

TD 479

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada esta Tesis Doctoral  
al folio 183 número 47 del libro  
Correspondiente a 27 NOV. 2002  
Sevilla,



El Jefe del Negociado de Teoría.

*Rose María*

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA  
FACULTAD DE BIOLOGÍA  
UNIVERSIDAD DE SEVILLA

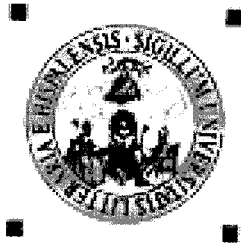
# Interacciones Positivas entre Plantas: Mecanismos y Consecuencias

REYES TIRADO FERNÁNDEZ

Noviembre 2002

TD

13096370



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA  
FACULTAD DE BIOLOGÍA  
UNIVERSIDAD DE SEVILLA

## **Interacciones Positivas entre Plantas: Mecanismos y Consecuencias**

Memoria presentada por la Licenciada Reyes Tirado Fernández para optar al título de Doctora por la Universidad de Sevilla, dirigida por el Dr. Francisco I. Pugnaire de Iraola.

**Noviembre 2002**

La Doctoranda

*REYES TIRADO*

Reyes Tirado Fernández

V.º B.º del Director

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Francisco I. Pugnaire de Iraola'.

Francisco I. Pugnaire de Iraola

La presente tesis doctoral se estructura en un primer capítulo de introducción general y objetivos, cinco capítulos que reflejan estudios específicos sobre las hipótesis, otro capítulo con la discusión general y finalmente las conclusiones generales. Además se incluye la bibliografía completa de las publicaciones mencionadas en el conjunto de la tesis.

Dado que los sitios de estudio son diferentes y los métodos son con frecuencia específicos para cada hipótesis, ha sido preferible presentar los resultados de esta tesis en capítulos separados, aunque todos englobados en el objetivo general del proyecto de tesis, más que con el formato tradicional de este tipo de trabajo.

Los cinco capítulos sobre estudios específicos de las hipótesis reflejan manuscritos preparados para publicaciones científicas, siguiendo el formato estándar para las mismas, aunque en idioma castellano. Cada uno de estos capítulos incluye la introducción a las hipótesis concretas, los métodos empleados para su análisis, los resultados obtenidos, la discusión sobre los mismos y la bibliografía referida en él.

# Índice

## Introducción general y objetivos

INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: MECANISMOS Y CONSECUENCIAS .....	1
---	---

## Capítulo 1

1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD, INTERACCIONES POSITIVAS Y ESTRÉS AMBIENTAL.....	7
1.1. Introducción .....	8
1.2. Métodos .....	10
1.2.1. Sitios de estudio .....	10
1.2.2. Estructura de la comunidad .....	12
1.2.3. Interacción entre vecinos .....	14
1.3. Resultados .....	16
1.3.1. Estructura de la comunidad .....	16
1.3.2. Interacción entre vecinos .....	21
1.4. Discusión .....	22

## Capítulo 2

2. INTERACCIÓN ENTRE PLANTAS Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN UN MATORRAL SEMIÁRIDO .....	29
2.1. Introducción .....	30
2.2. Métodos .....	33
2.2.1. Sitio de estudio y especies .....	33
2.2.2. Efecto de las manchas de <i>Ziziphus</i> en el microambiente .....	34
2.2.3. Distribución espacial .....	35
2.2.4. Efecto de las manchas de <i>Ziziphus</i> sobre el crecimiento y la fisiología de otras especies de arbusto .....	36

2.2.5. Análisis estadístico .....	38
2.3. Resultados .....	39
2.3.1. Efecto de las manchas en el microambiente .....	39
2.3.2. Distribución espacial .....	41
2.3.3. Patrones de crecimiento .....	41
2.3.4. Respuesta fisiológica .....	42
2.4. Discusión .....	46
2.4.1. Islas de recursos .....	46
2.4.2. Efecto de las 'islas de recursos' sobre los arbustos asociados: variabilidad temporal y funcional .....	48

