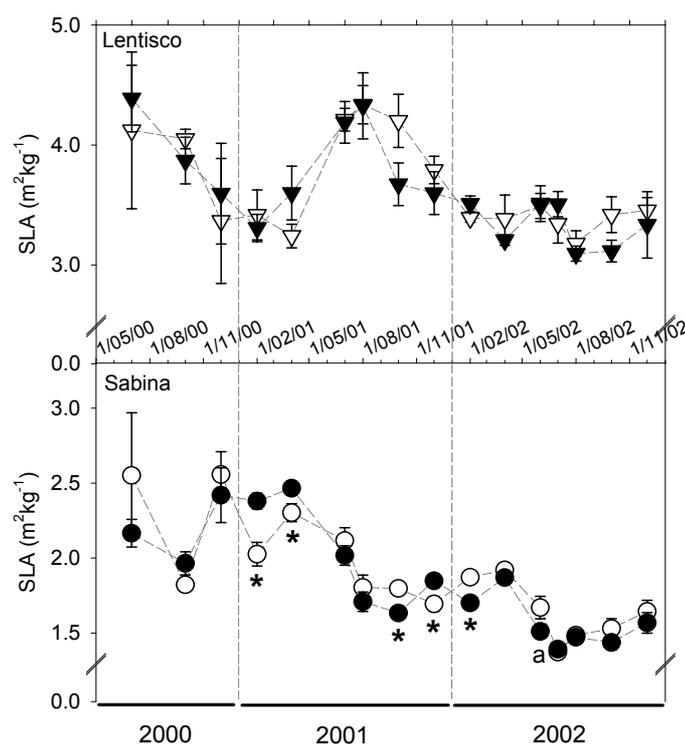
**Tabla 2.** Cantidad de lluvia caída en los periodos indicados en la primera columna y el porcentaje anual que supone (en paréntesis) en cada año de medida o en la media de la serie.

*Área específica de hoja*

Las diferencias entre el área específica del tallo–sabina– o del foliolo –lentisco– son claras. Mientras que el *SLA* de sabina muestra un rango de valores comprendido entre 1.37 y 2.56 m<sup>2</sup>kg<sup>-1</sup>, en lentisco se encuentra siempre entre 3.09 y 4.38 m<sup>2</sup>kg<sup>-1</sup> (Figura 5).

En sabina, los valores de *SLA* en invierno fueron superiores a los del resto del año (Figura 5). Las diferencias en *SLA* entre sabinas en las dos situaciones, aunque significativas (Tabla 5A), fueron mínimas y muy variables temporalmente, no existiendo una tendencia general destacable.

Los lentiscos, en cambio, no mostraron diferencias significativas en *SLA* entre las distintas situaciones (Figura 5, Tabla 5B). Destacan dos particularidades; por un lado, de junio a agosto de 2000 y 2001 el *SLA* fue mayor que en el resto de los meses (Figura 5), y por otro, que los máximos alcanzados en este periodo fueron mayores en los años 2000 y 2001 que en el año 2002 (RM-ANOVA  $F_{año}=9.17$ ,  $df=4,7$ ,  $P<0.01$ , Figura 5).



**Figura 5.** Área específica de las hojas de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$  ES para cada fecha, situación y especie ( $n=6$ ). Los asteriscos indican que las plantas de la especie viviendo en las distintas situaciones obtuvieron valores significativamente diferentes en ese mes ( $P<0.05$ , test de Scheffé post hoc de MANOVA, excepto los meses de agosto y el mes de junio 2002, test de Scheffé post hoc de ANOVA); (a) denota una significación marginal ( $P=0.08$ ).

*Parámetros reproductivos de las plantas*

La producción de frutos por m<sup>3</sup> de copa en sabina, aunque bastante variable, fue mayor en 2002 que en 2001 (Tabla 3). Los pies de sabina que crecían solos tuvieron una mayor producción que los acompañados de lentisco (Tabla 3), aunque sólo fue significativo en 2002 ya que en 2001 más de la mitad de los pies analizados no produjeron frutos, lo que introduce una gran variabilidad en el análisis.

En el conjunto de los tres años de medida, tanto la masa seca de los frutos –entre 360 y 425 mg– como el de las semillas –entre 17 y 22 mg– fue mayor en las sabinas solas que en las acompañadas (Tabla 3, excepto biomasa de fruto en 2002), mientras que el número de semillas por fruto y la proporción entre los pesos secos de las semillas y el fruto fueron similares en las dos situaciones (Tabla 3).

	Año	Total	Solo	En comunidad	P	F <sub>1,12</sub>
Nº de frutos en copa (m <sup>-3</sup> ) (n = 9)	2000	--	--	--	--	
	2001	471 ± 271 <sup>a</sup>	868 ± 520	75 ± 37	0.43	---
	2002	730 ± 97 <sup>b</sup>	915 ± 161	544 ± 71	0.07	
Biomasa seca de frutos (g) (n = 7)	2000	0.36 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.39 ± 0.02	0.33 ± 0.03	0.08	10.28**
	2001	0.40 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.47 ± 0.03	0.33 ± 0.02	0.002	
	2002	0.42 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.44 ± 0.05	0.40 ± 0.02	0.65	
Biomasa seca de semilla (mg)	2000	20.03 ± 1.17 <sup>ab</sup>	22.62 ± 1.32	17.43 ± 1.41	0.02	31.75***
	2001	17.88 ± 1.24 <sup>a</sup>	20.52 ± 1.93	15.24 ± 0.74	0.02	
	2002	21.46 ± 1.26 <sup>b</sup>	25.32 ± 1.22	17.59 ± 0.63	0.00	
Nº de semillas por fruto	2000	4.51 ± 0.22 <sup>a</sup>	4.41 ± 0.39	4.60 ± 0.23	0.69	0.01 <sup>ns</sup>
	2001	5.61 ± 0.17 <sup>b</sup>	5.73 ± 0.33	5.49 ± 0.14	0.50	
	2002	5.70 ± 0.26 <sup>b</sup>	5.71 ± 0.41	5.69 ± 0.35	0.96	
Proporción Semillas/Frutos	2000	0.25 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.02	0.25 ± 0.01	0.87	2.33 <sup>ns</sup>
	2001	0.25 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.25 ± 0.01	0.25 ± 0.01	0.76	
	2002	0.30 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.35 ± 0.05	0.25 ± 0.02	0.09	

**Tabla 3.** Número de frutos por metro cúbico de copa en las sabinas, biomasa seca de la semilla y del fruto, número de semillas por fruto y proporción entre peso de las semillas en un fruto y peso del fruto. Los valores son medias ±1 ES, N= 7 en cada situación (solos o en comunidad). Letras diferentes en la primera columna y para cada variable, significan diferencias significativas entre los años ( $P < 0.05$  test de Scheffé de la RM-ANOVA, excepto Nº de frutos que se analizó con el test no paramétrico de Sign). La columna  $P$  da los valores de probabilidad resultantes de la comparación entre sabinas solas y en comunidad en cada año (test de Scheffé de la MANOVA, excepto Nº de frutos que se analizó con el test no paramétrico U de Mann-Whitney). La última columna da los valores de  $F$  de Fisher de la RM-ANOVA para el conjunto de los tres años. Los asteriscos indican la probabilidad resultante, siendo \*\*, \*\*\*, ns,  $P < 0.01$ , 0.001 y no significativo, respectivamente.

Existen algunas diferencias interanuales importantes en la respuesta reproductiva de las sabinas. Así, el tamaño de las semillas fue significativamente mayor en 2002 que en 2001 obteniéndose en 2000 unos valores intermedios (Tabla 3) quizá porque los frutos maduros de 2002 se formaron en 2001, un año húmedo, mientras que los de 2001 se formaron en 2000, un año seco. En cambio, el número de semillas por fruto fue significativamente menor en 2000 (Tabla 3), no existiendo diferencias ni en el tamaño de los frutos ni en la proporción entre el tamaño de las semillas y frutos entre los distintos años (Tabla 3).

En los lentiscos, la producción de frutos también fue variable en los dos años de medida, siendo muy superior en 2002 a la de 2000 (Tabla 4). Por lo demás, los pies de lentisco creciendo solos o acompañados de sabina tuvieron un tamaño de fruto y de semilla similar (Tabla 4). En el año 2002, la masa de las semillas fue significativamente mayor que en los otros dos años (Tabla 4). En 2001 se obtuvieron los valores más bajos de los tres años en la proporción entre el peso del fruto y la semilla (Tabla 4).

	Año	Total	Solo	En comunidad	P
Nº de frutos en copa (m <sup>-3</sup> )	2000	4792 ± 903 <sup>a</sup>	5926 ± 1462	3657 ± 995	0.23
	2001	--	--	--	--
	2002	16541 ± 1842 <sup>b</sup>	15494 ± 1446	17588 ± 3484	0.57
Biomasa fresca de frutos (mg)	2000	57.66 ± 3.49 <sup>a</sup>	58.80 ± 5.66	56.52 ± 4.50	0.76
	2001	64.16 ± 2.58 <sup>a</sup>	66.94 ± 4.51	61.39 ± 2.43	0.30
	2002	63.89 ± 2.67 <sup>a</sup>	66.81 ± 3.25	60.97 ± 4.18	0.29
Biomasa seca de semilla (mg)	2000	13.96 ± 1.10 <sup>a</sup>	12.64 ± 0.90	15.27 ± 1.96	0.27
	2001	12.32 ± 0.32 <sup>a</sup>	12.47 ± 0.40	12.18 ± 0.52	0.63
	2002	16.94 ± 0.85 <sup>b</sup>	17.31 ± 1.01	16.56 ± 1.43	0.60
Proporción Semilla/Frutos	2000	0.25 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.22 ± 0.01	0.28 ± 0.05	0.25
	2001	0.19 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.19 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.42
	2002	0.27 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.26 ± 0.01	0.27 ± 0.01	0.40

**Tabla 4.** Número de frutos por metro cúbico de copa en los lentiscos, biomasa fresca de frutos, biomasa seca de semilla y proporción entre peso de semilla y fruto. Los valores son medias ±1 ES, N= 7 en cada situación (solos o en comunidad). Letras diferentes en la primera columna y para cada variable, significan diferencias significativas entre los años ( $P < 0.05$  test de Scheffé de la RM-ANOVA, excepto Nº de frutos que se analizó con el test no paramétrico de Sign). La columna P da los valores de probabilidad resultantes de la comparación entre lentiscos solos y en comunidad en cada año (test de Scheffé de la MANOVA, excepto Nº de frutos que se analizó con el test no paramétrico U de Mann-Whitney).

