

Incluyendo el tiempo en el estudio de las interacciones planta-planta a través de la dendroecología

A.I. García-Cervigón ^{1,2,*}

(1) Área de Botánica, Dpto. Ciencias Agroforestales, E.U.I. Agrarias de Soria, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España.

(2) Dpto. de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular de Loja, Loja, Ecuador.

* Autor de correspondencia: A.I. García-Cervigón [ana.gcervigon.morales@gmail.com]

> Recibido el 23 de julio de 2015 - Aceptado el 17 de marzo de 2016

García-Cervigón, A.I. 2016. Incluyendo el tiempo en el estudio de las interacciones planta-planta a través de la dendroecología. *Ecosistemas* 25(1): 74-82. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-1.11

Como regla general, la facilitación predomina sobre la competencia en ambientes con un alto grado de estrés, pero los niveles de estrés cambian a lo largo de la vida de las plantas. Resulta clave incluir el tiempo en los estudios de las interacciones planta-planta a través del monitoreo de las plantas a lo largo de sus ciclos vitales completos, pero captar la dimensión temporal requiere largos períodos de estudio. En este artículo se presentan distintas formas de incluir el tiempo en el estudio de las interacciones entre plantas utilizando técnicas dendrocronológicas. Mediante la presentación de distintos casos de estudio se desarrolla el modo de incluir la información que proporciona la edad de las plantas (control de la ontogenia y determinación de la estructura de edades de la población) y la anchura de anillos (crecimiento secundario) en estudios a nivel de comunidad, de población y de individuos. Se destaca la existencia de anillos de crecimiento en arbustos y herbáceas perennes y se pone de manifiesto el potencial que esto supone de cara a realizar estudios ecológicos. Para concluir se presentan otras variables que quedan registradas en los anillos de crecimiento y son susceptibles de ser utilizadas como complemento en los estudios de interacciones entre plantas, como los ratios isotópicos o distintas variables relacionadas con la anatomía cuantitativa de la madera.

Palabras clave: arbustos; crecimiento secundario; interacciones entre plantas; herbáceas perennes; ontogenia

García-Cervigón, A.I. 2016. Including time on the study of plant-plant interactions through dendroecology. *Ecosistemas* 25(1): 74-82. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-1.11

As a general rule, facilitation prevails over competition in stressful environments, but stress levels shift over time. Ideally, time should be included in plant-plant interactions studies by monitoring plants throughout their entire life-cycles, but this would require long study periods prior to reach any conclusive result. In this paper I present different ways to include time on the study of plant-plant interactions using dendrochronological techniques. By introducing different study cases I show how to include the information provided by plant age –related to ontogeny and age structure of the population– and ring width –related to secondary growth– in studies at the community, population and individual level. I highlight the potential for ecological studies to include the analysis of growth rings existing in shrubs and perennial herbs. To conclude, I introduce several variables registered in growth rings such as carbon stable isotope content or variables related to quantitative wood anatomy, which could be included as a complement in studies on plant-plant interactions.

Key words: ontogeny, perennial herbs, plant-plant interactions, secondary growth, shrub

Introducción

Las interacciones positivas entre plantas son uno de los principales factores que controlan la estructura y diversidad de las comunidades (Brooker et al. 2008, Cavieres et al. 2014, McIntire y Fajardo 2014). Las plantas nodriza, es decir, aquellas que tienen un efecto neto positivo sobre otras plantas, modifican las condiciones bióticas y abióticas a través de mecanismos directos e indirectos. Entre los directos se encuentran la creación de nuevos hábitats o la mitigación de diversos tipos de estrés (Stachowicz 2001). Entre los indirectos, las plantas nodriza pueden promover cambios en las redes de interacciones entre las especies subordinadas, por ejemplo a través de la generación de nuevos nichos ecológicos, o cambios en la jerarquía competitiva (Soliveres et al. 2011). Al ampliar los rangos de tolerancia de las especies a las que afectan, las interacciones de facilitación pueden modificar la estructura de las comunidades a través de su efecto en la diná-

mica de poblaciones (Eckstein 2005) y en las estrategias funcionales de estas especies (Schöb et al. 2012, Gross et al. 2013), expandiendo así sus rangos de distribución, aumentando la riqueza local de especies y permitiendo la persistencia de las comunidades en ambientes altamente estresantes (Le Bagousse-Pinguet et al. 2014, Soliveres y Maestre 2014). Los impactos de la facilitación pueden tener también consecuencias evolutivas en términos de estructura filogenética de las comunidades (Valiente-Banuet y Verdú 2007) o de selección de grupo, dado que la obtención de recursos de forma compartida puede ayudar a reducir las tasas de mortalidad y favorecer así la selección de los individuos que crecen estrechamente agrupados (McIntire y Fajardo 2011). De hecho, la facilitación incluso se ha propuesto como parte de la teoría evolutiva (Kikvidze y Callaway 2009) al ser considerada como el mecanismo subyacente a las principales transiciones evolutivas como por ejemplo las explicadas por la teoría de la endosimbiosis serial (Margulis et al. 2000).

Como regla general, la facilitación predomina en ambientes estresantes, mientras que en ambientes más benévolos prevalecen las interacciones de competencia (Bertness y Callaway 1994, He et al. 2013, aunque hay trabajos que lo matizan, p.ej. Maestre et al. 2005, 2009, Soliveres et al. 2011). Sin embargo, los niveles de estrés cambian con el tiempo debido a dos fuentes principales de variabilidad temporal: el clima (Kitzberger et al. 2000, Sthultz et al. 2007) y la ontogenia de las plantas (Miriti 2006).

Las condiciones climáticas varían a lo largo de un ciclo anual en el que las diferentes estaciones determinan los períodos adecuados para el crecimiento y desarrollo vegetal, pero también cambian a lo largo de los años como resultado de distintos fenómenos que ocurren a escala global y generan tendencias a largo plazo. En relación con la ontogenia, las plantas adultas pueden inicialmente favorecer el establecimiento y crecimiento de otros individuos de la misma o diferentes especies, pero a medida que los individuos facilitados crecen esta relación puede convertirse en negativa (Callaway y Walker 1997, Rousset y Lepart 2000, ver Soliveres et al. 2010). Los cambios temporales en los niveles de estrés pueden inducir cambios transitorios en la intensidad y dirección de las interacciones bióticas a diferentes escalas, por lo que se hace necesario incluir una perspectiva temporal en su estudio para obtener una visión más precisa de lo que está ocurriendo en cada momento (Callaway y Walker 1997, Holzapfel y Mahall 1999).