### Capítulo 3

3. AGREGACIÓN ESPACIAL ENTRE ARBUSTOS Y SUS CONSECUENCIAS PARA EL ÉXITO REPRODUCTIVO .....	57
3.1. Introducción .....	58
3.2. Métodos .....	59
3.2.1. Área de estudio .....	59
3.2.2. Distribución espacial .....	60
3.2.3. Experimento de transplante de plántulas .....	61
3.2.4. Respuesta de la eficacia biológica ('fitness') a la agregación espacial.....	61
3.3. Resultados .....	61
3.3.1. Área de estudio .....	61
3.3.2. Distribución espacial .....	61
3.3.3. Experimento de transplante de plántulas .....	61
3.3.4. Respuesta de la eficacia biológica ('fitness') a la agregación espacial.....	61
3.4. Discusión .....	64

## Capítulo 4

4. ENRIQUECIMIENTO DEL SUELO Y ATENUACIÓN DE LA LUZ BAJO LA COPA DE ARBUSTOS EN AMBIENTES SEMIÁRIDOS .....	73
4.1. Introducción .....	74
4.2. Métodos .....	76
4.2.1. Sitio de estudio .....	76
4.2.2. Diseño experimental .....	77
4.2.3. Efecto de los arbustos vivos sobre las anuales: <u>Efecto Neto</u> .....	77
4.2.4. Efecto indirecto de los arbustos sobre las anuales: <u>Suelo y Copa</u> .....	77
4.2.5. Respuesta de las plantas anuales .....	79
4.2.6. Características del microclima y del suelo .....	80
4.3. Resultados .....	81
4.3.1. Características del microclima y del suelo .....	81
4.3.2. Efecto de los arbustos vivos sobre las anuales: <u>Efecto Neto</u> .....	84
4.3.3. Efecto indirecto de los arbustos sobre las anuales: <u>Suelo y Copa</u> .....	84
4.3.4. Efecto de los arbustos sobre <i>Erodium</i> : <u>Efecto Neto</u> .....	85
4.3.5. Efectos indirectos de los arbustos sobre <i>Erodium</i> : <u>Suelo y Copa</u> .....	85
4.4. Discusión .....	86
4.4.1. Comunidad de anuales .....	87
4.4.2. Funcionamiento de <i>Erodium</i> .....	90
4.5. Conclusiones .....	91

## Capítulo 5

5. INTERACCIÓN MUTUALISTA ENTRE DOS ESPECIES DE ARBUSTO EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO .....	101
5.1. Introducción .....	102
5.2. Métodos .....	104
5.2.1. Área de estudio .....	104
5.2.2. Distribución espacial .....	105

5.2.3. Efecto específico de los vecinos .....	106
5.2.4. Determinación de la herbivoría .....	106
5.2.5. Análisis de nutrientes .....	107
5.2.6. Análisis estadístico .....	107
5.3. Resultados .....	107
5.3.1. Distribución espacial .....	107
5.3.2. Efecto específico de los vecinos .....	107
5.3.3. Herbivoría .....	109
5.3.4. Contenido de N y P foliar .....	110
5.4. Discusión .....	110
<b>Discusión general</b> .....	<b>117</b>
<b>Conclusiones</b> .....	<b>121</b>
<b>Bibliografía</b> .....	<b>123</b>

## INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

*El mundo está hecho  
de interacciones recíprocas*

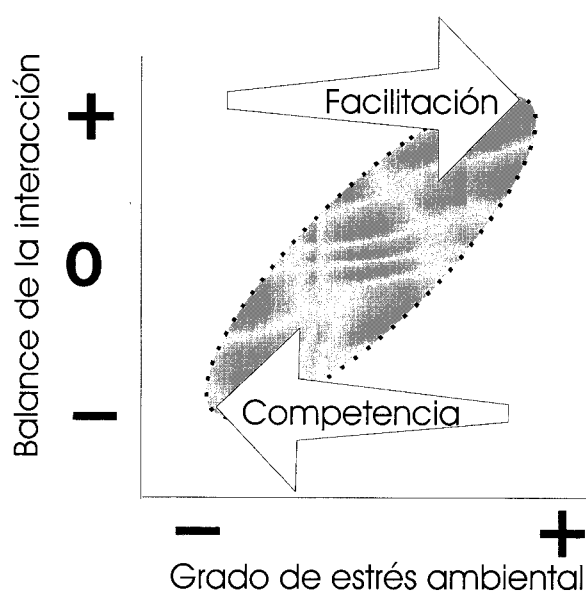
Husserl

### Introducción

La interacción entre plantas es un factor importante en la organización y funcionamiento de las comunidades vegetales, sobre las que además influye el medio físico y la capacidad de dispersión de las especies (Roughgarden & Diamond 1986). Competencia y facilitación son interacciones de signo opuesto que se dan entre plantas vecinas, de forma que cuando compiten se afectan negativamente y cuando se facilitan lo hacen positivamente. Históricamente, la competencia ha sido la interacción más estudiada, lo que ha influido en que se considerara como la interacción predominante en las relaciones entre plantas, determinando la estructura, dinámica y productividad de las comunidades vegetales (Connell 1983, Schoener 1983, Fowler 1986, Goldberg & Barton 1992). El concepto individualista de las comunidades vegetales postula que las especies se distribuyen independientemente unas de otras,

interaccionando sólo a través de la competencia (Gleason 1926). El dominio del concepto individualista en la mayoría de los modelos ecológicos condicionó la escasez de estudios que analizaban las relaciones positivas entre especies. Las teorías de principios de siglo que consideraban a las especies como interdependientes, sobre todo en los procesos de sucesión (Clements 1916), perdieron pronto interés frente al concepto individualista. Pero en los últimos años numerosos trabajos han demostrado que las relaciones positivas entre plantas son frecuentes (Hunter & Aarssen 1988, Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1997), observándose en ecosistemas que van desde la tundra (Carlsson & Callaghan 1991, Chapin *et al.* 1994) hasta los desiertos (Noble 1995, Aguiar & Sala 1994, Pugnaire *et al.* 1996), pasando por zonas templadas y tropicales (Marañón & Bartolome 1993, Shunway 2000, Ganade & Brown 2002). La facilitación ha ganado aceptación frente a la competencia, y ahora se





**Figura 1.** Esquema de la variación del balance de la interacción con el grado de estrés ambiental. Competencia y facilitación actúan simultáneamente, pero su importancia varía en sentido inverso en el gradiente de estrés ambiental.

considera que ambas actúan simultáneamente, y es el balance entre ambas lo que condiciona que el resultado final sea negativo o positivo. Se ha sugerido que este balance se inclina hacia la competencia en ambientes más productivos y benignos, mientras que la facilitación predomina a medida que aumenta el estrés ([Figura 1], Callaway & Walker 1997, Pugnaire & Luque 2001, Callaway *et al.* 2002, Bertness & Ewan-chuk 2002).

Los estudios sobre facilitación se han centrado en especies de plantas anuales o herbáceas que se benefician de vivir bajo la copa de árboles o arbustos (Callaway *et al.* 1991, Vetaas 1992, Pugnaire *et al.* 1996a,b, Holzapfel & Mahall 1999, Schole and Archer 1999, Anderson *et al.*

2001). Especialmente comunes son los trabajos sobre el efecto de 'planta nodriza', por el que un árbol o arbusto facilita el reclutamiento y supervivencia de plántulas bajo su copa (Franco & Nobel 1988, McAuliffe 1988, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Tewksbury & Lloyd 2001). El efecto de la interacción entre plantas de morfología similar, como arbustos, ha sido mucho menos estudiado. En zonas áridas y semiáridas los arbustos son muy importantes en la organización y funcionamiento del ecosistema, ya que su presencia en zonas de baja cobertura vegetal contribuye a la heterogeneidad de condiciones del sistema, lo que fomenta su diversidad y productividad (Polis 1991). Además, el ser en ocasiones las únicas estructuras vegetales capaces de perdurar en estos sistemas tan inestables les hace influir en los procesos abióticos, modelando el medio físico y el funcionamiento de la vegetación herbácea (Whitford 2002).