#### *Estado fisiológico de las plantas*

A lo largo de los distintos años y meses de medida, las sabinas y los lentiscos presentaron unos potenciales hídricos muy diferentes. Incluso en los meses de mayor disponibilidad de

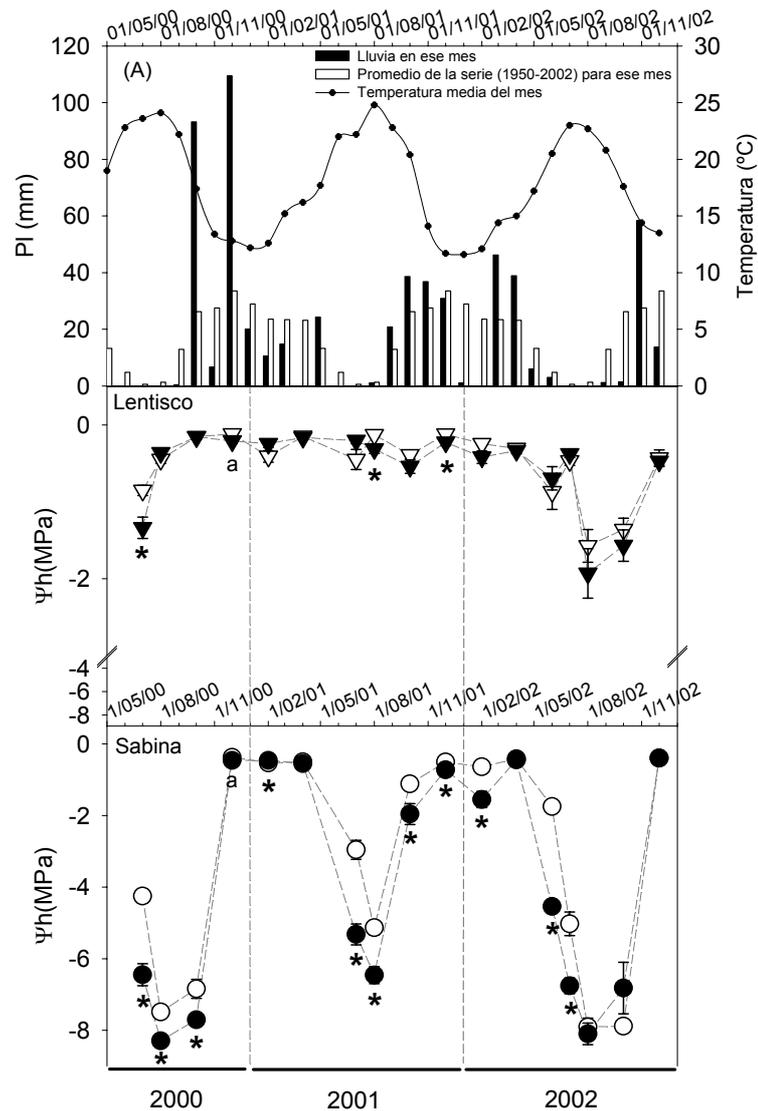
agua –de diciembre a abril– los potenciales de sabina duplicaron los de lentisco y sólo en el mes de diciembre de 2002 fueron similares en ambas especies (alrededor de  $-0.4$  MPa; Figura 6). Entre los meses de junio y octubre las sabinas acusaron la escasez de agua bajando sus potenciales por debajo de los  $-8$  MPa (Figura 6), mientras que el lentisco no lo acusó e, incluso en las épocas de mayor sequía, los potenciales no bajaron en ninguna de las plantas de los  $-2.2$  MPa (Figura 6).

	A			B		
	SABINA			LENTISCO		
	2000	2001	2002	2000	2001	2002
df	$F_{3,8}$	$F_{5,6}$	$F_{5,6}$	$F_{3,8}$	$F_{5,6}$	$F_{5,6}$
$\Psi_{pd}$	<b>19.6***</b>	<b>12.64**</b>	<b>16.19**</b>	<b>7.59**</b>	2.20 <sup>ns</sup>	0.64 <sup>ns</sup>
<i>RWC</i>	2.71 <sup>ns</sup>	<b>10.56**</b>	<b>4.33<sup>a</sup></b>	0.59 <sup>ns</sup>	<b>13.91*</b>	<b>7.60*</b>
<i>A</i>	<b>36.60***</b>	<b>7.84*</b>	<b>43.00**</b>	1.29 <sup>ns</sup>	<b>5.22*</b>	<b>5.79*</b>
<i>gs</i>	0.50 <sup>ns</sup>	1.56 <sup>ns</sup>	<b>3.60<sup>a</sup></b>	1.08 <sup>ns</sup>	1.77 <sup>ns</sup>	3.13 <sup>ns</sup>
<i>Fv/Fm</i>	<b>10.42**</b>	1.32 <sup>ns</sup>	1.05 <sup>ns</sup>	2.02 <sup>ns</sup>	<b>6.79*</b>	3.82 <sup>a</sup>
<i>SLA</i>	1.05 <sup>ns</sup>	<b>3.5<sup>a</sup></b>	<b>10.88**</b>	0.29 <sup>ns</sup>	0.96 <sup>ns</sup>	0.24 <sup>ns</sup>
<i>N</i> en hoja	<b>6.89*</b>	1.67 <sup>ns</sup>	--	0.80 <sup>ns</sup>	0.32 <sup>ns</sup>	--

**Tabla 5.** Valores de  $F$  resultantes del análisis estadístico MANOVA del potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{pd}$ ), el contenido relativo de agua (*RWC*), la tasa fotosintética (*A*) y de conductancia (*gs*) y la eficiencia fotoquímica del PSII (*Fv/Fm*) de los tallos/hojas, área específica de hoja (*SLA*) y contenido de nitrógeno (*N*) de las hojas de sabina (A) y lentisco (B) en cada uno de los años en función de la situación (solos o en comunidad con la otra especie). Los asteriscos son la significación de  $F$  (\*, \*\*, \*\*\*, para  $P < 0.05$ ,  $0.01$ ,  $0.001$ , respectivamente; ns = no significativo; *a* es marginalmente significativo,  $P < 0.07$ ).

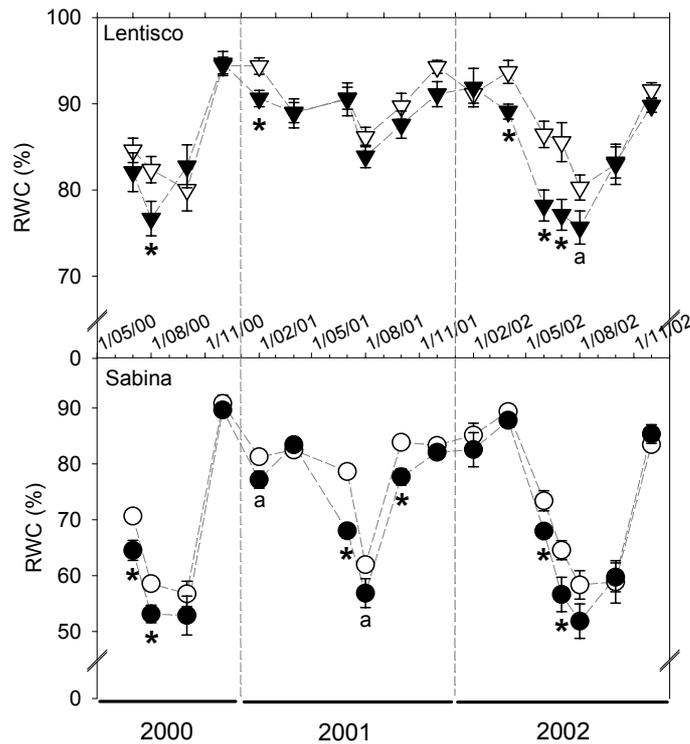
En los tres años de observación, las sabinas viviendo junto a lentisco mostraron potenciales hídricos significativamente más bajos que las sabinas viviendo solas (Tabla 5A, Figura 6).

En los meses de menor disponibilidad de agua –de junio a septiembre en los tres años, o en octubre, si las lluvias fueron tardías como en 2000 y 2002- estas diferencias fueron muy acusadas, sobre todo al principio de la estación seca (junio-julio). Incluso en los meses lluviosos, por lo general, las diferencias entre los potenciales de las sabinas solas o en comunidad se mantuvieron, aunque la disparidad fue menor (Figura 6), acusándose cuando la lluvia caída fue menor que la media de la serie (Figura 6, mes de febrero 2002). Esta dependencia tan acusada entre los valores de potencial hídrico de sabina y el régimen mensual de precipitaciones inducen a pensar que sabina sólo accede al agua que proviene de estas lluvias.



**Figura 6.** (A) Cantidad de lluvia caída en las fechas de medida (barras negras), media de la serie (barras blancas) y temperatura media mensual (línea) en el tiempo de medida. Potencial hídrico antes del amanecer de los tallos de lentisco (triángulos) y de sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o juntos (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los datos representan media  $\pm$  IES (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Los asteriscos indican que las plantas de la especie viviendo en las distintas situaciones obtuvieron valores significativamente diferentes en ese mes ( $P < 0.05$ , test de Scheffé post hoc de MANOVA, excepto los meses de agosto y el mes de junio 2002, test de Scheffé post hoc de ANOVA); (a) denota una significación marginal ( $P < 0.06$ ).

En cambio, entre los lentiscos viviendo solos o junto a sabina apenas existieron diferencias en el estado hídrico (Tabla 5B y Figura 6), y sólo en alguno de los meses de muy baja disponibilidad de agua, además de en diciembre de 2000 y 2001, hubo diferencias significativas entre las plantas. En estos meses, los lentiscos viviendo en comunidad mostraron unos potenciales ligeramente inferiores que los que estaban solos (Figura 6).



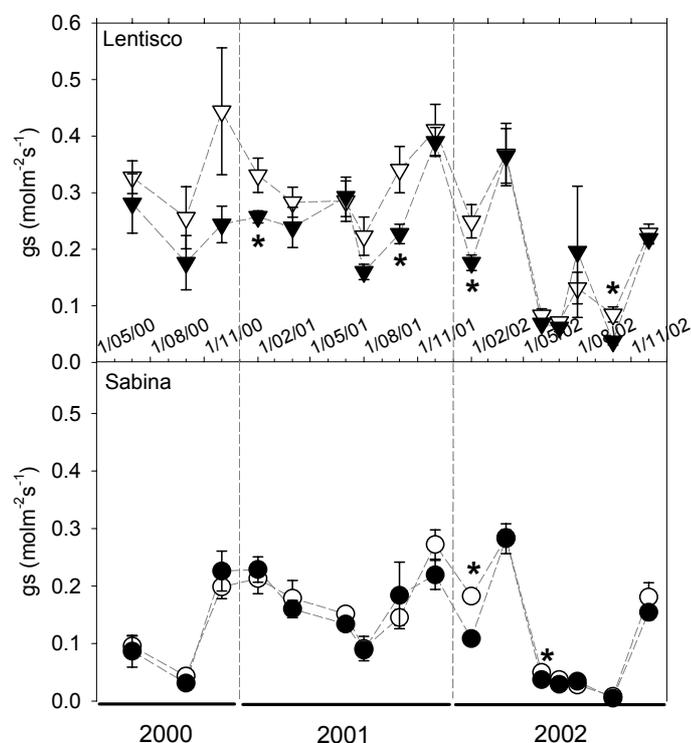
**Figura 7.** Contenido relativo de agua antes del amanecer de las hojas y tallo de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$  ES para cada fecha, situación y especie (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Estadística como en Figura 6.

El contenido relativo de agua (*RWC*) en las dos especies fue diferente, sobre todo en los meses de mayor déficit hídrico (Figura 7) ya que, mientras en lentisco los valores de *RWC* en ningún momento bajaron del 78%, los de sabina alcanzaron valores cercanos al 55% (Figura 7). En las épocas de menor déficit hídrico, mientras que el *RWC* de los lentiscos estuvo en torno al 91%, alcanzando máximos del 94% -diciembre 2000-, el de las sabinas estuvo en torno al 85% (sólo en diciembre de 2000 alcanzó el 90%).

Las sabinas en comunidad, por lo general, obtuvieron valores de *RWC* más bajos que las sabinas solas (Tabla 5A, Figura 7), con diferencias significativas en prácticamente todos los meses con déficit hídrico (Figura 7), exceptuando aquellos con un largo periodo de sequía, como octubre de 2000, agosto y octubre de 2002, en los que los valores de *RWC* fueron similares, al igual que en los meses sin déficit hídrico (Figura 7). Las diferencias fueron menos acusadas que en los potenciales hídricos, resultando sólo marginalmente significativas en 2002 y significativas en 2001 (Tabla 5A).

Entre los lentiscos, en general, tuvieron mayor *RWC* los que estaban solos que los acompañados de sabina (Figura 7, Tabla 5B). Estas diferencias se acusaron en los meses de

mayor sequía y en los meses de febrero de 2001 y abril de 2002, época de floración y comienzo del crecimiento vegetativo.