Para detectar la existencia de interacciones entre plantas y evaluar su intensidad y dirección, se suelen analizar las asociaciones espaciales entre individuos de distintas especies (McIntire y Fajardo 2009) así como los efectos de la nodriza en la riqueza y abundancia de especies (Tirado y Pugnaire 2005) y en las tasas de establecimiento, supervivencia, crecimiento y *fitness* de las plantas protegidas (Sthultz et al. 2007, Fajardo y McIntire 2011). Estas variables se miden habitualmente en momentos puntuales o a lo largo de cortos períodos de tiempo que pueden incluir de una a varias estaciones de crecimiento (aunque hay excepciones, p.ej. Miriti 2006). Los cambios en las interacciones en función de la ontogenia también se incorporan de modo puntual, seleccionando individuos que pertenecen a distintos estadios vitales (Núñez et al. 2009). Sin embargo, el modo más adecuado de incluir el tiempo en los trabajos sobre interacciones entre plantas sería monitorizarlas a lo largo de sus ciclos vitales completos. Esto requiere largos períodos de estudio previos a alcanzar algún resultado concluyente, particularmente en el caso de especies longevas como los árboles o los cojines de alta montaña. Ante estas limitaciones, el estudio retrospectivo de la información contenida en los anillos de crecimiento es una alternativa válida para cuantificar cambios pasados en el crecimiento en especies de larga vida (Fritts 1976) y evaluar cambios en las interacciones bióticas a lo largo del tiempo en plantas perennes (Soliveres et al. 2010), lo que supone una mejora metodológica. También supone un modo mucho más preciso de incluir la ontogenia, puesto que permite conocer la edad exacta de cada planta para incluirla como covariable continua en los estudios ecológicos, en lugar de tener que discretizar a las poblaciones agrupando a los individuos por clases de edad. A pesar de que esta aproximación dendroecológica tiene sus limitaciones –por ejemplo no permite evaluar las tasas de mortalidad–, supone un complemento que puede proporcionar gran cantidad de información al combinarse con los estudios habituales sobre interacciones planta-planta.

Los anillos de crecimiento registran las condiciones ambientales existentes en el momento de su formación. Pueden contener información sobre recurrencia de plagas (Esper et al. 2007) o incendios (Iñiguez et al. 2008), registran la emisión de metales pesados (Sheppard et al. 2007) y el ratio isotópico de los elementos constituyentes de la madera (carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno; Guerrieri et al. 2009, Olano et al. 2014), y también son un registro de las condiciones climáticas (Büntgen et al. 2010) y de las interacciones bióticas. El estudio de las interacciones bióticas a través de los anillos de crecimiento se ha desarrollado

sobre todo en dinámica forestal, donde las variaciones en la anchura de anillos se han utilizado como un registro de la variación en los niveles de competencia entre árboles vecinos a la hora de entender los efectos de distintos métodos de manejo en el crecimiento secundario de especies maderables (Linares et al. 2011, Molder y Leuschner 2014), como un registro de la presión ganadera y su evolución a lo largo del tiempo (Olano et al. 2008) o para estudiar la respuesta de los bosques ante eventos climáticos extremos en cuanto a cambios en dominancia competitiva entre diferentes especies (Calvin et al. 2013). Sin embargo, los anillos de crecimiento apenas se han utilizado para el estudio explícito de las interacciones de facilitación, ni con árboles ni con otras formas de vida en plantas (ver Soliveres et al. 2010). Los árboles no son las únicas plantas con anillos de crecimiento, sino que muchos arbustos y herbáceas perennes dicotiledóneas también forman anillos (Fig. 1). La presencia de anillos de crecimiento en herbáceas y arbustos y su potencial como herramienta en estudios ecológicos se conoce desde hace tiempo (Petersen 1908, Dietz y Ullmann 1997), pero sólo en los últimos años ha comenzado a extenderse su uso en ecología.

Un ejemplo de su aplicación en el estudio de las interacciones entre plantas con arbustos es el trabajo de Soliveres et al. (2010) en el que estudian la relación entre la gramínea *Stipa tenacissima* (esparto, planta nodriza) y el pequeño arbusto *Lepidium subulatum*. En este trabajo, los autores combinan variables clásicas (variables reproductivas y relacionadas con los niveles de reservas de *Lepidium*, relaciones espaciales entre ambas especies) con el análisis de los anillos de crecimiento de *Lepidium*. Utilizan la información contenida en los anillos sobre la ontogenia de los individuos, ya que permiten conocer con exactitud la edad de cada planta, y sobre la variabilidad climática interanual, ya que diferentes anchuras de anillo se relacionan con las condiciones climáticas existentes en el año de formación de cada uno. A través del cálculo de índices relativos de interacción (Armas et al. 2004) y del análisis de las anchuras de anillo en función de la edad de las plantas considerando la lluvia de marzo como variable predictora del grado de estrés abiótico, son capaces de detectar la existencia de múltiples cambios ontogenéticos entre facilitación y competencia durante el ciclo vital de *Lepidium*. También observan que los cambios espacio-temporales en el estrés abiótico modulan los cambios ontogenéticos en las interacciones entre plantas. A pesar de que este estudio muestra el potencial de las técnicas dendrocronológicas para detectar múltiples cambios en las interacciones a lo largo del tiempo sin necesidad de monitorizar a las plantas durante su ciclo vital completo, la dendroecología ha tenido un desarrollo muy escaso en estudios de facilitación y de interacciones entre plantas en sistemas arbustivos. El objetivo de este artículo es mostrar el modo de incorporar las estructuras de edades, crecimientos radiales (relacionados con la distribución de recursos) y edad de las plantas (ontogenia) en el estudio de las interacciones entre plantas. Para ello se presentan varios trabajos que se han llevado a cabo recientemente en ecosistemas de alta montaña mediterránea con la sabina rastrera (*Juniperus sabina* L.) como planta nodriza. En estos ecosistemas las plantas están sujetas a dos períodos de estrés climático a lo largo del año: por una parte, las bajas temperaturas invernales retrasan el inicio de la estación de crecimiento, mientras que la sequía estival supone una fuerte limitación para el crecimiento durante el período térmicamente óptimo (García-Cervigón et al. 2012; Olano et al. 2013a). Las plantas nodriza, incluyendo cojines y arbustos rastreros, juegan un importante papel en estos ambientes, puesto que están relacionadas con suelos más profundos y ricos que alivian el estrés hídrico estival (Verdú y García-Fayos 2003; Schöb et al. 2012; García-Cervigón et al. 2013).

Para finalizar este artículo se proponen desarrollos futuros considerando otras herramientas dendrocronológicas, como el análisis de vasos conductores o de los ratios isotópicos en los anillos, que pueden ser potencialmente incorporadas a los trabajos sobre interacciones entre plantas.