La estructura de una comunidad vegetal depende de las interacciones entre las especies que la componen (Diamond 1975, Roughgarden & Diamond 1986). Así, cuando entre las especies predominan interacciones débiles o neutras, la comunidad estará poco estructurada, es decir, las especies se distribuirán al azar unas respecto a otras. En cambio, si la competencia y/o la facilitación son importantes, éstas fuerzas

estructurarán la distribución de las especies. Los estudios de la estructura de comunidades se han fijado sobre todo en la competencia como interacción determinante de la estructura (Diamond 1975, Weiher & Keddy 1999) eludiendo el papel de las relaciones positivas. Pero en sitios con condiciones abióticas adversas, donde se ha visto que la facilitación es común entre plantas, estas interacciones positivas se pondrán de manifiesto en la estructura de la comunidad. Así, el análisis de la estructura podría aportar evidencias indirectas de la ubicuidad de la facilitación. Estas evidencias indirectas pueden a su vez ser probadas con medidas directas de la intensidad de la interacción entre especies. En esta tesis se analizan estas ideas, estudiando en el Capítulo 1 la estructura de 7 comunidades vegetales de sitios en condiciones ambientales más o menos limitantes, y midiendo la respuesta directa de las especies a la interacción con plantas vecinas.

Las plantas modifican las condiciones ambientales del sitio en el que viven, ya sea consumiendo agua y nutrientes, dando sombra y protección con su copa, o acumulando hojarasca y restos animales bajo sus ramas. Así, cuando las condiciones ambientales son desfavorables, las modificaciones producidas por una planta pueden mejorar la vida de plantas vecinas, siendo este beneficio mayor que el efecto

negativo de la competencia (Callaway *et al.* 2002). En sitios poco fértiles, se ha observado con frecuencia el enriquecimiento del suelo bajo la copa de árboles y arbustos (Garner & Steinberger 1989, Callaway *et al.* 1991, Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996, Gallardo *et al.* 2000, Marañón *et al.* 2002). Además, en zonas áridas y semiáridas muchas plantas disminuyen las temperaturas extremas de los suelos sin vegetación (Nobel 1984, Franco & Nobel 1989, Valiente-Banuet *et al.* 1991). Numerosos estudios han descrito éstos y otros cambios que los árboles y arbustos provocan en su entorno, pero son más escasos los trabajos que determinan el efecto específico que estas modificaciones tienen sobre otras plantas vecinas (pero ver Moro *et al.* 1997, Anderson *et al.* 2001). Identificar estos efectos es crucial para determinar los mecanismos que dirigen la interacción entre las especies, y conocer así cómo estos factores influyen en el balance entre competencia y facilitación.

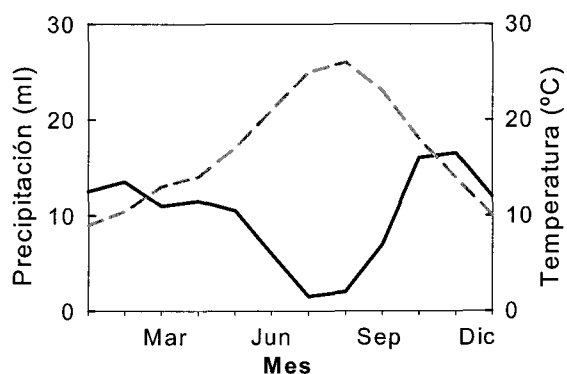
Los mecanismos de interacción son numerosos y específicos, dependiendo de las características de las especies implicadas y del medio en que el viven (Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1997). Por ejemplo, se sabe que en marismas salinas la oxigenación de los substratos inundados y la disminución de la salinidad gracias al sombreado son determinantes en la