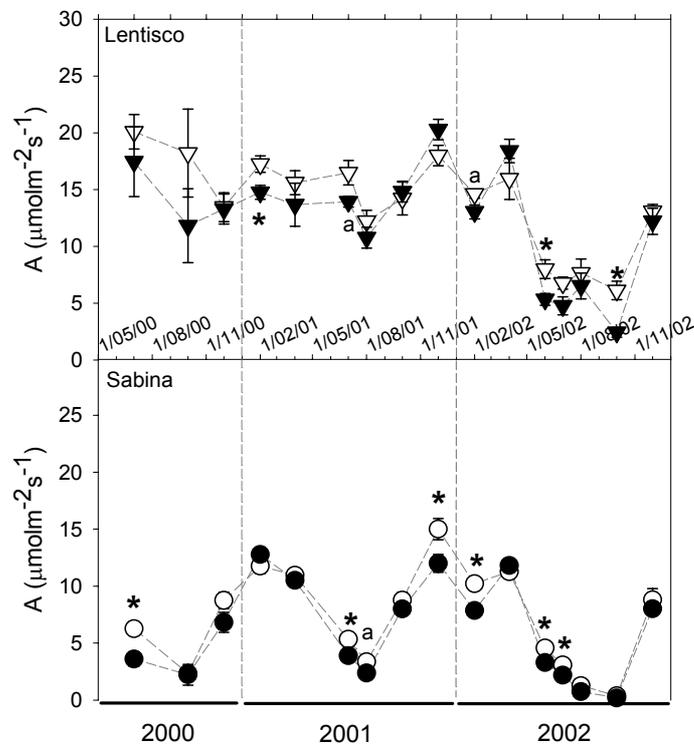


**Figura 8.** Conductancia de las hojas de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$  ES para cada fecha, situación y especie (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Estadística como en Figura 6.

Los valores de conductancia ( $g_s$ ) fueron, en promedio, más altos en lentisco que en sabina (Figura 8). En general, los valores de  $g_s$  se mantuvieron en un rango entre  $0.05$ - $0.44 \text{ molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , obteniéndose los valores más altos en las épocas de mayor disponibilidad de agua y los más bajos en los últimos meses del periodo de sequía, donde pudo incluso llegar a cesar el intercambio gaseoso (mes de octubre de 2002, sabinas, Figura 8).

A lo largo de los tres años de medida no se encontraron diferencias en valores de  $g_s$  entre las plantas de sabina viviendo en las distintas situaciones (Tabla 5A, Figura 8). El patrón estacional estuvo controlado principalmente por la disponibilidad hídrica, siguiendo una tendencia parecida al de los potenciales hídricos. Entre los lentiscos tampoco hubo diferencias entre los valores alcanzados por las hojas de las plantas en las distintas situaciones (Tabla 5B), aunque hubo una ligera tendencia, no significativa, a que los individuos que vivían solos obtuvieran valores de conductancia más altos que los que

estaban acompañados de sabina (Figura 8). Destaca el hecho que son en los meses de febrero –floración– y octubre donde estas diferencias son significativas (Figura 8).



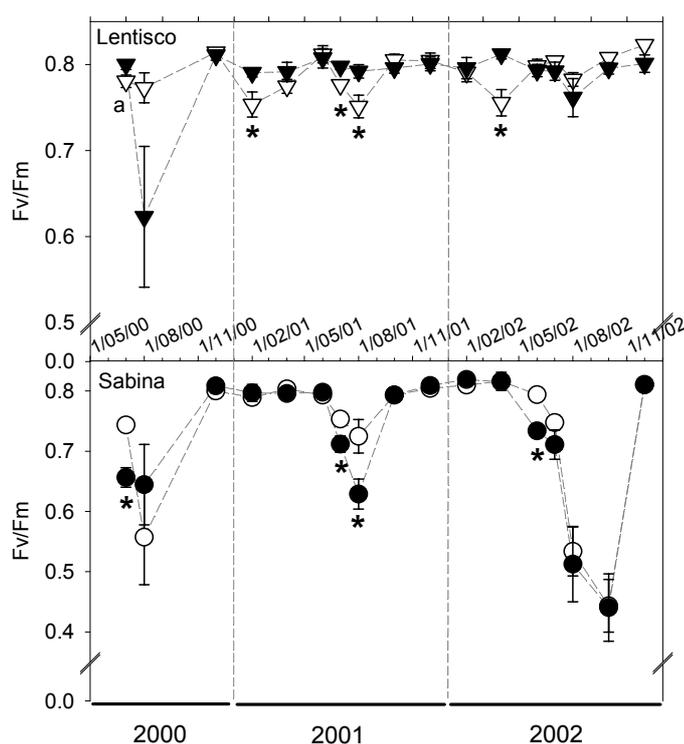
**Figura 9.** Tasa fotosintética de las hojas de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$  ES para cada fecha, situación y especie (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Estadística como en Figura 6.

Como ocurre con la conductancia de la hoja, la tasa máxima de fijación de carbono ( $A$ ) fue mayor en lentisco que en sabina (Figura 9). Las diferencias más acusadas entre las dos especies ocurrieron en las épocas de mayor déficit hídrico (dentro del análisis, los meses de julio de los tres años y en octubre de 2002, Figura 9). Mientras que los valores mínimos de  $A$  en lentisco durante el 2000-2001 superaron los  $10 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , los de sabina estuvieron siempre por debajo de este valor, o incluso no llegaron a la mitad de éste (Figura 9). El periodo de sequía en el 2002 fue muy acusado y, sobre todo, inusualmente largo, ya que se prolongó hasta principios de noviembre. Sólo en este periodo, los lentiscos disminuyeron drásticamente sus tasas fotosintéticas, alcanzando valores por debajo de los  $7 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mientras que las sabinas obtuvieron valores muy bajos o, incluso, nulos (octubre 2002, Figura 9).

Siguiendo un patrón similar al resto de las variables analizadas, la tasa de fijación de carbono fue superior en las sabinas que vivían solas que en las acompañadas de lentisco

(Tabla 5A). Incluso en las épocas de mayor disponibilidad hídrica, como el periodo entre diciembre de 2001 y febrero de 2002, las sabinas en comunidad obtuvieron tasas fotosintéticas menores a las que vivían solas (Figura 9).

Aunque, en general, los lentiscos que vivían solos tuvieron tasas fotosintéticas ligeramente superiores a la de los lentiscos con sabina (Figura 9), esta tendencia sólo fue significativa en el año 2001 (Tabla 5B) y en el periodo de sequía prolongada del año 2002 (Figura 9).



**Figura 10.** Eficiencia fotoquímica del fotosistema II antes del amanecer ( $F_v/F_m$ ) de las hojas de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), en el periodo comprendido entre julio de 2000 y diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$ ES para cada fecha, situación y especie (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Estadística como en Figura 6.

Durante los periodos de menor déficit hídrico, tanto la sabina como el lentisco obtuvieron valores de eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) alrededor de los 0.81, muy cercanos al óptimo (0.82 *sensu* Maxwell y Johnson, 2000) (Figura 10). En estas épocas más benignas, sin embargo, el lentisco tuvo una bajada en su eficiencia entre los meses de febrero y abril, quizá relacionada con la floración y comienzo del crecimiento vegetativo. De nuevo, las principales diferencias entre los valores de  $F_v/F_m$  de lentisco y sabina se produjeron en las épocas de mayor déficit hídrico. Mientras que los valores más bajos de  $F_v/F_m$  en lentisco estuvieron por encima de 0.73 –pero ver mes de agosto de 2000,

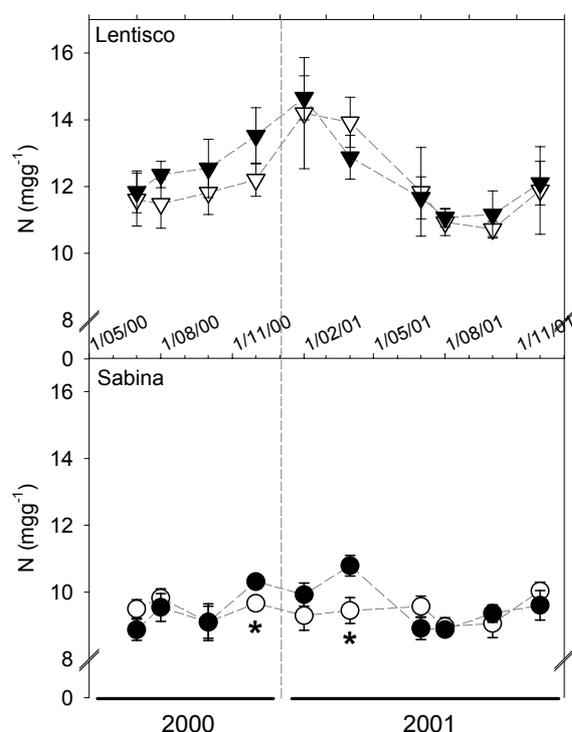
Figura 10, posiblemente un error de medida –, en sabina estaban generalmente por debajo, alcanzando mínimos de 0.5 e incluso 0.45 (agosto y octubre de 2002, Figura 10)

En las épocas con mayor disponibilidad hídrica no hubo diferencias entre los valores de  $F_v/F_m$  de las sabinas viviendo solas y en comunidad, mostrando valores bastante constantes (Tabla 5A). De hecho, sólo en junio-julio y, en el año 2001, agosto, se observaron diferencias entre las sabinas de las dos situaciones, siendo más altos los valores de  $F_v/F_m$  en las sabinas solas que en las acompañadas de lentisco (Figura 10). En el caso que los potenciales hídricos estuvieran por debajo de los  $-7$  MPa, estas diferencias dejaban de existir (Figuras 6 y 11).

En general, los lentiscos viviendo en comunidad obtuvieron valores de  $F_v/F_m$  ligeramente superiores a los que vivían solos, siendo significativo para el conjunto de los meses del año 2001 pero no en los otros dos años (Tabla 5B, Figura 10). Los valores de  $F_v/F_m$  del lentisco estuvieron cercanos al óptimo e incluso fueron altos en los meses de sequía. Destacan los valores obtenidos en febrero de 2001 y abril de 2002, cuando, a pesar de existir una alta disponibilidad de agua, los lentiscos viviendo solos mostraron los valores más bajos de  $F_v/F_m$ , coincidiendo con la floración y comienzo del crecimiento vegetativo, datos estos que apuntan hacia la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo bajo las copas de los lentiscos aislados (Figura 4).

El contenido de nitrógeno foliar en los lentiscos fue superior al de las sabinas (Figura 11). En ambas especies el contenido de nitrógeno foliar fue ligeramente superior en los meses de menor déficit hídrico, una tendencia algo más acusada en lentisco (Figura 11).

El contenido de nitrógeno foliar en sabina fue bastante estable a lo largo del tiempo de medida (Figura 11). De hecho es la única variable fisiológica medida en sabina donde no se produjeron diferencias entre años (RM-ANOVA  $F_{\text{año}}=0.15$ ,  $df=2,9$ ,  $P=0.86$ ). En 2000, los individuos que vivían en comunidad tuvieron significativamente más nitrógeno foliar que los que vivían solos (Tabla 5A), aunque estas diferencias sólo fueron significativas en diciembre de 2000 y en abril de 2001 (Figura 11).



**Figura 11.** Contenido de nitrógeno en las hojas de lentisco (triángulos) y sabina (círculos) viviendo solos (blanco) o junto a la otra especie (negro), desde julio de 2000 hasta diciembre de 2002. Los símbolos representan medias  $\pm 1$ ES para cada fecha, situación y especie (barras de error aparentes cuando son mayores que el símbolo),  $n = 6$ . Estadística como en Figura 6.

En cambio, en lentisco, la cantidad de nitrógeno foliar varió más a lo largo de los distintos meses, obteniendo los máximos entre diciembre de 2000 y abril de 2001 (Figura 11). Aunque la tendencia apunta a un mayor contenido de nitrógeno en las hojas de lentisco en comunidad que en las de los que vivían solos, sin embargo, no fue significativa (Tabla 5B). Junto con los valores de  $Fv/Fm$ , fueron las dos únicas variables donde no hubo diferencias entre los años de medida (RM-ANOVA  $F_{año}=0.62$ ,  $df=2,9$ ,  $P=0.56$ ).