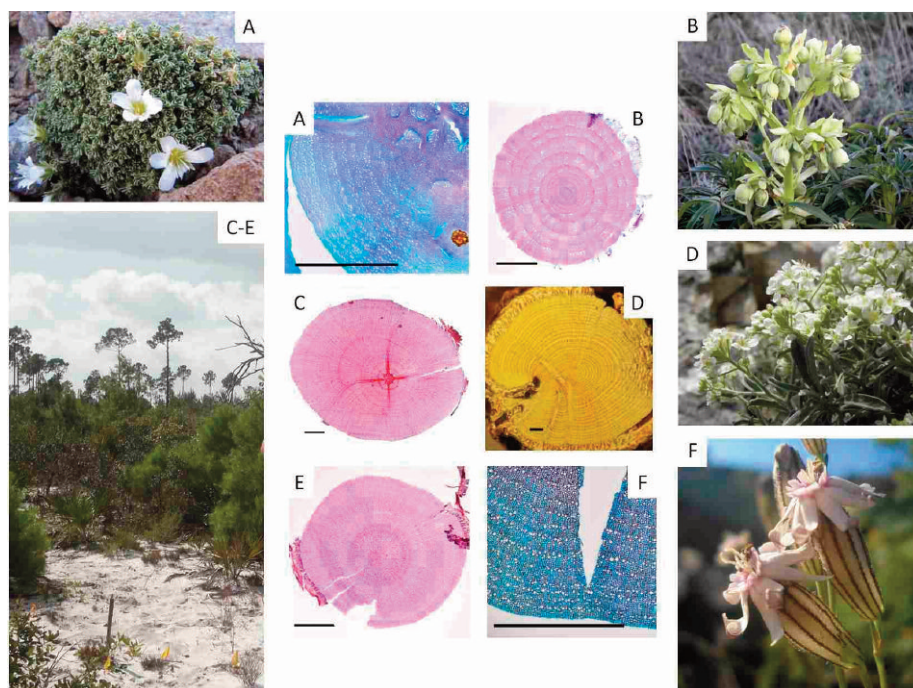


Figura 1. Diversas especies herbáceas y arbustivas con anillos de crecimiento. (A) *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) H. Lindb (Caryophyllaceae); (B) *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae); (C) *Ceratiola ericoides* Michaux (Ericaceae); (D) *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer (Cruciferae); (E) *Hypericum cumulicola* (Small) P. Adams (Guttiferae); (F) *Silene ciliata* Pourr. (Caryophyllaceae). Las plantas A, B, D y F viven en ambiente de alta montaña mediterránea. Las plantas C y E forman parte del matorral de Florida (Florida scrub), que se muestra en la imagen C-E. Las barras negras representan 1 mm. Fotografías: Gonzalo Juste (cortes B, C y E); Iván Almería (cortes A y F); Ana I. García-Cervigón (madera D, plantas B y D, imagen C-E); José Miguel Olano (plantas A y F).

Figure 1. Shrubby and herbaceous species presenting growth rings. (A) *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) H. Lindb (Caryophyllaceae); (B) *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae); (C) *Ceratiola ericoides* Michaux (Ericaceae); (D) *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer (Cruciferae); (E) *Hypericum cumulicola* (Small) P. Adams (Guttiferae); (F) *Silene ciliata* Pourr. (Caryophyllaceae). Species A, B, D and F grow in Mediterranean high mountains. Species C and E grow in the Florida scrub, which is shown in picture C-E. Black bars represent 1 mm. Photo credits: Gonzalo Juste (microscopical preparations B, C and E); Iván Almería (microscopical preparations A and F); Ana I. García-Cervigón (wood in D, plants B and D, picture C-E); José Miguel Olano (plants A and F).

Reconstrucción de procesos de colonización

Los ecosistemas de montaña mediterránea dominados por grandes arbustos rastreros como la sabina rastrera (*Juniperus sabina*) o el enebro rastrero (*J. communis* subsp. *alpina* (Suter) Čelak) conforman un paisaje en el que estas plantas forman islas en una matriz de pastos y pequeños arbustos almohadillado-espinosos (Fig. 2). Estas grandes islas generan un microambiente que contiene una mayor cantidad de recursos (fundamentalmente nutrientes y agua) y presenta unas condiciones físicas diferentes (mayores temperaturas mínimas y menor incidencia del viento) a las de las zonas abiertas (Verdú y García-Fayos 2003, Maestre y Cortina 2005, García-Cervigón et al. 2015a), con lo que suponen un refugio para diversas especies herbáceas y leñosas de menor tamaño actuando como plantas nodriza. La localización en el paisaje de estos grandes arbustos está determinada por los procesos de dispersión, germinación, supervivencia y crecimiento, pero también es esperable que las interacciones planta-planta entren en juego al menos en los estadios vitales iniciales.

Para describir el modo en que se genera este patrón de islas, García-Cervigón et al. (2015b) estudiaron el proceso de recolonización de antiguos cultivos abandonados en el Parque Natural del Alto Tajo (Guadalajara, España). En las zonas de mayor altitud del parque (unos 1600 m s.n.m.) está ocurriendo actualmente un proceso de matorralización y recolonización de antiguos cultivos como consecuencia del abandono de las prácticas agrícolas tradicionales. Al abandono de los cultivos se suma un fuerte descenso de la ganadería, con el consecuente descenso de la presión de herbivoría en estas zonas, a pesar de que continúa habiendo una alta densidad de ciervos *Cervus elaphus* L. Las aproximaciones clásicas para estudiar procesos de sucesión comprenden el análisis de patrones de puntos para incluir la perspectiva espacial (Getzin et al. 2006) y la utilización de cronosecuencias (o sustituciones de

“tiempo por espacio”) para incluir la perspectiva temporal (Walker et al. 2010). En este trabajo se utiliza el análisis de patrones de puntos, pero se combina el estudio de fotografías aéreas históricas con la estimación de las edades a través de técnicas dendrocronológicas para incluir el tiempo. Las tres especies más abundantes en la zona son la sabina rastrera (*J. sabina*), el enebro común (*J. communis* L.) y el pino albar (*Pinus sylvestris* L.). Mediante el establecimiento de relaciones tamaño-edad en una submuestra de los individuos de cada una de estas especies, la edad del resto de individuos presentes en las parcelas de estudio se estima a partir de sus tamaños medidos en campo. Esto permite clasificar a todos los individuos actualmente presentes en las parcelas en grupos de edad de 10 años, lo que facilita, por una parte conocer la estructura de edades de las poblaciones (Fig. 3) y, por otra, organizarlas en cohortes y reconstruir la situación en diferentes momentos temporales en el pasado sin necesidad de trabajar en parcelas que fueron abandonadas en diferentes momentos (Fig. 4).

Estos datos permitieron observar la importancia relativa de las interacciones bióticas y los procesos de dispersión en función de la especie, de las cohortes y del contexto ambiental. Para ello, se realizaron análisis de patrones de puntos bivariados considerando individuos de distintas cohortes (pinos, enebros o sabinas de la cohorte más reciente vs. individuos adultos), de distinta especie (sabinas rastreras vs. enebros o pinos) o combinando ambas variables (distinta especie y distintas cohortes) para evaluar la dispersión y las interacciones bióticas. En primer lugar, la dispersión no está limitada en ningún caso para sabinas y enebros, ya que sus principales dispersores son aves (sobre todo zorzos) que pueden desplazarse fácilmente a distancias relativamente largas (Jordano 1993, Verdú y García-Fayos 2003). Por el contrario, en el caso de los pinos, que presentan semillas pequeñas dispersadas por el viento, los adultos juegan un papel muy importante para la recolonización de las parcelas. Esto hace que sabinas y ene-