facilitación de unos especies por otras (Bertness 1994, Hacker & Bertness 1996). Por otro lado, en el ártico se ha visto que la protección frente al viento es un mecanismo importante de facilitación entre especies (Carlsson & Callaghan 1991). En zonas secas el aumento de la fertilidad del suelo por algunas plantas es con frecuencia beneficioso para la vegetación asociada (Callaway 1995, Facelli & Brock 2000). En cambio, el efecto de la sombra es más variable, siendo positivo cuando mejora las temperaturas extremas sin limitar la capacidad fotosintética (Belsky 1994, Shunway 2001), y negativo cuando la luz incidente limita la asimilación de carbono (Forseth *et al.* 2001) o aumenta los efectos de la sequía, dando lugar a una 'sombra seca' perjudicial (Valladares & Pearcy 2002).

Parece así que para profundizar en el conocimiento de las interacciones entre especies, se requieren estudios específicos sobre los mecanismos implicados. Para esto es importante considerar las respuestas fisiológicas de las especies a las interacciones, ya que el balance entre las funciones de la planta determina su supervivencia, crecimiento y reproducción. Además, como el balance de la interacción depende de las condiciones abióticas del medio, es importante incluir la variación climática y

estacional para obtener un resultado integrador de las interacciones.

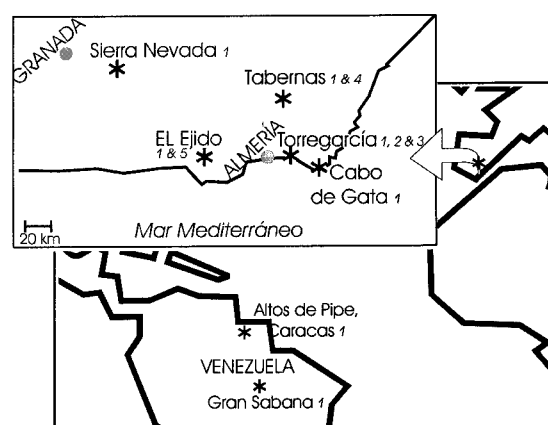
La asociación espacial entre las especies se considera una evidencia indirecta de las relaciones positivas entre ellas (Callaway 1995). Numerosos estudios en ecosistemas de todo el mundo han inferido la existencia de facilitación a partir de la asociación espacial entre las especies (Went 1942, Fowler 1988, McAuliffe 1988, Haase *et al.* 1996, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998). Pero las asociaciones espaciales pueden tener origen en factores abióticos variables en el espacio que crean micrositos favorables. Es decir, puede ser que las condiciones que favorecen a las plantas vecinas no estén originadas por la planta focal en sí, sino que sean resultado de la heterogeneidad espacial del sitio. Por esto es interesante relacionar la distribución espacial de las especies con las consecuencias ecológicas de esta distribución,



**Figura 2.** Diagrama ombrotérmico de Tabernas (1967-1997). La línea discontinua representa la temperatura y la continua la precipitación.

analizando además la naturaleza biótica de los cambios entre micrositios. Por otro lado, si existe una relación entre la asociación de las especies en micrositios y la naturaleza biológica de éstos, entonces la distribución espacial de las especies puede reflejar el resultado de la interacción a largo plazo.

El sudoeste español es un área con clima semi-árido, donde la escasez e impredecibilidad de precipitaciones y las altas temperaturas (Figura 2), unidas a la pobreza de los suelos, constituyen un ambiente con condiciones adversas para la producción vegetal. Bajo estas condiciones se desarrollan comunidades vegetales muy diversas, con especies adaptadas a las restricciones del medio que se distribuyen irregularmente en una matriz de suelo con poca cobertura vegetal. En el desierto de Tabernas se ha descrito con detalle la existencia de relaciones positivas entre algunas de estas plantas, condicionadas en gran parte por el efecto facilitador de *Retama sphaerocarpa* (Pugnaire *et al.* 1996a,b, Moro *et al.* 1997, Pugnaire & Lázaro 2000). Así, de acuerdo con la hipótesis que postula el predominio de interacciones positivas en ambientes estresantes, los ecosistemas de Almería proporcionan un medio adecuado para el estudio de estas interacciones.