## Discusión

Los resultados de este estudio indican que existen interacciones tanto positivas como negativas entre los individuos adultos de las dos especies arbustivas. Estas interacciones son bidireccionales, simultáneas y provocan diversos efectos sobre la fisiología de las plantas. Estos efectos varían en intensidad e importancia a lo largo del tiempo, y dependen de las fluctuaciones climáticas en general, y de la disponibilidad de agua en particular. El efecto

acumulado de estas interacciones influye en el potencial reproductivo de las especies que intervienen y, por tanto, en la dinámica de poblaciones. El análisis fisiológico comparado revela los principales mecanismos que operan en las comunidades vegetales y la base funcional que estructura las comunidades.

		<i>FvFm</i>		$\Psi_{pd}$		<i>RWC</i>		<i>gs</i>		<i>A</i>	
		<b>r</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>r</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>r</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>r</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>r</b>	<b>r<sup>2</sup></b>
Sabina	<i>FvFm</i>										
	$\Psi_h$	<b>-0.81</b>	<b>0.65</b>								
	<i>RWC</i>	0.76	0.58	<b>-0.91</b>	<b>0.82</b>						
	<i>gs</i>			-0.73	0.53	0.73	0.53				
	<i>A</i>	0.69	0.47	<b>-0.86</b>	<b>0.73</b>	<b>0.79</b>	<b>0.62</b>	<b>0.8</b>	<b>0.63</b>		
	<i>N</i>	0.34	0.11	-0.43	0.18	0.34	0.12	0.30	0.09	0.34	0.12
Lentisco	<i>FvFm</i>										
	$\Psi_h$	-0.12 <sup>ns</sup>	0.0 <sup>ns</sup>								
	<i>RWC</i>	0.15	0.02	-0.53	0.28						
	<i>gs</i>	-0.07 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	-0.40	0.16	0.44	0.19				
	<i>A</i>	-0.07 <sup>ns</sup>	0.00 <sup>ns</sup>	-0.44	0.20	0.52	0.27	0.71	0.50		
	<i>N</i>	-0.05 <sup>ns</sup>	0.00 <sup>ns</sup>	-0.14 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.26	0.07	-0.01 <sup>ns</sup>	0.00 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>ns</sup>	0.00 <sup>ns</sup>

**Tabla 6.-** Valores de correlación (r) y r<sup>2</sup> entre las variables fisiológicas medidas para sabina y lentisco. Valores con el superíndice *n.s.* no son significativos.

*Efectos de la interacción interespecífica*

La interacción produce efectos diferentes en cada especie. Por un lado, la coexistencia íntima entre ambas especies induce cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo distintos a los que provoca cada especie por separado (Figura 4). Sin embargo, su efecto a corto plazo sobre la fisiología de las plantas es marginal. Así, un mayor contenido de nutrientes en el suelo sólo se traduce en un ligero incremento, no significativo, de nitrógeno foliar en ambas especies (Figura 11), tendencia que no induce a mayores tasas fotosintéticas (Figura 9). Sin embargo, es probable que esta mejora del suelo sea una de las razones por las que el lentisco posee una mayor eficiencia fotoquímica cuando vive en comunidad (Figura 10). Es conocido que las diversas especies tienen diferentes efectos sobre la dinámica de nutrientes en el suelo, con consecuencias a nivel de comunidad (Hobbie 1992). Sin embargo, el efecto sinérgico entre dos especies de arbustos no ha sido descrito con anterioridad. Los casos más comunes se refieren al efecto positivo de leguminosas y otros árboles y arbustos que mejoran el suelo, facilitando el crecimiento de otras plantas (Archer *et al.* 1988, Morris y Wood 1989, Walker y Vitousek 1991, Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996a).

Sin embargo, el efecto más intenso que se observa al interaccionar las dos especies es un cambio en las relaciones hídricas. Se advierte claramente que sabina y lentisco compiten por agua, sobre todo en las épocas de déficit hídrico estival (Figuras 6 y 7), aunque la intensidad e importancia de esta competencia son diferentes para ambas especies. Así, para la sabina conviviendo con lentisco es de mayor magnitud y ocurre más frecuentemente que en los lentiscos conviviendo con sabina (Figuras 6 y 7; Tabla 5). Por otro lado, el estado hídrico de sabina guarda una estrecha relación con el resto de la actividad fisiológica de la planta, mientras que en lentisco no (Tabla 6). Las consecuencias son que la sabina en comunidad tiene tasas más bajas de fijación de CO<sub>2</sub> (Figuras 6 y 9) y, si el déficit hídrico es marcado, también puede llegar a tener dificultades para una recuperación dinámica del exceso de radiación, mostrando una menor eficiencia fotosintética del PSII (Figuras 6 y 10). Los lentiscos, por su parte, también acusan la presencia de sabina y en algunas ocasiones presentan valores de potencial hídrico y de RWC menores que cuando viven aislados (Figuras 6 y 7); sin embargo, los efectos prácticamente no tienen una trascendencia a nivel fisiológico. En conjunto, estos datos indican que sabina y lentisco compiten por agua, aunque de forma asimétrica. Mientras que sabina muestra fuertes variaciones estacionales en sus tasas fisiológicas que se acusan con la presencia de lentisco, este último muestra unas relaciones fisiológicas más estables y se ve menos influido por la presencia de sabina.

#### *El sistema radicular de las dos especies*

Esta especie de sabina no tiene una raíz caudal pivotante que le permita acceder a los recursos que existen en profundidad (Castillo *et al.* 2002). Diversos autores (Martínez García y Rodríguez 1988, Tsiourlis 1992, Martínez García *et al.* 1998, Castillo *et al.* 2002) han sugerido que la raíz de esta especie es superficial, con un gran desarrollo en los primeros 50 cm de suelo. Por otro lado, los valores obtenidos de  $\Psi_{pd}$  son parecidos a los que se midieron para *J. phoenicea* subsp. *turbiata* en otro sistema dunar del litoral SO peninsular (Punta Umbría, Huelva), aunque con mínimos más bajos durante la época de mayor déficit hídrico (-8.3 MPa, Figura 6 vs. -7.5 en Huelva, Castillo *et al.* 2002) y mucho más bajos que en otras áreas de estudio (Berger y Huerteaux 1985). Castillo *et al.* (2002) encontraron que apenas se producían cambios diarios en el potencial de esta especie cuando el déficit hídrico era máximo y, como en el caso de las sabinas de Punta Entinas, las plantas tenían una recuperación muy rápida en cuanto se producía una lluvia (Figuras 6 y 7), lo que está en concordancia con los valores obtenidos para especies de raíces poco profundas (Gucci *et al.*

1997). Posiblemente, las sabinas no accedan al acuífero salinizado a 6-7 m de profundidad desde la zona alta de la duna, sino que se abastezcan principalmente del agua de lluvia que se infiltra en el suelo y que puede llegar a acumularse bajo las dunas en forma de “lentejones” flotando en equilibrio hidrodinámico por encima de un acuífero salino de mayor densidad (Berguer y Heurteaux 1985) pero que prácticamente desaparece durante las épocas de sequía. Ello también guarda concordancia con la distribución diferencial de las sabinas en las distintas zonas de nuestro sistema dunar (Figura 3) que induce a pensar que *J. phoenicea* no soporta suelos muy salinos aunque tengan una elevada disponibilidad de agua (más del 40% de 36 plántones transplantados en los valles salinos que se encuentran entre dunas murieron al mes y medio de la plantación y sólo el 20% estaba en buenas condiciones, frente a un 80% y 100% de plántones en buen estado en los claros en dunas y bajo las copas de los arbustos, respectivamente). Este razonamiento podría explicar la dependencia de la respuesta fisiológica de esta especie al régimen casi inmediato de las precipitaciones de la zona (Figura 6 vs. 7-9 y Tabla 6, ver relación entre  $\Psi_{pd}$  y resto de variables). El lentisco, en cambio, tuvo un comportamiento completamente diferente. Los potenciales hídricos, incluso en la época de sequía, nunca bajaron de  $-2.2$  MPa (Figura 6), mientras que en otro sistema dunar del SO peninsular (P. N. de Doñana) se obtuvieron en épocas similares y para la misma especie potenciales cercanos a  $-5$  MPa (Ain-Lhout *et al.* 2001). También los valores de  $A$  y  $g_s$  en nuestra zona son en promedio superiores a los encontrados para esta especie en otras zonas de costa o cercanas a ellas con mayor precipitación (Flexas *et al.* 2001), aunque los mínimos –verano y octubre 2002– son similares a los encontrados por estos autores en otro verano con prolongada sequía. Lo mismo ocurre con los valores de  $F_v/F_m$  (Flexas *et al.* 2001), aparte que ellos también encontraron mínimos de  $F_v/F_m$  en las épocas más frías. Además, el lentisco en la zona de estudio no parece verse muy afectado por la variabilidad en el régimen de lluvias y sólo cuando la sequía es muy prolongada empeoró su estado hídrico y se redujeron sus tasas de intercambio gaseoso (Figuras 6-9). Haase *et al.* (1996b) encontraron que otra especie arbustiva –*Retama sphaerocarpa*– típica de los fondos de valle en esta zona semiárida accedía al nivel freático y que ello explicaba la poca variabilidad en su estado hídrico y la capacidad de mantener una actividad fisiológica a lo largo del año. Por otro lado, Correia y Catarino (1994) analizaron el comportamiento hídrico de esta especie a lo largo de un año, concluyendo que era similar al de la mayoría de las especies de chaparral con un sistema radicular profundo (Gilberto y Estay 1978, Poole *et al.* 1981, Kummerow 1981). Todo ello unido a la gran densidad de pies de lentisco que hemos observado en los fondos de valle húmedos y salinos (Figura 3) induce a pensar que los lentiscos sí acceden al nivel

freático. Por otro lado, e igual que sabina, tiene una densa capa de raíces finas en los primeros 50 cm de suelo (observación personal). Es decir, posiblemente sabina y lentisco compitan por los recursos (nutrientes y agua) en los primeros metros de profundidad del suelo, pero mientras que lentisco es probable que también pueda acceder al nivel freático, la sabina no, acusando más la competencia por agua de lentisco en la zona donde se encuentra su única fuente de abastecimiento de agua, la duna.

#### *Esfuerzo reproductivo*

La interacción entre sabina y lentisco tiene efectos sobre el potencial reproductivo de sabina, pero no en lentisco. Las sabinas en comunidad tienden a producir menos frutos, aunque con el mismo tamaño y número de semillas que aquellas que viven solas, pero con un tamaño de semillas significativamente menor (Tabla 3). La causa principal de estas diferencias puede ser las menores tasas fisiológicas de las sabinas en comunidad, aun a pesar de tener una mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo. Fundamentalmente puede ser debido a la competencia por el agua, ya que uno de los factores principales que influyen en el tamaño de la semilla es la disponibilidad de recursos de la planta progenitora (Weiner 1988, Venable 1992). Esta variación intraespecífica en la producción de semillas en una población puede ser relevante para su estructura y dinámica (Wilson 1998, Herrera 2000), ya que influye en el éxito de la progenie (Westoby *et al.* 1996, Winn 1998, Lloret *et al.* 1999, Kidson and Westoby 2000, Chacon y Bustamante 2001).

#### *Magnitud de la interacción y variabilidad climática*

En contra de lo previsto, los resultados indican que el signo de la interacción entre estas dos especies no cambia según la variable elegida o del nivel de severidad ambiental, sino que el balance de la interacción se mantiene estable a lo largo del tiempo -en general, negativo para sabina y neutro para lentisco-. En cambio, la magnitud de los efectos que el lentisco ejerce sobre la sabina guardan una estrecha dependencia del régimen de precipitaciones. En esta región semiárida, las lluvias se caracterizan no sólo por su escasez, sino por su variabilidad temporal e intensidad, pudiendo encontrarse años donde en un solo evento lluvioso se concentre más de la mitad de la precipitación anual (Lázaro *et al.* 2001). Esta variabilidad puede ser más importante para el funcionamiento de estos ecosistemas que la precipitación total anual (Gunter 1993, Ehleringer *et al.* 1999, Whitford 2002).