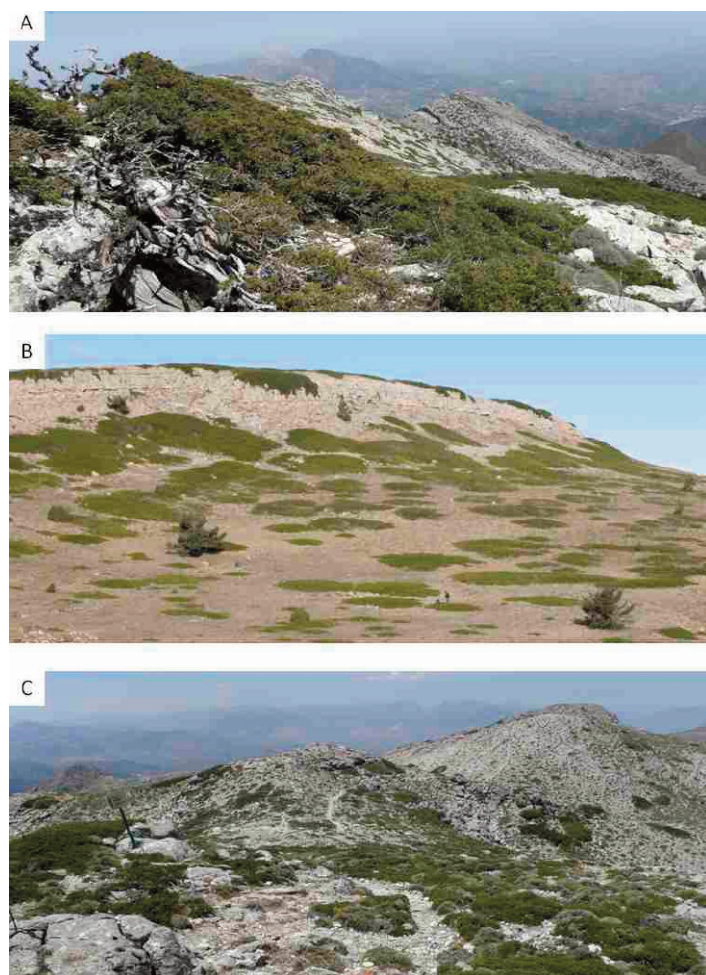


Figura 2. Ecosistemas de alta montaña mediterránea en la península Ibérica. (A) Sierra de las Nieves (Málaga); (B) Sierra de Javalambre (Teruel); (C) Sierra Mágina (Jaén). Fotografías: Ana I. García-Cervigón.

Figure 2. Mediterranean high-mountain ecosystems at the Iberian Peninsula. (A) Sierra de las Nieves (Málaga); (B) Sierra de Javalambre (Teruel); (C), Sierra Mágina (Jaén). Photo credits: Ana I. García-Cervigón.

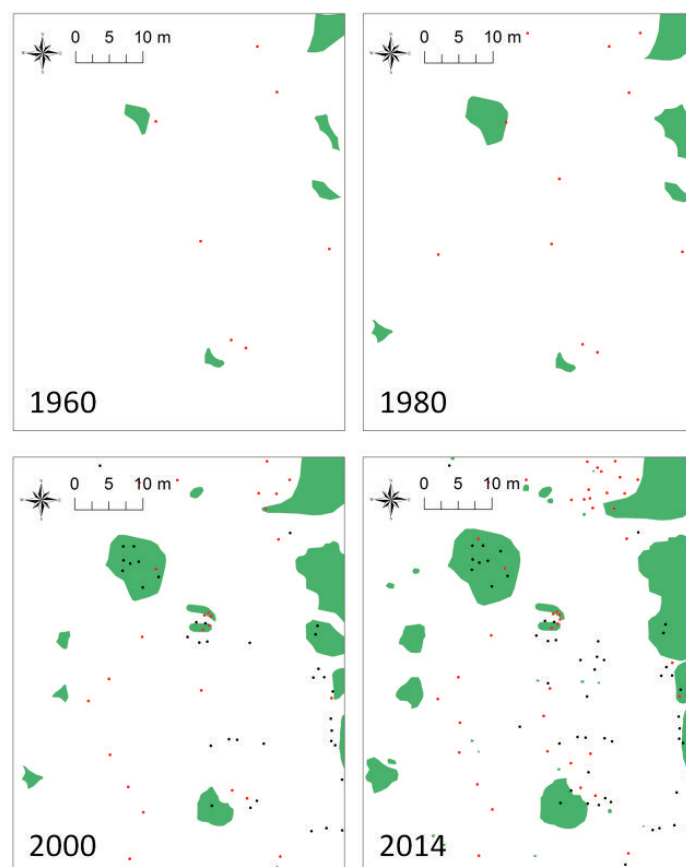


Figura 4. Reconstrucción de los patrones espaciales de sabinas rastreras (áreas en color verde), enebros (puntos rojos) y pinos (puntos negros) a partir de las edades individuales estimadas en la actualidad.

Figure 4. Spatial pattern reconstruction for Savin junipers (green areas), common junipers (red dots) and pines (black dots) from individual ages estimated in 2014.

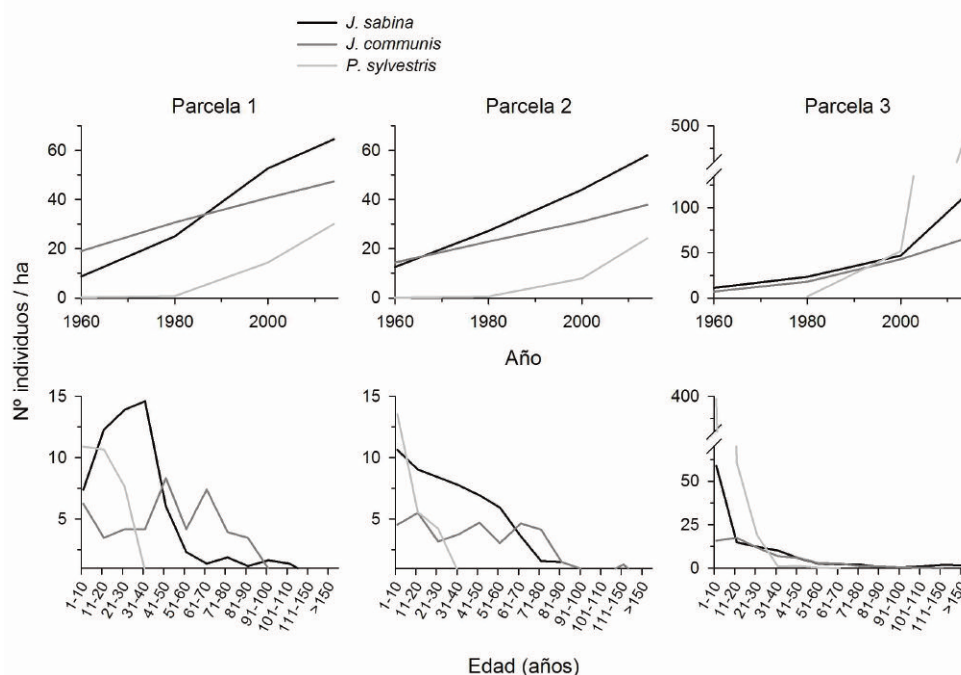


Figura 3. Variación de la densidad de individuos a lo largo del tiempo (gráficos superiores) y estructura de edades en 2014 (gráficos inferiores) en las tres parcelas de estudio en el Alto Tajo. Los valores están calculados con respecto al área completa de las parcelas en 2014.

Figure 3. Variation in density of individuals over time (upper graphs) and age structure in 2014 (lower graphs) for the three study plots at the Alto Tajo Natural Park. Values are calculated respect to the plot area in 2014.

bro se establezcan en los cultivos abandonados antes que los pinos, que sólo comienzan a expandirse en los últimos 40 años (Fig. 3). A su vez, las sabinas viejas de borde de cultivo actúan como puntos de nucleación para enebros y pinos al servir como protección frente a la herbivoría. Sin embargo, factores ambientales como la distancia al bosque, la extensión de las manchas de bosque circundante —que hacen que haya más o menos propágulos disponibles para la colonización de las parcelas, sobre todo pinos—, o las variaciones históricas en la presión de herbivoría y en su naturaleza —ungulados salvajes frente a ganado doméstico—, pueden producir cambios en la velocidad de los procesos y en la dirección de las interacciones bióticas, que pueden pasar de positivas a neutrales o negativas.

Sobre el origen de los patrones espaciales entre nodriza y protegida

Dentro de las superficies cubiertas por sabina o enebro rastrero crecen diversas especies de plantas herbáceas perennes y arbustivas de menor porte que se benefician de las condiciones existentes en estas “islas de fertilidad” (Niering et al. 1963, Schlesinger et al. 1996, Reynolds et al. 1999). Estas especies, por lo general, también pueden crecer en las áreas abiertas cubiertas por pastizales situados entre los arbustos, y es previsible que el lugar en que crecen influya en su desarrollo y rendimiento. En las partes más altas de la Sierra de Javalambre (Teruel), donde la sabina rastrera domina el paisaje (Fig. 2b), una de las especies arbustivas de pequeño porte más abundantes es *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer, un arbusto almohadillado-espinoso de la familia de las Crucíferas que se distribuye a lo largo de la cuenca mediterránea occidental y alcanza altitudes de hasta 3400 m.s.n.m. (Küpfer 1993). Se trata de una especie relativamente longeva (hasta 76 años de edad, García-Cervigón et al. 2013) cuyos anillos de crecimiento son claramente visibles en el cuello de la raíz, el lugar de la planta donde los anillos permiten estimar la edad del individuo.

Al estudiar la relación de *H. spinosa* con la sabina rastrera, García-Cervigón et al. (2013) incluyeron el análisis de los anillos de crecimiento para considerar las edades relativas, tanto de la planta facilitada como de la nodriza, y los patrones de crecimiento secundario de la primera en función de la presencia de la segunda. El primer paso en este trabajo fue analizar los patrones espaciales de *H. spinosa* en relación con la sabina rastrera en dos sitios próximos con niveles de estrés contrastados: un fondo de valle y una ladera cercana. Para ello muestrearon dos transectos de 5 x 50 m en cada sitio y obtuvieron un resultado clásico: una distribución aleatoria en el valle y agregación de las plantas de *H. spinosa* bajo las superficies cubiertas por sabina en la ladera (Fig. 5a), lo que sugiere una interacción positiva cuando el estrés es mayor de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994). Para complementar este resultado los autores trataron de entender el origen de estos patrones espaciales típicos comparando las edades de las plantas de *H. spinosa* con las de las ramas de sabina más cercanas a cada individuo. Encontraron que en la ladera todas las ramas de sabina analizadas eran más viejas que las plantas de *H. spinosa* que estaban junto a ellas, lo que corroboraría que los individuos de *H. spinosa* se establecieron bajo las superficies cubiertas ya por sabina, confirmando así la existencia de un proceso de facilitación. En cambio, en el valle ocurría lo contrario. Casi todas las plantas de *H. spinosa* eran más viejas que las ramas de sabina más próximas, lo que indicaría que el patrón espacial existente se originó por un proceso de “fagocitación” por el cual las plantas de *Hormathophylla* se establecieron en áreas abiertas que fueron más tarde colonizadas por sabinas rastreras en expansión. Ambos procesos ocurrieron de modo simultáneo en el tiempo, como indica el hecho de que la estructura de edades de las plantas de *Hormathophylla* (Fig. 5b) era similar en ambos sitios y también entre individuos que crecían dentro y fuera de sabina. Además el reclutamiento no fue homogéneo en el tiempo, ya que la mayoría de los individuos se estableció entre los años 60 y los 80 del siglo pasado, lo que sugiere que las estructuras que se observan en la actualidad son el reflejo de procesos que ocurrieron durante una ventana temporal muy particular.

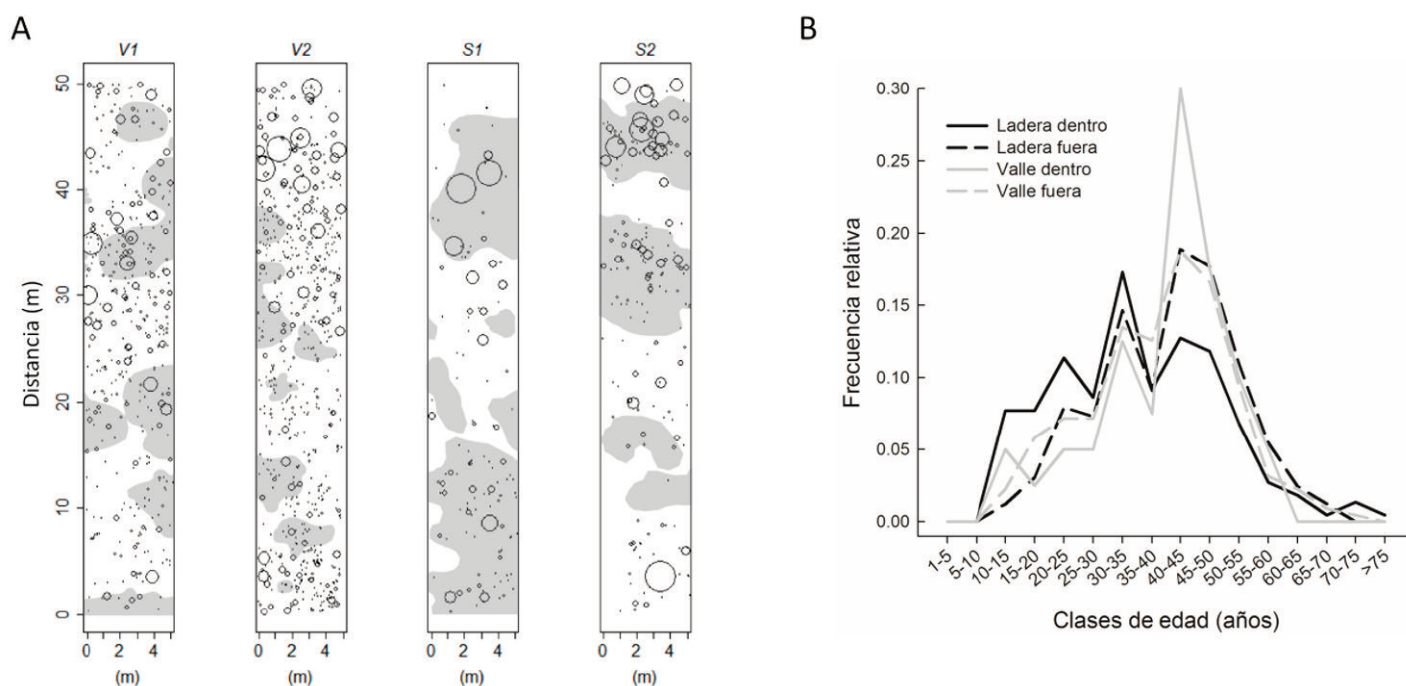


Figura 5. (A) Posición de las plantas de *Hormathophylla spinosa* (círculos negros) en el valle (transectos V1 y V2) y en la ladera (transectos S1 y S2) con respecto a las superficies cubiertas por sabina rastrera (áreas en gris). El tamaño de los círculos es proporcional al diámetro de las plantas. (B) Estructura de edades en clases de 5 años de los individuos de *H. spinosa* en el valle y en la ladera en áreas abiertas (fuera) y bajo las áreas cubiertas por sabina rastrera (dentro). Modificado de García-Cervigón et al. (2013).

Figure 5. (A) Position of *Hormathophylla spinosa* individuals (black circles) at the valley (transects V1 and V2) and at the slope (transects S1 and S2) with respect to surfaces covered by Savin juniper (grey areas). Circle size is proportional to plant diameter. (B) age structure of *H. spinosa* individuals in 5-year classes at the valley and at the slope in open areas (fuera) and under juniper canopies (dentro). Modified from García-Cervigón et al. (2013).

¿Cómo se modifican las características de las plantas facilitadas?