Durante el periodo de estudio hemos tenido tres años con una distribución de precipitaciones y una precipitación anual muy diferentes, con repercusiones importantes para sabina. El año 2002 por la cantidad de lluvia caída y 2000 por la distribución de las precipitaciones, se caracterizaron por ser años de baja disponibilidad hídrica para las plantas, mientras que en 2001 la disponibilidad fue más elevada (Tabla 2, Figura 6). Esto se tradujo en otoño de 2002 en embolismos en ramas y troncos de sabina, afectando al 1% de la copa –cobertura– en las sabinas viviendo solas y al 9% de la copa en las que convivían con lentisco, llegando incluso a producirse la muerte de algunos pies. Es decir, el efecto de la competencia de lentisco sobre sabina puede llegar a incrementar la magnitud de los daños en esta especie cuando la sequía se prolonga más allá de lo normal. Por otro lado, también tiene consecuencias en el esfuerzo reproductivo de la sabina, ya que aquellos años precedidos de uno especialmente seco –bien por la cantidad de lluvia caída, bien por su distribución irregular- la cantidad de frutos y peso de las semillas en las sabinas disminuye drásticamente, y con mayor intensidad en las sabinas en comunidad (Tabla 3, también observado en 2003, datos no presentados).

Las predicciones de cambio climático para esta zona indican que, aparte de un descenso del 15% en la precipitación anual, la cantidad de lluvia en otoño y primavera será menor, disminuyendo los días de lluvia y aumentando la torrencialidad (Rodrigo, 2002). Estos cambios en los patrones de precipitación pueden tener múltiples efectos en numerosos procesos biológicos (Fay *et al.* 2000, Knapp *et al.* 2002) y podrían tener graves consecuencias para la población de sabina, que vería afectada su dinámica, sobre todo para aquellas acompañadas de lentisco, pudiendo causar una alteración profunda de la comunidad y de su diversidad biológica.

### *Dinámica poblacional*

En las partes altas de las dunas apenas observamos la presencia de individuos juveniles de lentisco en claros no vegetados, mientras que sí se ven algunos juveniles de sabina. En ambos casos, es más frecuente encontrarlos bajo las copas de los arbustos, sobre todo bajo las comunidades de sabina y lentisco y bajo sabina. A la vista de los resultados, y observando la estructura y la cobertura de la comunidad vegetal en las zonas de dunas (Figuras 2 y 3) se deduce que el reclutamiento de nuevos individuos de lentisco se produce principalmente bajo las copas de sabina o lentisco, que actúan como percha para las aves (Verdú y García-Fayos 1996), permitiendo la deposición de semillas de especies de

dispersión endozoócora, como son estas dos especies, y por tanto promocionando el reclutamiento de juveniles bajo las copas (Fernández-Alés *et al.* 1993, Verdú y García-Fayos 1996), que crecerán en unas condiciones más propicias para su asentamiento que en los claros, sobre todo lentisco ya que parece necesitar unas condiciones hídricas más exigentes que la sabina (Figura 3, comparar fondos de valle con duna). Sin embargo, el posible efecto nodriza de sabina sobre el lentisco es a costa de una fuerte competencia con esta especie cuando sus individuos son adultos y acceden al nivel freático, con las consecuencias descritas para la sabina, hecho este que no parece ocurrir a la inversa.

En resumen, el balance de la interacción entre individuos adultos de sabina y lentisco ha resultado ser negativo para la sabina y prácticamente neutro para el lentisco, a pesar del sinergismo existente entre ambas especies en lo que a las condiciones de suelo se refiere. Aunque bajo las comunidades el suelo es más rico en nutrientes, la competencia por el agua gobierna la disponibilidad de estos nutrientes para las plantas, minimizando los efectos positivos de la mejora del suelo. La interacción entre sabina y lentisco es asimétrica, debido a las diferencias anatómicas y de tolerancia entre las dos especies. Así, la competencia con el lentisco por el agua reduce la eficiencia biológica de la sabina y tiene consecuencias que afectan al potencial reproductivo de las sabinas, mientras que el efecto de la sabina sobre el lentisco es marginal, por lo que la dinámica de ambas poblaciones puede verse afectada bajo los escenarios previstos de cambio climático.



## **Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: Mecanismos y procesos**

### **Conclusiones**

1. Los índices comúnmente utilizados en la literatura científica para medir la intensidad de las interacciones planta-planta adolecen de una serie de problemas conceptuales, estadísticos o matemáticos que impiden su uso en el rango de situaciones posibles en la naturaleza. El índice propuesto resuelve estos problemas y sienta las bases para la generación de nuevos algoritmos que midan la intensidad de interacciones multi-específicas.
2. Las interacciones entre plantas son generalmente asimétricas, siendo los efectos para ambas especies de magnitud, signo e importancia muy diferente. Las interacciones pueden ser muy plásticas, e incluso bajo condiciones ambientales favorables una misma especie puede ejercer efectos positivos, negativos o neutros, dependiendo de la especie acompañante. Las capacidades competitivas no son, pues, absolutas, lo que puede permitir la coexistencia de especies diferentes en una misma comunidad.
3. El balance de la interacción entre plantas varía en función de la fase vital de las mismas, y depende de los requerimientos fisiológicos de cada especie, de su nivel de tolerancia al estrés abiótico y de la frecuencia de perturbaciones a lo largo de la vida de la planta. A largo plazo, este balance es el responsable de la estructura de la comunidad.
4. Las componentes aérea y subterránea de la interacción entre clones de *Stipa* tienen efectos diferentes dependiendo de las condiciones ambientales. La competencia por los recursos subterráneos se ve compensada y superada por los beneficios que ejercen las copas al suavizar el severo estrés abiótico.
5. Un moderado aumento de la productividad en el medio produce una ligera disminución de la competencia subterránea, que intensifica los efectos positivos de la copa, lo que

evidencia la conexión entre los efectos aéreos y subterráneos en el balance final de la interacción.

6. En ambientes semiáridos la fluctuación temporal de las condiciones climáticas, y principalmente del régimen de lluvia, influye en la intensidad y signo de la interacción entre plantas a corto y medio plazo. A largo plazo pueden determinar la dinámica de la comunidad.
7. El estudio comparado del comportamiento fisiológico de las especies viviendo en distintas situaciones ecológicas es una herramienta indispensable para entender los mecanismos que subyacen a la interacción entre plantas.

**Bibliografía**

- Aerts R. and Chapin III F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**:1-67.
- Ägren G.I. and Ingestad T. 1987. Root:shoot ratio is a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. *Plant Cell and Environment* **10**: 579-586
- Aguiar M.R. and Sala O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* **70**: 26-34.
- Aguiar M.R., A. Soriano and Sala O.E.. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* **6**: 66-70.
- Ain-Lhout F., Zunzunegui M., Díaz-Barradas M.C., Tirado R., Clavijo A. and García-Novo F. 2001. Comparison of proline accumulation in two mediterranean shrubs subjected to natural and experimental water deficit. *Plant and Soil* **230**: 175-183
- Allesio M.L. and Tieszen L. L.1975. Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass *Dupontia fischeri* (Graminae) at Barrow, Alaska. *American Journal of Botany* **62**: 797-807.
- Alofe C.O. and Schrader L.E. 1975. Photosynthate translocation in tillered *Zea mays* following carbon-14 dioxide assimilation. *Canadian Journal of Plant Science* **55**: 407-414.
- Alpert P. 1996a. Does clonal growth increase plant performance in natural communities? in B. (eds. Oborny and J. Podani) *Clonality in plant communities*, pages 11–16. Special Features in Vegetation Science **11**, Opulus Press, Uppsala, Sweden.
- Alpert P. 1996b. Nitrogen sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology* **84**:395–406.
- Aphalo P.J. and Ballaré C.L. 1995. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology* **9**: 5-14
- Archer S., Scifres C., Bassham C.R. and Maggio R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to woodland. *Ecological Monographs* **58**: 111–127.
- Austin A.T. 2002. Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* **83**: 328-338
- Austin A.T. and Sala O.E. 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* **13**: 351-360
- Austin A.T. and Vitousek P.M. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawaii. *Journal of Ecology* **88**: 129-138
- Balaguer L., Pugnaire F.I., Martínez-Ferri E., Armas C., Valladares F. and 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

- Ballaré C.L., Sánchez R.A., Scopel A.L., Casal J.J. and Ghera C.M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell and Environment* **10**: 551-557.
- Ballaré C.L., Scopel A.L. and Sánchez R.A. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* **247**: 329-332
- Barrs H.D. and Weatherley P.E. 1962. A reexamination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* **15**: 413-428.
- Bautista S. 1999. Regeneración post-incendio de un pinar (*Pinus halepensis* Miller) en ambiente semiárido. Erosión del suelo y medidas de conservación a corto plazo. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.
- Belcher J.W., Keddy P.A. and Twolan Strutt L. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* **83**: 673-682.
- Belsky, A.J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**: 922-932.
- Berger A. and Heurteaux P. 1985. Response of *Juniperus phoenicea* on sandy dunes in the Camargue (France) to water and saline constraint in summer. *Vegetatio* **62**: 327-333
- Berlow, E. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, **398**: 330-334.
- Bertness M.D. and Callaway R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 191-193.
- Bertness M.D. and Ewanchuk P. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* **132**: 392-401.
- Bertness M.D. and Shumway S.W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *American Naturalist* **142**: 718-724.
- Bilbrough, C. J., and M. M. Caldwell. 1997, Exploitation of springtime ephemeral N pulses by six Great Basin species. *Ecology* **78**: 231-243.
- Blanco E., Casado M. A., Costa M., Escribano R., García M., Génova M., Gómez A., Gómez F., Moreno J. C., Morla C., Regato P. y Sainz H. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Barcelona.
- Bloom A.J., Chapin F.S., III and Mooney H.A. 1985. Resource limitation in plants: an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 363-392
- Bochet E., Rubio J. L. and Poesen J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* **38**: 23-44.
- Boix-Fayos C., Calvo-Cases A., Imeson A. C., and Soriano-Soto M. D.. 2001. Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena* **44**:47-67.

- Bormann, F.H. 1966. The structure, function, and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. *Ecological Monographs* **36**: 1–26.
- Briones O., Montaña C. and Ezcurra E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* **116**: 365–372.
- Brooker R.W. and Callaghan T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* **81**: 196–207.
- Brooker R.W., Kikvidze Z., Pugnaire F.I., Callaway R.M., Choler P., Lortie C., Michalet R. The importance of importance. Submitted.
- Bruno J.F., J.J. Stachowicz and M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 119–131.
- Cahill J.F. 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology* **80**: 466–480.
- Cahill J.F. 2002 Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos* **99**: 101–112.
- Caldwell, M. M., J. H. Manwaring, and R. B. Jackson. 1991, Exploitation of phosphate from fertile soil microsites by three Great Basin perennials when in competition. *Functional Ecology* **5**: 757–764.
- Callaghan T.V. 1980. Age-related patterns of nutrient allocation in *Lycopodium annotinum* from Swedish Lapland. *Oikos* **35**:373–386.
- Callaghan T.V. 1988. Plant population processes in arctic and boreal regions. *Ecological Bulletin* **38**: 58–68.
- Callaghan T.V. and Collins N. J. 1981. Life cycles, population dynamics and the growth of tundra plants. In: (eds. Bliss L.C., Heal O.W. and Moore, J.J.) *Tundra ecosystems: a comparative analysis*, pages 257–284. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**:306–349.
- Callaway R.M. 2002. The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 104–105
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D. and Cook B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**: 844–848
- Callaway R.M., DeLucia E.H., Moore D., Nowak R. and Schlesinger W.H. 1996. Competition and Facilitation: Contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* **77**: 2130–2141
- Callaway R.M., Nadkarni N.M. and Mahall B.E. 1991. Facilitating and interfering effects of *Quercus douglasii* in central California. *Ecology* **72**: 1484–1499.
- Callaway R.M. and Pennings S. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: Indirect and diffuse interactions along salt marsh plants. *American Naturalist* **156**: 416–424