A nivel individual, las plantas experimentan distintas modificaciones a lo largo de su vida para compensar los cambios microambientales que conlleva la presencia de las plantas nodriza en relación con las variaciones en el grado de estrés (Miriti 2006, Soliveres et al. 2010). Entre estos cambios pueden producirse ajustes en el modo de adquirir y distribuir los recursos (*plant economics*, Bloom et al. 1985) o en rasgos vitales como la fecundidad o el crecimiento. Puesto que estas variables pueden verse alteradas en respuesta a variaciones en las condiciones ambientales a lo largo de la vida de un individuo, una adecuada comprensión de estos efectos requeriría controlar el efecto de la ontogenia. En la Sierra de las Nieves (Málaga), donde la sabina rastrera de nuevo domina el paisaje por encima del límite del bosque (Fig. 2a), crecen diversas especies almohadillado-espinosas y herbáceas entre las cuales se encuentra el eléboro fétido (*Helleborus foetidus* L.), una herbácea perenne altamente plástica de la familia de las Ranunculáceas cuya biología reproductiva ha sido objeto de numerosos estudios (p.ej. Herrera et al. 2001, Fedriani et al. 2004, Parra y Sánchez-Lafuente 2010). Esta planta es típica del sotobosque de bosques deciduos y mixtos y se distribuye por Europa occidental y meridional, alcanzando el norte de África (Nieto 1986). Presenta anillos de crecimiento bien definidos en el cuello de la raíz, llegando a alcanzar hasta 22 años de edad (García-Cervigón et al. 2015c).

Para estudiar el efecto de la sabina rastrera en los rasgos funcionales de las hojas de eléboro y en sus tasas demográficas, García-Cervigón et al. (2015a) analizaron plantas que crecían en áreas abiertas y en zonas cubiertas por sabina rastrera en dos sitios con diferente grado de estrés abiótico, uno cercano a la cima del pico más alto de la zona (Torrecilla, 1890 m s.n.m.) y otro menos expuesto a los vientos dominantes con suelos más profundos y húmedos situado a menor altitud (1700 m.s.n.m.). Los rasgos funcionales estudiados están relacionados con la economía de las hojas (*leaf economics spectrum*, Wright et al. 2004) y sujetos a variación individual debida a la ontogenia (Mason et al. 2013). Entre ellos destacan el área específica foliar (SLA, área de la hoja dividida por el peso seco), el contenido foliar en nitrógeno y fósforo o la eficiencia de uso del agua (iWUE) medido a través de los isótopos estables del carbono. La inclusión de la edad de cada individuo como covariable en los modelos permite controlar el efecto de la ontogenia en la variación de estos rasgos funcionales. En el caso de arbustos y herbáceas de corta vida la determinación de la edad exacta es de gran utilidad porque evita tener que agrupar a los individuos en clases de edad o tamaño para tener en cuenta su estado ontogenético. En este trabajo, el análisis conjunto de los rasgos funcionales estudiados sugiere que las estrategias económicas de las plantas varían en relación con las condiciones ambientales, y que esta variación en general es independiente de la edad. En áreas abiertas las plantas siguen estrategias más conservativas en el uso de los recursos que aquellas que crecen en las áreas cubiertas por sabina rastrera, y esto es especialmente notable cuando el estrés ambiental es mayor. Este resultado concuerda con la idea de que el uso conservativo de los recursos es ventajoso en ambientes que limitan las posibilidades para adquirir carbono de forma rápida (Westoby et al. 2002).

Las variaciones en el modo de adquirir y utilizar los recursos suelen tener consecuencias demográficas (Poorter et al. 2008, Easdale y Healey 2009). En el caso del eléboro, la estrategia más adquisitiva de las plantas que crecen en las superficies cubiertas por sabina rastrera se traduce en una mayor probabilidad de reproducción y una fecundidad más elevada que la de las plantas que crecen en áreas abiertas (García-Cervigón et al. 2015c), pero esto solo ocurre en el sitio más estresante —en el menos estresante no hay diferencias relacionadas con la presencia de la sabina—. Sin embargo, el crecimiento secundario es menor en las plantas que crecen bajo la sabina a pesar de que son más altas y tienen más hojas, lo que sugiere que la competencia por la luz con la planta nodriza

modifica la arquitectura de la planta, primando el crecimiento primario frente al secundario. El análisis de la estructura de edades muestra que en el sitio más estresante los individuos que se establecen en áreas abiertas lo hacen mayoritariamente en un año concreto. Esta concentración en el establecimiento efectivo de individuos en un año particular podría estar reflejando una limitación severa para el establecimiento en el sitio más estresante, que se ve mitigada en las superficies cubiertas por sabina rastrera. Puesto que la sabina rastrera está relacionada con suelos más profundos y con mayor humedad edáfica (Verdú y García-Fayos 2003), este efecto paliativo podría deberse a la reducción del impacto negativo de la sequía estival en la emergencia y supervivencia de las plántulas (Garrido et al. 2002). En conjunto, la combinación de todos estos análisis muestra que en el sitio más estresante el efecto neto de la sabina rastrera es positivo y resulta de la suma de efectos positivos y negativos que actúan en distintos momentos del ciclo vital (Brooker y Callaghan 1998, Eckstein 2005). La inclusión del crecimiento secundario y de las estructuras de edades permite completar el rango de variables vegetativas y complementar la evaluación de los parámetros reproductivos de modo inmediato, sin necesidad de emplear varios años —o al menos una estación de crecimiento completa— para evaluar las variaciones en el crecimiento vegetativo.

Direcciones futuras

Las distintas aportaciones de las técnicas dendrocronológicas discutidas en este artículo incluyen (i) detección de cambios en las interacciones entre plantas a lo largo del tiempo sin necesidad de monitorizarlas durante su ciclo vital completo, (ii) reconstrucción del proceso de recolonización en cultivos abandonados combinando la estructura de edades con los patrones espaciales observados en la actualidad, (iii) interpretación adecuada de los patrones espaciales observados entre dos especies gracias a la evaluación del momento en que los individuos de ambas especies entran en contacto, y (iv) evaluación adecuada de la complejidad de las interacciones entre plantas, cuyo efecto neto es el resultado de la combinación de efectos en distintos momentos del ciclo vital. Estas aportaciones se consiguen gracias a la incorporación de la edad de las plantas o la anchura de los anillos que, sin embargo, no son las únicas variables que se pueden incorporar al estudio de las interacciones entre plantas. En los anillos de crecimiento tanto de árboles como de arbustos y herbáceas perennes se puede analizar otra serie de parámetros que varían en función de las condiciones ambientales y quedan por tanto registrados en los anillos de crecimiento. Uno de estos parámetros es el contenido en isótopos estables, principalmente del carbono y el oxígeno, pero también otros elementos como nitrógeno o hidrógeno. Estos elementos proporcionan información de cuestiones funcionales, como la eficiencia en el uso del agua, el tipo de agua utilizada o el tipo de fuente de nitrógeno, y son indicadores de procesos fisiológicos a largo plazo y de su variación a lo largo del tiempo y en relación con el contexto ambiental. Un ejemplo es el trabajo de Moreno-Gutiérrez et al. (2015) en el que analizan isótopos estables a lo largo de 18 años en los anillos de crecimiento de *Rhamnus lycioides* L., un arbusto de sotobosque de pinar, comparando individuos de sotobosque con individuos que crecen en zonas abiertas. Este estudio muestra fuertes efectos negativos de los pinos en la conductancia estomática o la adquisición de nutrientes del arbusto, indicando una fuerte competencia entre ambos por el agua y los nutrientes en los años más húmedos. En el caso de las plantas nodriza que ayudan a aumentar el grado de humedad del suelo (Verdú y García-Fayos 2003, Pugnaire et al. 2004), el efecto esperado sería el inverso, es decir, reducirían el grado de estrés hídrico a que están sometidas las plantas que crecen bajo sus copas (García-Cervigón et al. 2015a). Las plantas nodriza también influirían en procesos relacionados con la adquisición de recursos, como la fotosíntesis, a través de la modificación de los rasgos funcionales de las hojas (Gross et al. 2009, Schöb et al. 2012, García-Cervigón et al. 2015a).