- Callaway R.M., Pennings S.C. and Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* **84**: 1115–1128.
- Callaway R.M. and Pugnaire F.I. 1999. Facilitation in plant communities. In : (eds Pugnaire F.I. and Valladares F.) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pages 381-408. Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Callaway R.M. and Walker L.R. 1997. Competition and Facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**: 1958-1965
- Campbell B.D., Grime J.P. and Mackey J.M.L. 1991. A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia* **87**: 532-538.
- Capel J.J. 1990. Climatología de Almería. Instituto de Estudios Almerienses. Almería.
- Carlsson B.A., Jónsdóttir I.S., Svensson B.M., and Callaghan T.V. 1990. Aspects of clonality in the arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*. in (eds. van Groenendael J. and de Kroon H.) *Clonal growth in plants: regulation and function*, pages 131-152. SPB Academic, The Hague, The Netherlands.
- Casper B.B. and Jackson R.B. 1997 Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 545-570.
- Castillo J.M., Casal A.E.B., Luque C.J., Luque T. and Figueroa M.E. 2002. Comparative field summer stress of three tree species co-occurring in Mediterranean coastal dunes. *Photosynthetica* **40**: 49-56
- Castroviejo S., Aedo C., Cirujano S., Laíz M., Montserrat P., Morales R., Muñoz Garmendia F., Navarro C., Paiva J. y Soriano C. (eds.) 1993. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la península Ibérica e Islas Baleares. Vol III. Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC.
- Castroviejo S., Lainz M., López González, Montserrat P., Muñoz Garmendia F., Paiva J. y Villar L. (eds.) 1989. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la península Ibérica e Islas Baleares. Vol I. Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC.
- Cerdà A 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on run-off and erosion. *Journal of Arid Environments* **36**: 37–51.
- Chacon P. and Bustamante R.O. 2001. The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (*Lauraceae*) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* **152**: 137-144.
- Chancellor W.J. 1994. Advances in soil dynamics. American Society of Agricultural Engineers, St Joseph, Michigan.
- Chapin F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 233–260.
- Chapin F.S., III and Shaver G. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* **66**: 564–576.

- Chapin F.S., III., Walker L.R., Fastie C.L. and Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* **64**: 149–175.
- Charley J.L. and Cowling S.W. 1968. Changes in soil nutrient status resulting from overgrazing and their consequences in plant communities of semi-arid areas. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* **3**:23-38.
- Chazdon R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* **92**: 586-595.
- Choler P., Michalet R. and Callaway R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**: 3295-3308
- Chow W.S., Goodchild D.J., Miller C. and Anderson J.M. 1990. The influence of high levels of brief prolonged supplementary far-red illumination during growth on the photosynthetic characteristics, composition and morphology of *Pisum sativum* chloroplast. *Plant Cell and Environment* **13**: 135-145.
- Cody M.L. 1986. Spacing patterns in Mojave Desert plant communities: near-neighbor analyses. *Journal of Arid Environments* **11**: 199-217.
- Colvill K.E. and Marshall C. 1981. The patterns of growth, assimilation of <sup>14</sup>C-<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> and distribution of <sup>14</sup>C-assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Annual Applied Biology* **99**: 179-190.
- Connell J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* **122**: 661-696
- Coomes D.A. and Grubb P.J. 1998. Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. *Ecology* **79**: 768-782.
- Correia O.A. and Catarino F.M. 1994. Seasonal changes in soil-to-leaf resistance in *Cistus* sp. and *Pistacia lentiscus*. *Acta Oecologica* **3**: 289-300.
- Correia O.A., Martins A.C. and Catarino F.M.. 1992. Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in Mediterranean species in Portugal. *Ecologia Mediterranea* **XVIII**: 7-18.
- Cregg B.M. 1992. Leaf area estimation of mature foliage of *Juniperus*. *Forest Science* **38**: 61-67.
- Crick J.C. and Grime J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**: 403–414.
- Dale M.R.T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press.
- Davis M.A., Wrage K.J. and Reich P.B. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* **86**: 652–661.
- Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and the water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* **95**: 565-574
- de Jong T.J. and Klinkhamer P.G.L. 1988. Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *Journal of Ecology* **76**:393–402.

- de la Cruz Rot M. 1986. Flora y vegetación de la Punta del Sabinar (Almería). Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá de Henares.
- Domingo F., Villagarcía L., Brenner A.J. and Puigdefábregas J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* **95**: 67-84.
- Domingo F., Villagarcía L., Boer M., Alados-Arboledas L. and Puigdefábregas J. 2001. Evaluating the long-term water balance of arid zone stream bed vegetation using evapotranspiration modelling and hillslope runoff measurements. *Journal of Hydrology* **243**:
- Donald C.M. 1958. The interaction of competition for light and nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research* **9**: 421-432.
- Duchaufour P. 1995. Pédologie: sol, végétation, environment. 4<sup>th</sup> edn, Masson, Paris.
- Eccles N.S., Esler K.J. and Cowling R.M. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* **142**: 71-85.
- Egerton J.J.G., Banks J.C.G., Gibson A., Cunningham R.B. and Ball M.C. 2000. Facilitation of seedling establishment: Reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology* **81**: 1437-1449
- Ehleringer J.R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth, and reproduction in *Encelia farinosa*. *Oecologia* **63**:153-158
- Ehleringer J.R., Schwinning S. and Gebauer R. 1999. Water use in arid land ecosystems. En (eds. Press M. C., Scholes J. D. and Barker M. G.) *Physiological Plant Ecology*, pages 347-366. British Ecological Society & Blackwell Science Ltd., London.
- Eriksson O. and Jerling L. 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: (eds. van Groenendael J. and de Kroon H.) *Clonal growth in plants: regulation and function*, pages 79-94. SPB Academic, The Hague, The Netherlands.
- Fay P.A., Carlisle J.D., Knapp A.K., Blair J.M. y Collins S.L. 2000. Altering Rainfall Timing and Quantity in a Mesic Grassland Ecosystem: Design and Performance of Rainfall Manipulation Shelters. *Ecosystems* **3**: 308 319.
- Fernández Alés R., Martín A. and Merino J. 1993. Landscape changes in the last 500 years in the Guadalquivir river valley (SW Spain): with special reference to Doñana National Park. In. *Global Land Use Change. A perspective from the Columbian encounter*, pages 361-378, CSIC, Madrid.
- Firbank L.G. and Watkinson A.R. 1990: On the effects of competition: from monocultures to mixtures. In: (eds. Grace J. B. and Tilman D.) *Perspectives on plant competition*, pages 165-192. Academic Press, New York, New York, USA
- Flexas J., Gulías J., Jonasson S., Medrano H. and Mus M. 2001. Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* **22**: 33-43

- Flores-Martinez A., Ezcurra E. and Sanchez-Colon S. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* **82**:325–330.
- Fonteyn P.J. and Mahall B.E. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology* **69**: 883-896
- Forseth I.N., Wait D.A. and Casper B.B. 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial. *Journal of Ecology* **89**: 670-680.
- Fowler N.L. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 89–110.
- Franco A.C. and Nobel P.S. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69**: 1731-1740.
- Fransen B., de Kroon H. y Berendse F. 2001. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennials grass species. *Ecology* **82**: 2534–2546.
- Fuentes E.R., Otaiza R.D., Alliende M.C., Hoffmann A. and Poiani A. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* **62**:405–411.
- Fuller G.D. 1914. Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. *Botanical Gazette* **58**:193–234.
- Gallardo A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. *En*: (eds. Zamora R. and Pugnaire F.I.) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*, pages 95-122. CSIC, AEET. España.
- Gallardo A. and Schlesinger W.H. 1995. Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* **28**: 55-68.
- García-Moya E. and McKell C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* **51**: 81-88.
- Gasque M. 1999. Colonización del esparto (*Stipa tenacissima* L.) en zonas degradadas de clima semiárido. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia.
- Gersani M., Brown J. S., O'Brien E. E., Maina G. M., and Abramsky Z. 2001, Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* **89**: 660–669.
- Getis A. and Franklin J. 1987. Second-order neighborhood analysis or mapped point patterns. *Ecology* **68**: 473-477.
- Gilberto J. and Estay H. 1978. Seasonal water stress in some Chilean matorral shrubs. *Botanical Gazette* **139**: 236-240.
- Glass A.D.M. 1989. Plant nutrition: an introduction to current concepts. Jones and Bartlett Publishers, Boston, Massachusetts, USA
- Goldberg D.E. 1987. Neighbourhood competition in an old-field plant community. *Ecology* **68**: 1211–1223.

- Goldberg D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. *In:* (eds. Grace, J. B. and Tilman, D.) *Perspectives on plant competition*, pages 27-49. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Goldberg D.E. and Barton A.M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist* **139**: 771-801
- Goldberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J. and Stewart-Oaten A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* **80**: 1118–1131.
- Grace J.B. 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* **5**: 583-587.
- Grace J.B. and Tilman D. 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego.
- Greenlee J.T. and Callaway R.M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *The American Naturalist* **148**: 386-396.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**: 344–347.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169-1194.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, London.
- Grime J.P., Thompson K, Hunt R, Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P., Band S.R., Booth R.E., Bossard C.C., Campbell B.D., Cooper J.E.L., Davison A.W., Gupta P.L., Hall W., Hand D.W., Hannah M.A., Hillier S.H., Hodgkinson D.J., Jalili A., Liu Z., Mackey N., Matthews N., Mowforth M.A., Neal A.M., Reader R.J., Reiling K., Ross-Fraser W., Spencer P.E., Sutton F., Tasker D.E., Thorpe P.C. and Whitehouse J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**: 259-281.
- Grubb P.J. 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition, problems of generalization. *In:* (ed. White J.) *The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science N 3*, pages 595–620. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Gucci R., Massai R., Casano S., Gravano E. and Lucchesini M. 1997. The effect of drought on gas exchange and water potential in leaves of seven Mediterranean woody species. *In:* (eds. Mohren G.M.J., Kramer K. and Sabaté S.) *Impacts of Global Change on tree physiology and forest ecosystems*, pages 225-231. Kruger Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Gunster A. 1993. Does the timing and intensity of rain events affect resource allocation in serotinous desert plants? *Acta Oecologia* **14**: 153-159.
- Gurevitch J. 1986 Competition and the local distribution of the grass *Stipa neomexicana*. *Ecology* **67**: 46-57
- Gurevitch J. and Hedges, L.V. 1999. Statistical issues in ecological meta-analysis. *Ecology* **80**: 1142-1149.

- Gurevitch J., Morrow L. L., Wallace A., and Walsh J.S. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* **140**: 539–572.
- Gutiérrez L. 2002. Estructura y productividad de la vegetación de estepa mediterránea semiárida en relación con la variabilidad climática: El sistema de ladera en Rambla Honda (Almería). Tesis Doctoral. Universidad de Almería.
- Haase P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* **6**: 575-582
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. and Incoll L.D. 1996a. Spatial pattern in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* **7**: 527-534.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. and Incoll L.D. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* **8**: 627-634.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. and 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., Fernández E.M., Puigdefábregas J., Clark S.C. and Incoll L.D. 1996b. An investigation of rooting depth of the semi-arid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labelling of ground water with a chemical tracer. *Journal of Hydrology* **177**: 23-31.
- Haase P., Pugnaire F.I., Incoll L.D. and Clack S.C. 1995. Seed production and dispersal in the semiarid tussock grass *Stipa tenacissima* L. during mast-seeding. *Journal of Arid Environments* **31**: 55-65.
- Hamilton E.W., III and Frank D.A. 2001. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology* **82**: 2397–2402.
- Harper J.L. and Bell A.D. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. in (eds. Anderson R.M., Turner B.D. and Taylor L.R.) *Population dynamics*, pages 29–52. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Hartnett D.C. and Bazzaz F.A. 1983. Physiological integration among intraclonal ramets of *Solidago canadensis*. *Ecology* **64**:779-788
- Headley A.D., Callaghan T.V. y Lee J.A. 1988. Phosphate and nitrate movement in the clonal plants *Lycopodium annotinum* L and *Diphasiastrum complanatum* (L) Holub. *New Phytologist* **110**:497–502.
- Hedges, L.V., Gurevitch, J. and Curtis, P.S. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* **80**: 1150-1156.
- Herrera, C.M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* **65**: 609-617.
- Herrera C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* **72**: 1436-1448.
- Hillel D. 1980. Fundamentals of soil physics. Academic Press, New York.

- Hobbie S. 1992 The effect of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 336-339.
- Hochberg Y. 1974. Some generalizations of the T-method in simultaneous inference. *Journal of Multivariate Analysis* **4**: 224-234.
- Holmgren M., Scheffer M. and Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**: 1966-1975.
- Holzappel C. and B.E. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* **80**: 1747-1761.
- Huber-Sannwald E., Pyke D. A., Caldwell M. M. and Durham S. 1998. Effects of nutrient patches and root systems on the clonal plasticity of a rhizomatous grass. *Ecology* **79**: 2267-2280.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-101.
- IGME 1975. Mapa Geológico de España - Tabernas. 1[1030]. Madrid, Ministerio de Industria. Mapa Geológico de España.
- ITGME y Junta de Andalucía 1998. Atlas hidrogeológico de Andalucía. Instituto Tecnológico Geominero de España y Junta de Andalucía, Consejería de Obras Públicas y Transportes y Consejería de Trabajo e Industria, Madrid.
- Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E. 1985. Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Jackson R.B. and Caldwell M.M. 1992. Shading and the capture of localized soil nutrients: nutrient contents, carbohydrates, and root uptake kinetics of a perennial tussock grass. *Oecologia* **91**: 457-462
- Jackson R.B., Manwaring J.H., and Caldwell M.M. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* **344**: 58-60.
- Jackson R.B., Pockman W.T. and Hoffmann W.A. 1999. The structure and function of root systems. *In*: (eds. Pugnaire F.I. and Valladares F) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pages 195-220. Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Jarstow J. D., and Miller R. M. 1993. Neighbor influences of root morphology and mycorrhizal fungus colonization in tallgrass prairie plants. *Ecology* **74**: 561-569.
- Jasiński M. and Bazzaz F.A. 1999. The fallacy of ratios and the testability of models in biology. *Oikos* **84**: 321-326.
- Jenny H. 1980. The soil resource: origin and behaviour. Springer, Berlin.
- Joffre R. and Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* **9**: 405-422.
- Jónsdóttir I.S. and Callaghan T.V. 1988. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* **63**: 120-128.
- Jordano P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **45**: 213-231

- Kachi N. and Irose T. 1983. Limiting nutrients for plants growth in coastal sand dune soils. *Journal of Ecology* **71**: 937–944.
- Kadmon R. 1995. Plant competition along soil moisture gradients: a field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal of Ecology* **83**: 253–262.
- Keddy P.A. 1989. Competition. Chapman and Hall, London, UK.
- Kelly C.K. 1995. Thoughts on clonal integration: facing the evolutionary context. *Evolutionary Ecology* **9**:575–585.
- Kemp P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology* **71**: 427-436.
- Kidson R. and Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* **125**: 11-17.
- Kikvidze Z. and Nakhutsrishvili G. 1998. Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science* **9**: 261-265.
- Kitzberger T., Steinaker D.F. and Veblen T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* **81**: 1914-1924.
- Knapp A.K., Fay P.A., Blair J.M., Collins S.L., Smith M.D., Carlisle J.D., Harper C.W., Danner B.T., Lett M.S. and McCarron J.K. 2002. Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in a Mesic Grassland. *Science* **298**: 2202-2205
- Kummerow J. 1981. Structure of roots and root systems. In: (eds. di Castri F, Goodall D W and Specht R L.) *Ecosystems of the World*, 11. Mediterranean-type Shrublands. pages 269–288. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Lambers H., Chapin F.S., III and Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, NY.
- Langley J. A. and Hungate B. A. 2003. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology* **84**: 2302-2312.
- Larcher W. 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 3rd edn. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.
- Lawton J.H 1992. Feeble links in food webs. *Nature* **355**: 19–20.
- Lázaro R., Rodrigo F.S., Gutiérrez Carretero L., Domingo, F. y Puigdefábregas J. 2001. Analysis of a 30-year rainfall record (1967–1997) in semi-arid SE Spain for implications on vegetation. *Journal of Arid Environments* **48**: 373–395.
- Lechowicz M. J. 1984. The effect of individual variation in physiological and morphological traits on the reproductive capacity of the common cocklebur, *Xanthium strumarium* L. *Evolution* **38**: 833-844.
- Lee C. and Famoye F. 1999. Online SPSS On-Line Training Workshop. Central Michigan University, USA.
- Li X. and Wilson S.D. 1998. Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology* **79**: 2694-2705

- Lloret F., Casanovas C. and Peñuelas J. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* **13**: 210-216.
- LUCDEME, Proyecto. 1987. Mapa de Suelo Tabernas-1030. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, CSIC.
- Ludwig F., Dawson T.E., de Kroon H., Berendse F. and Prins H.H.T. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* **134**: 293-300
- Lytle R.W. and Hull R.J. 1980. Photoassimilate distribution of *Spartina alterniflora* Loisel. I. Vegetative and floral development. *Agronomy Journal* **72**: 933-938.
- MacArthur, R.H. 1972. Strong or weak interactions? *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* **44**: 177-188.
- Maestre F.T., Bautista S., Cortina J. and Bellot J. 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semi-arid degraded steppe. *Ecological Applications* **11**: 1641-1655.
- Mahall B.E., and Callaway R.M. 1991. Root communications among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* **88**: 874-876.
- Mahall B.E., and Callaway R.M. 1992. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert shrubs. *Ecology* **73**: 2145-2151.
- Markham J.M. and Chanway C.P. 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* **10**: 548-549.
- Marshall C. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets. In: (eds. J. van Groenendael and H. de Kroon) *Clonal growth in plants: regulation and function*, pages 23-42. SPB Academic, The Hague, The Netherlands.
- Martínez García F., Merino O., Martín A., García Martín D. and Merino J. 1998. Belowground structure and production in a mediterranean sand dune shrub community. *Plant and Soil* **201**: 209-216.
- Martínez García F. and Rodríguez J.M. 1988. Distribución vertical de las raíces del matorral de Doñana. *Lagascalia* **15**: 549-557.
- Maun M.A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio* **111**: 59-70.
- Maxwell K. and Johnson G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659-668.
- McAuliffe J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree association in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**:319-321.
- McCann K., Hastings A. and Huxel G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* **395**: 794-798.

- McCutchan H. and Shackel K.A. 1992. Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv. French). *Journal of the American Society for Horticultural Science* **117**: 607-611.
- McLeod K.W. and Murphy P.G. 1977. Establishment of *Ptelea trifoliata* on Lake Michigan sand dunes. *American Midland Naturalist* **97**:350–362.
- McPhee C.S. and Aarssen L.W. 2001 The separation of above- and below-ground competition in plants - A review and critique of methodology. *Plant Ecology* **152**: 119-136.
- Meentemeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* **59**: 465-472.
- Menge B.A., Berlow E.L., Blanchette C.A., Navarrete S.A. and Yamada S.B. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* **64**: 249–286.
- Miller T.E. 1994. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *American Naturalist* **143**:1007–1025.
- Montaña C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* **80**: 315-327
- Montgomery K.R. and Strid T.W. 1976. Regeneration of introduced species of *Cistus* after fire in Southern California. *Madroño* **23**: 417–427.
- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P. and Puigdefábregas J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* **11**: 425-431.
- Morris W.F. and Wood D.M. 1989. The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition?. *Ecology* **70**: 697–703.
- Muller C. H. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* **42**:53–60.
- Muller W.A. and Muller C.H. 1956. Association patterns involving desert plants that contain toxic products. *American Journal of Botany* **43**:354–361.
- Munné-Bosch S. and Alegre L. 2002. Plant aging increases oxidative stress in chloroplasts. *Planta* **214**: 608-615
- Naveh Z. 1974. Effects of fire in theMediterranean region. In: (eds. Kozlowsky, T. T. & Ahlgren, C. E.), *Fire and Ecosystems*, pages 401–434. Academic Press, New York.
- Newman, E.I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* **244**: 310–311.
- Nobel P.S. and Franco A.C. 1986. Annual root growth and intraspecific competition for a desert bunchgrass. *Journal of Ecology* **74**: 1119-1129
- Nobel P.S. 1980. Morphology of nurse plants, and minimal apical temperatures for young *Carnegia gigantea*. *Botanical Gazette* **141**:188–191.
- Novoplansky A. and Goldberg D.E. 2001 Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* **12**: 199-208.

- Oborny B., Kun A., Czárán T. and Bokros S. 2000. The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology* **81**: 3291–3304.
- Orshan G. 1986. The deserts of the middle east. In: (eds. Evenari M., Nor-Meir I and Goodwall D.) *Ecosystems of the world, 12. Hot deserts and arid shrublands*, pages 1-28. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Osenberg G.W., Sarnelle O., Cooper S.D. and Holt R.D. 1999. Resolving ecological questions through meta-analysis; goals, metrics, and models. *Ecology* **80**: 1105-1117.
- Paine R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* **355**: 73-75.
- Paul E.A., and Clark F.E. 1996. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Peltzer D.A. and Köchy M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* **89**: 519-527.
- Peltzer D.A., Wilson S.D. and Gerry A.K. 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *American Naturalist* **15**: 465–476.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. and Cohen, J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* **350**: 669–674.
- Pitelka L.F. and Ashmun J.W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. in (eds. J. B. C. Jackson, L. W. Buss, and R. E. Cook) *Population biology and evolution of clonal organisms*, pages 399–435. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Polunin O. and Smithies B.E. 1973. Flowers of south-west Europe. Oxford University Press. London.
- Poole D.K., Roberts S.W. and Miller P.C. 1981. Water utilization. In: (ed. Miller P.C.) *Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two Mediterranean type ecosystems. Ecological studies*, **39**: pages 123-149. Springer-Verlag, NY.
- Porta J., López-Acevedo M. and Rodríguez R. 1986. Técnicas y experimentos en Edafología. Universitat Politècnica de Catalunya, Lleida.
- Pugnaire F.I., Armas C. and Valladares F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* (en prensa).
- Pugnaire F.I. and Haase P. 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany* **77**: 81-86
- Pugnaire F.I., Haase P. and Puigdefábregas J. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**: 1420-1426.
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefábregas J., Cueto M., Incoll L.D. and Clack S.C. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of the leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* **76**: 455-464.
- Pugnaire F.I., Haase P., Incoll L.D. and Clark S.C. 1996c. Response of the tussock grass *Stipa tenacissima* to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology* **10**: 265-274.