Del mismo modo que el papel de la facilitación como filtro ambiental relacionado con la variación de las estrategias económicas a nivel de hoja está siendo recientemente reconocido (McIntire y Fajardo 2014), también cabría esperar que la facilitación estuviese relacionada con variaciones en las estrategias económicas a nivel del tallo (*wood economics spectrum*, Chave et al. 2009). Existe una serie de variables anatómicas de la madera relacionadas con la eficiencia en el transporte de agua que se pueden cuantificar en los diferentes anillos de crecimiento y son indicadores del compromiso existente entre presentar una mayor conductividad hidráulica o una mayor resistencia a la cavitación. La anatomía cuantitativa de la madera se está desarrollando sobre todo en relación con las variaciones climáticas y ambientales principalmente con árboles (Fonti et al. 2010), pero también es posible estudiarla con herbáceas (von Arx et al. 2012, Olano et al. 2013a) y pequeños arbustos (Eugenio et al. 2014) y en combinación con otras variables dendrocronológicas como la anchura de anillo o los isótopos del carbono (Olano et al. 2014). Algunas de las variables que se han relacionado con las condiciones ambientales son el tamaño medio de los vasos, la densidad y el área de vasos o el lumen del vaso más grande de cada anillo en el xilema de angiospermas, y la anchura de la pared y su relación con el lumen de las traqueidas o la abundancia y tamaño de los radios parenquimáticos en el xilema de coníferas (e.g. Abrantes et al. 2013, Olano et al. 2013b). Puesto que la facilitación actúa como elemento que modifica las condiciones microambientales a las que se ven sometidas las plantas, es esperable que afecte a la variación de estos parámetros en la madera. Una variable anatómica recientemente incorporada es el grado de agrupamiento de los vasos conductores. El agrupamiento de los vasos puede mejorar la integración hidráulica y aumentar la resiliencia ante la cavitación a través de la redundancia de las rutas hidráulicas, pero a la vez puede facilitar la expansión de cavitaciones entre vasos vecinos (von Arx et al. 2013). Dado el efecto de las plantas nodriza en la humedad del suelo y en la atenuación de las temperaturas con respecto a las áreas abiertas, esta variable también podría verse afectada por la facilitación.

En este artículo se han mostrado diversas formas de utilizar herramientas dendroecológicas como complemento a los estudios que abordan problemas ecológicos clásicos relacionados con las interacciones entre plantas para incluir la cuestión temporal. La edad y la anchura de anillo son las variables más inmediatas que se pueden extraer del análisis de los anillos de crecimiento, pero no son las únicas. La existencia de anillos de crecimiento en especies arbustivas y herbáceas perennes y su validez para ser analizados de forma similar a los de los árboles pone de manifiesto el potencial que esto supone de cara no solo al análisis de las interacciones entre plantas, sino también al estudio de otras cuestiones ecológicas.

Agradecimientos

Quisiera dar las gracias a las personas que han participado en los trabajos expuestos en este artículo: Chechu Camarero, Antonio Gazol, Juan Carlos Linares, Txema Iriondo, Adrián Escudero, Thorsten Wiegand, Eduardo Velázquez, Virginia Sanz, Pablo Aibar, Gonzalo Pérez, Gonzalo Juste, Enrique Marcos, Maika Folch, Erik Rodríguez, Luisa C. García-Cervigón, Gabriel Sangüesa, Ángela Chaparro y Natali Bascopé. Mi especial agradecimiento a Txemi Olano, tanto por su guía, ayuda y participación en estos trabajos como por revisar este manuscrito. Las sugerencias de Santiago Soliveres y un revisor anónimo ayudaron a mejorar el manuscrito. Agradezco también al Parque Natural del Alto Tajo y al Parque Natural de la Sierra de las Nieves por los permisos y las facilidades proporcionadas a la hora de muestrear. Los casos de estudio presentados en este artículo han sido financiados con una beca FPI del Ministerio de Ciencia e Innovación y a través de proyectos de investigación del Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2009-13190-C03-03, CGL2011-26654), Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2012-34209) y Junta de Castilla y León (VA006A10-2). Este artículo se desarrolla dentro de la red de excelencia Ecometas (CGL2014-53840-REDT).

Referencias

- Abrantes, J., Campelo, F., García-González, I., Nabais, C. 2013. Environmental control of vessel traits in *Quercus ilex* under Mediterranean climate: relating xylem anatomy to function. *Trees, Structure and Function* 3:655-662.
- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85:2682-2686.
- Bertness, M.D., Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S.III, Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants. An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:363-392.
- Brooker, R.W., 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., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- Büntgen, U., Brazdil, R., Frank, D., Esper, J. 2010. Three centuries of Slovakian drought dynamics. *Climatic Dynamics* 35(2-3):315-329.
- Calvin, L., Mountford, E.P., Peterken, G.F., Jump, A.S. 2013. Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology* 27(6):1424-1435.
- Callaway, R.M., Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Cavieres, L.A., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Schöb, C., Xiao, S., Anthelme, F., Björk, R.G., Dickinson, K.J.M., Cranston, B.H., Gavilán, R., Gutiérrez-Girón, A., Kanka, R., Maalouf, J.P., Mark, A.F., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G.K., Reid, A.M., Ridenour, W.M., Rixen, C., Wipf, S., Zhao, L., Escudero, A., Zaitchik, F., Lingua, E., Aschehoug, E.T., Callaway, R.M. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17:193-202.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- Dietz, H., Ullmann, I. 1997. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: Exception or rule? *Annals of Botany* 80(3):377-379.
- Easdale, T.A., Healey, J.R. 2009. Resource-use-related traits correlate with population turnover rates, but not stem diameter growth rates, in 29 subtropical montane tree species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:203-218.
- Eckstein, R.L. 2005. Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist* 166:525-536.
- Esper, E., Büntgen, U., Frank, D.C., Nievergelt, D., Liebhold, A. 2007. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society B* 274:671-679.
- Eugenio, M., Olano, J.M., Fonti, P. 2014. Disentangling the effects of ontogeny and environmental factor on xylem anatomy in a semiarid chamaephyte. *Journal of Arid Environments* 104:1-8.
- Fajardo, A., McIntire, E.J.B. 2011. Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: facilitation at the intraspecific level. *Journal of Ecology* 99:642-650.
- Fedriani, J.M., Rey, P.J., Garrido, J.L., Guitián, J., Herrera, C.M., Medrano, M., Sánchez-Lafuente, A.M., Cerdá, X. 2004. Geographical variation in the potential of mice to constrain an ant-seed dispersal mutualism. *Oikos* 105:181-191.
- Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185:42-53.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- García-Cervigón, A.I., Olano, J.M., Eugenio, M., Camarero, J.J. 2012. Arboreal and prostrate conifers coexisting in Mediterranean high mountains differ in their climatic responses. *Dendrochronologia* 30:279-286.

- García-Cervigón, A.I., Gazol, A., Sanz, V., Camarero, J.J., Olano, J.M. 2013. Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases: The shifting nature of plant-plant interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:226-236.
- García-Cervigón, A.I., Linares, J.C., Aibar, P., Olano, J.M. 2015a. Facilitation promotes changes on leaf economics traits of a perennial forb. *Oecologia* 179:103-116.
- García-Cervigón, A.I., Velázquez, E., Wiegand, T., Escudero, A., Olano, J.M. 2015b. Colonization in Mediterranean old fields: the role of dispersion and plant-plant interactions. En: García-Cervigón, A.I. Facilitation in Mediterranean mountains: engineering role of *Juniperus sabina* L. at community, population and individual levels. Tesis de Doctorado, Universidad de Valladolid, España.
- García-Cervigón, A.I., Iriondo, J.M., Linares, J.C., Olano, J.M. 2015c. Disentangling facilitation along the life cycle: impacts of plant-plant interactions at vegetative and reproductive stages in a Mediterranean forb. *Frontiers in Plant Science* 7, 129.
- Garrido, J.L., Rey, P.J., Cerdá, X., Herrera, C.M. 2002. Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *Journal of Ecology* 90:446-455.
- Getzin, S., Dean, C., He, F., Trofymow, J.A., Wiegand, K., Wiegand, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29:671-682.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., de Bello, F., Suding, K.N., Lavorel, S. 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based approach. *Functional Ecology* 23:1167-1178.
- Gross, N., Börger, L., Soriano-Morales, S.I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L., García-Gómez, M., Valencia-Gómez, E., Maestre, F.T. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 101:637-649.
- Guerrieri, M.R., Siegwolf, R.T.W., Saurer, M., Jäggi, M., Cherubini, P., Ripullone, F., Borghetti, M. 2009. Impact of different nitrogen emission sources on tree physiology as assessed by a triple stable isotope approach. *Atmospheric Environment* 43:410-418.
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16:695-706.
- Herrera, C.M., Sánchez-Lafuente, A.M., Medrano, M., Guitián, J., Cerdá, X., Rey, P. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 88:1025-1032.
- Holzapfel, C., Mahall, B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80:1747-1761.
- Iñigüéz, J.M., Swetnam, T.W., Yool, S.R. 2008. Topography affected landscape fire history patterns in southern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management* 256:295-303.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plantseed dispersers interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108:85-104.
- Kikvidze, Z., Callaway, R.M. 2009. Ecological facilitation may drive major evolutionary transitions. *BioScience* 59:399-404.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.
- Küpfer, P. 1993. Hormathophylla spinosa. En: Castroviejo, S., Aedo, C., Gómez Campo, C., Lainz, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., Rico, E., Talavera, S., Villar, L. (eds.), Flora Ibérica vol. IV: Cruciferae-Monotropaceae, p. 193. Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid, España.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Xiao, S., Brooker, R.W., Gross, N., Liancourt, P., Straile, D., Michalet, R. 2014. Facilitation displaces hotspots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *Journal of Vegetation Science* 25:66-76.
- Linares, J.C., Taïqui, L., Camarero, J.J. 2011. Increasing drought sensitivity and decline of Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) in the Moroccan Middle Atlas forests. *Forests* 2:777-796.
- Maestre, F.T., Cortina, J. 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* 27:161-169.
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748-757.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J. 2009. Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205.
- Mason, C.M., McGaughey, S.E., Donovan, L.A. 2013. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species. *Journal of Experimental Botany* 64:4089-4099.
- Margulis, L., Dolan, M.F., Guerrero, R. 2000. The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:6954-6959.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90(1):46-56.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A. 2011. Facilitation within species: a possible origin of group selected superorganisms. *The American Naturalist* 178(1):88-97.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201:403-416.
- Miriti, M.N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94:973-979.
- Molder, I., Leuschner, C. 2014. European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees - Structure and function* 28(3):777-792.
- Moreno-Gutiérrez, C., Battipaglia, G., Cherubini, P., Delgado Huertas, A., Querejeta, J.I. 2015. Pine afforestation decreases the long-term performance of understorey shrubs in a semi-arid Mediterranean ecosystem: a stable isotope approach. *Functional Ecology* 29:15-25.
- Niering, W.A., Lowe, C.H., Whittaker, R., Whittaker, R.H. 1963. Saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142:15-23.
- Nieto, G. 1986. *Helleborus foetidus* L. En: Castroviejo, S., Lainz, M., Lopez Gonzalez, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva, J., Villar, L. (eds.), *Flora Iberica vol. I: Lycopodiaceae-Papaveraceae*, pp. 215. Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid, España.
- Núñez, C., Raffaele, E., Núñez, M.A., Cuassolo, F. 2009. When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science* 20:1064-1071.
- Olano, J.M., Rozas, V., Bartolomé, D., Sanz, D. 2008. Effects of changes in traditional management on height and radial growth patterns in a *Juniperus thurifera* L. woodland. *Forest Ecology and Management* 255:506-512.
- Olano, J.M., Almería, I., Eugenio, M., von Arx, G. 2013a. Under pressure: how a Mediterranean high-mountain forb coordinates growth and hydraulic xylem anatomy in response to temperature and water constraints. *Functional Ecology* 27:1295-1303.
- Olano, J.M., Arzac, A., García-Cervigón, A.I., von Arx, G., Rozas, V. 2013b. New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytologist* 198:486-495.
- Olano, J.M., Linares, J.C., García-Cervigón, A.I., Arzac, A., Delgado, A., Rozas, V. 2014. Drought-induced increase in water-use efficiency reduces secondary tree growth and tracheid wall thickness in a Mediterranean conifer. *Oecologia* 176:273-283.
- Parra, R., Sánchez-Lafuente, A.M. 2010. Within-carpel and among-carpel competition during seed development, and selection on carpel number, in the apocarpous perennial herb *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* 290:225-237.
- Petersen, H.E. 1908. "Diapensiaceae". *Meddelelser am Gronland* 36:141-154.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908-1920.
- Pugnaire, F.I., Armas, C., Valladares, F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15:85-92.
- Reynolds, J.F., Virginia, R.A., Kemp, P.R., de Soyza, A.G., Tremmel, D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69(1):69-106.
- Rousset, O., Lepart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.

- Schlesinger, W.H., Raikes, J.A., Hartley, A.E., Cross, A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77(2):364-374.
- Schöb, C., Butterfield, B.J., Pugnaire, F.I. 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* 196:835-844.
- Sheppard, P.R., Speakman, R.J., Ridenour, G., Witten, M.L. 2007. Temporal variability of tungsten and cobalt in Fallon, Nevada. *Environmental Health Perspectives* 115:715-719.
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:227-234.
- Soliveres, S., Eldridge, D.J., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Tighe, M., Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:247-258.
- Soliveres, S., Maestre, F.T. 2014. Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16:154-163.
- Stachowicz, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235-246.
- Sthultz, C.M., Gehring, C.A., Whithman, T.G. 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist* 173:135-145.
- Tirado, R., Pugnaire, F.I. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111(3):437-444.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10:1029-1036.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 2003. Frugivorous birds mediated sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14:35-42.
- Von Arx, G., Archer, S.R., Hughes, M.K. 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* 109:1091-1100.
- Von Arx, G., Kueffer, C., Fonti, P. 2013. Quantifying plasticity in vessel grouping – Added value from the image analysis tool Roxas. *IAWA Journal* 34:433-445.
- Walker L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98(4):725-736.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 33:125-159.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E., Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.