- Pugnaire F.I. and Lozano F.J. 1997. Effect of soil disturbance, fire and litter accumulation on the establishment of *Cistus clusii* seedlings. *Plant Ecology* **131**: 207-213.
- Pugnaire F.I. and Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* **93**: 42-49.
- Puigdefábregas J., Alonso M., Delgado L., Domingo F., Cueto M., Gutiérrez L., Lázaro R., Nicolau J.M., Sánchez G., Solé A. and Vidal S. 1996. The Rambla Honda Field Site: Interactions of Soil and Vegetation Along a Catena in Semi-arid Southeast Spain. In: (eds. Brandt J. and Thornes J.B.) *Mediterranean Desertification and Land Use*, pages 137-168. John Wiley and Sons. Chichester, UK.
- Puigdefábregas J. and Pugnaire F.I. 1999. Plant survival in arid environments. In (eds. Pugnaire F.I. and Valladares F.) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pages 381-406. Marcel Dekker Inc., NY.
- Puigdefábregas J. and Sánchez G. 1996. Geomorphological Implications of Vegetation Patchiness on Semi-arid Slopes. In: (eds. Anderson, M.G. and Brooks, S.M.) *Advances on Hillslope Processes*, pages 1027-1060. John Wiley and Sons. Chichester, UK.
- Putz F.E. and Canham C.D. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands - root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* **49**: 267-275.
- Radwanski S.A. and Wickens G.E. 1967. The ecology of *Acacia albida* on mantle soils in Zalingei, Jebel Mara, Sudan. *Journal of Applied Ecology* **4**:569-579.
- Ranwell D.S. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London
- Reader R.J. 1990. Competition constrained by low nutrient supply: and example involving *Hieracium floribundum* Wimm& Grab. (Compositidae). *Functional Ecology* **4**: 573-577.
- Reader R.J. and Best B.J. 1989. Variation in competition along an environmental gradient: *Hieracium floribundum* in an abandoned pasture. *Journal Ecology* **77**: 673-684.
- Reader R.J., Wilson S.D., Belcher J.W., Wisheu I., Keddy P.A., Tilman D., Morris E.C., Grace, J.B., McGraw J.B., Olf H., Turkington R., Klein E., Leung Y., Shipley B., van Hulst R., Johansson M. E., Nilsson C., Gurevitch J., Grigulis K. and Beisner B.E. 1994: Plant competition in relation to neighbor biomass: An intercontinental study with *Poa pratensis*. *Ecology* **75**: 1753-1760.
- Reynolds H.L. 1999. Plant interactions: Competition. In: (eds. Pugnaire, F.I. and Valladares, F.) *Handbook of Funtional Plant Ecology*, pages 649-676. Marcel Dekker, Inc., New York.
- Reynolds H.L. and D'Antonio C. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. *Plant and Soil* **185**: 75-97.
- Reynolds H.L., Packer A., Bever J.D. and Clay K. 2003. Grassroots Ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* **84**: 2281-2291
- Richards J.H. and Caldwell M.M. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* **73**: 486-489.

- Ridenour W.M. and Callaway R.M. 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* **126**: 444-450
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability* **13**: 255-266.
- Rodó X. and Comín F. 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo. Conexiones globales y consecuencias regionales. En: (eds. Zamora R. and Pugnaire F.I.) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*, páginas 1-37. CSIC, AEET. España.
- Rodrigo F.S. 2002. Cambio climático y extremos pluviométricos. En: (eds. Contreras S., Piquer M. y Cabello J.) *Agricultura, Agua y Sociedad en la provincia de Almería*, páginas 283-299. Instituto de Estudios Almerienses, Almería, Spain.
- Roughgarden J. 1979. Theory of population genetics and evolution ecology: an introduction. Macmillan, NY, USA
- Roughgarden J. and Diamond J. 1986. The role of species interactions in community ecology. En: (eds. Diamond J. and Case T.J.) *Community Ecology*, pages 333-343. Harper & Row Publishers Inc., New York.
- Rousset O. and Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* **88**: 401-412
- Ryel R.J. and Caldwell M.M. 1998. Nutrient acquisition from soils with patchy nutrient distributions as assessed with simulation models. *Ecology* **79**: 2735-2744.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K. and Soriano A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* **81**:501-505
- Sala O.E. and Lauenroth W.K. 1982. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia* **53**: 301-304.
- Salzman A.G. and Parker M.A. 1985. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in heterogeneous environment. *Oecologia* **65**: 273-277.
- Sammul M., Kull K., Oksanen L. and Veromann P. 2000. Competition intensity and its importance: results of field experiments with *Anthoxanthum odoratum*. *Oecologia* **125**: 18-25.
- 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. España.
- Sarig S., Barness G. and Steinberger Y. 1994. Annual plant growth and soil characteristics under desert halophyte canopy. *Acta Oecologica* **15**: 521-527.
- Scheiner S. 1993. MANOVA: Multiple response variables and multispecies interactions. In: (eds. Scheiner S. and Gurevitch J.) *Design and Analysis of Ecological Experiments*, pages 94-112. Chapman & Hall, New York, NY, USA.
- Schlesinger W.H. 1991. Biogeochemistry: an analysis of global change. Academic Press, San Diego, California, USA.

- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huennke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A. and Whitford W.G. 1990. Biological feedback in global desertification. *Science* **247**: 1043-1048
- Schmid B. and Bazzaz F.A. 1987. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology* **68**:2016–2022.
- Schoener T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* **122**: 240–285.
- Scholander P. F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. and Hemmingsen E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**:339–346.
- Scrosati R. 2002. An updated definition of genet applicable to clonal seaweeds, bryophytes, and vascular plants. *Basic and Applied Ecology* **3**: 97-99.
- Sharpe C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* **2**: 565-572
- Shmida A., and Whittaker R.H. 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. *Ecology* **62**:234–251.
- Shreve F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institute Washington Publishers 591. Washington.
- Shumway S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* **12**: 138-148
- Sokal R.R. and Rohlf F.J. 1981. *Biometry: the Principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company , NY, USA.
- SPSS Inc. 2001. Sigmaplot version 8.0.
- StatSoft Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.
- Steenberg W.F. and Lowe C.H. 1969. Critical factors during the first year of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Ecology* **50**:825–834.
- Steenberg, W.F. and Lowe C.H. 1977. Ecology of the saguaro. II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series Number 8. National Park Service, Washington, D.C., USA.
- Steufer J.F., During H.J. and de Kroon H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology* **82**: 511-518.
- Stoll P. and Prati D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* **82**: 319-327
- Tamhane A.C. 1977. Multiple comparisons in model I one-way ANOVA with unequal variances. *Communications in Statistics, Ser. A*, **6**: 15–32.
- ten Harkel M.J. and van der Meulen F. 1995. Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science* **6**: 445–452.

- Tewksbury J.J. and Lloyd J.D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale stress gradients and benefactor size. *Oecologia* **127**: 425-434
- Tielbörger K. and Kadmon R. 1995. Effect of shrubs on emergence, survival and fecundity of four coexisting annual species in a sandy desert ecosystem. *Ecoscience* **2**: 141-147.
- Tielbörger K. and Kadmon R. 1997. Relationships between shrubs and annual communities in a sandy desert ecosystem: a three year study. *Plant Ecology* **130**: 191-200.
- Tielbörger K. and Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* **81**: 1544-1553
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA
- Tilman D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: (eds. Grace J. B. and Tilman D.) *Perspectives on plant competition*, pages 117-141. Academic Press, New York, New York, USA
- Tirado R. 2003. Interacciones positivas entre plantas: Mecanismos y consecuencias. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- Torrento J.R., Sánchez G. and Puigdefábregas J. 1991. Soil erosion and aggregate stability induced by fires in *Stipa tenacissima* communities. *Congress of soil erosion and degradation as a consequence of forest fires*. U.I.M.P. Barcelona-Valencia. Spain.
- Troumbis A. and Trabaud L. 1986. Comparison of reproductive biological attributes of two *Cistus* species. *Acta Oecologica* **7**: 235-250.
- Tsiourlis G.M. 1992. Etude d'un écosystème de maquis a *Juniperus phoenicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce): structure spatiale et phytomasse des appareils racinaires. *Bulletin Eco.* **23**: 71-81.
- Turner R.M., Alcorn S.M. and Olin G. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* **50**: 835-844.
- Turner R.M., Alcorn S.M., Olin G. and Booth J.A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**: 95-102.
- Twolan-Strutt L. and Keddy P.A. 1996. Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology* **77**: 259-270.
- Valiente-Banuet A. and Ezcurra E. 1991a. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. and Vazquez E. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15-20.

- Valladares F. and Pearcy R.W. 1997. Interactions between water stress, sun- shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* **20**: 25-36.
- Valladares F. and 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.
- Valladares F., Wright S. J., Lasso E., Kitajima K. and Pearcy R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**: 1925-1936.
- Van Auken O.W. and Bush J.K. 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* **78**: 1222–1229.
- van Groenendael J., Klimes L., Klimesova J. and Hendriks R.J.J. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **B 351**:1331–1339.
- Vandermeer J. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 107–132.
- Venable D.L. 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* **140**: 287-304.
- Verdú M. and García-Fayos P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* **10**: 275-280.
- Verdú M. and García-Fayos P. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* **76**: 134-141.
- Vetaas O.R. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* **3**: 337-344.
- Volaire F., Thomas H. and Lelievre F. 1998. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* **20**: 15–23.
- von Ende C.N. 1993. Repeated-Measures Analysis: Growth and other time-dependent measures. In: (eds. Scheiner S. and Gurevitch J.) *Design and Analysis of Ecological Experiments*, pages 113-137. Chapman & Hall, New York, NY, USA.
- Walker L.R. and Vitousek P.M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* **72**: 1449–1455.
- Walker L.R. and Chapin F.S., III. 1986. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology* **67**:1508–1523.
- Walsh R.P.D. and Voigt P.J. 1977. Vegetation litter: an underestimated variable in hydrology and geomorphology. *Journal of Biogeography* **4**:253–274.
- Walter L.E., Fisher D.C., Hartnett D., Hetrick B.A.D. and Schwab A.P. 1996. Interspecific nutrient transfer in a tallgrass prairie plant community. *American Journal of Botany* **83**: 180–184.
- Wardle D.A., Barker G.M., Bonner K.I. and Nicholson K.S. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* **86**: 405-420.

- Watanabe F.S. and Olsen S.R. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO<sub>3</sub> extracts from soil. *Soil Science Society of America Proceedings* **29**: 677-678.
- Watson M.A. 1986. Integrated physiological units in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **1**:119–123.
- Weiner J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: (eds. Lovett Doust J., Lovett Doust L.) *Plant Reproductive Ecology Patterns and Strategies*, pages 228-245. Oxford University Press, New York,
- Welden C.W. and Slauson W.L. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology* **61**: 23-44.
- Weltzin J.F. and Coughenour M.B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science* **1**: 325-334.
- Went F.W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in southern California deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **69**: 100-114.
- Went F.W. 1955. The ecology of desert plants. *Scientific American* **192**: 68-75.
- West N.E. (ed). 1983. Temperate deserts and semi-deserts. *Ecosystems of the world*, **5**. (series ed. Goodall, D. W.). Elsevier Scientific, Amsterdam.
- Westoby M., Leishman M.R. and Lord J.M. 1996. Comparative ecology of seed size and seed dispersal. *Philosophical Transactions of The Royal Society: Biological Sciences* **351**:1309-1318.
- White F. 1983. The vegetation of Africa. Natural Resources Research XX. Paris, UNESCO.
- Whitford W.G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press, Elsevier Science, San Diego, USA.
- Wilhelm T. 1996. A comparative study of clonal fragmentation in tussock-forming grasses. In (eds. B. Oborny and J. Podani) *Clonality in plant communities*, pages 51–60. Special Features in Vegetation Science **11**, Opulus Press, Uppsala, Sweden.
- Wilson J. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* **25**: 279–296.
- Wilson J.B. and Agnew A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* **23**: 263-336.
- Wilson S.D. 1993a. Belowground competition in forest and prairie. *Oikos* **68**: 146–150.
- Wilson S.D. 1993b. Competition and resource availability in heath and grassland in the Snowy Mountains of Australia. *Journal of Ecology* **81**: 445–451.
- Wilson S.D. and Keddy P.A. 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist* **127**: 862-869.
- Wilson S.D. and Tilman D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* **72**: 1050–1065.
- Wilson S.D. and Tilman D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* **74**: 599–611.

- 
- Wilson S.D. and Tilman D. 1995. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology* **76**: 1169–1180.
- Winn A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* **69**: 1537-1544
- Wootton J.T 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs* **67**: 45–64.
- Wright S.J. 1982. Competition, differential mortality, their effect on the spatial pattern of a desert perennial *Eriogonum inflatum* Torr and Frem (Polygonaceae). *Oecologia* **54**:266-269
- Yodzis P. 1989. *Introduction to theoretical ecology*. Harper and Row, New York, N.Y., USA.
- Zohary M. 1973. Geobotanical foundations of the Middle East. Fischer and Swets and Zeitlinger, Stuttgart and Amsterdam, Germany and The Netherlands.
- Zunzunegui M., Díaz Barradas M.C. and García Novo F. 1998. Vegetation fluctuation in Mediterranean dune ponds in relation to rainfall variation and water extraction. *Applied Vegetation Science* **1**: 151-160.