**Figura 3.** Mapa de los sitios de estudio de la tesis. Junto al nombre de cada sitio aparecen los números de los Capítulos donde se trata cada uno.

En esta tesis he planteado varias hipótesis con el objetivo general de probar la importancia de la facilitación en condiciones limitantes, analizando sus consecuencias para la comunidad de arbustos y los mecanismos que dirigen la interacción. Con este objetivo general he investigado la existencia de facilitación entre arbustos y sus consecuencias para la organización de la comunidad (Capítulo 1). Para ello se estudió la estructura de la comunidad en 7 ecosistemas con distinto grado de estrés ambiental, sitios donde la vegetación está en mayor o menor grado limitada por las condiciones del medio (Figura 3). En algunas de las comunidades estudiadas en el Capítulo 1, donde se encontró el predominio de relaciones positivas, se analizó con detalle los mecanismos que las determinan, la relación entre asociación espacial y facilitación entre especies, y su variación temporal y funcional (ver sitios de estudio en el mapa de la

Figura 3). En el Capítulo 2 el objetivo fue relacionar la asociación espacial entre especies con la creación de 'islas de recursos' por una de estas especies, viendo cómo el efecto potencialmente positivo de las 'islas de recursos' está influido por las variaciones temporales del medio y del funcionamiento de cada especie. La relación entre patrón espacial y procesos ecológicos fue el objetivo del Capítulo 3, profundizando en el efecto que la agregación espacial tiene para la eficacia biológica ('fitness'). El estudio de los mecanismos responsables del efecto positivo de arbustos sobre la productividad de anuales en el desierto, enfocado en efectos del suelo y de la copa, se abordó en el Capítulo 4. El Capítulo 5 se centra en las consecuencias funcionales que cada una de dos especies de arbusto asociadas tiene sobre su vecino, mecanismos que pueden hacer de la interacción entre los dos arbustos una facilitación bidireccional, o mutualismo.

# Capítulo 1

---

## ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD, INTERACCIONES POSITIVAS Y ESTRÉS AMBIENTAL

### Resumen

La estructura de la comunidad vegetal contiene información que relaciona los patrones espaciales y los procesos ecológicos. Hemos analizado la estructura de siete comunidades de plantas con diferentes niveles de estrés ambiental y distribución general en mosaico, y hemos usado esta evidencia indirecta junto con datos directos acerca de las interacciones entre especies, para identificar procesos que forman las comunidades. Las comunidades seleccionadas incluyeron cuatro hábitats semiáridos distintos en el Sudeste Peninsular, un sistema alpino en la Sierra Nevada y dos sitios en Venezuela, un hábitat alterado en el margen de un bosque nublado de montaña cerca de Caracas (Altos de Pipe) y otro en un matorral esclerófilo en la Gran Sabana, 2000 Km al Sur de Caracas, en la meseta de Guayana. Encontramos un predominio de interacciones positivas en cinco de las siete comunidades estudiadas. Los cuatro sitios bajo régimen semiárido en el SE de España y el matorral esclerófilo en la Gran Sabana (Venezuela) mostraron un alto grado de asociaciones positivas entre pares de especies. De las otras dos comunidades una pareció estar estructurada tanto por interacciones positivas como negativas, mientras que éstas últimas interacciones fueron las más importantes en la comunidad de los Altos de Pipe. En general, nuestros resultados muestran que las comunidades bajo estrés ambiental tienden a estar estructuradas por interacciones positivas, y que la aparición de una especie dominante benefactora en una mancha de vegetación incrementa extraordinariamente la diversidad de especies en comparación con los espacios entre arbustos circundantes. Nuestros datos muestran también que cuanto más estructurada está la comunidad, más intensas son las interacciones entre las plantas, y que la interdependencia de especies es una característica de los ambientes inhóspitos.

## Introducción

El porqué ciertas especies están en un sitio determinado es una cuestión muy debatida en ecología de las comunidades (Gotelli & McCabe 2002). Las especies en una comunidad local son extraídas del ‘pool’ de especies regional, constituyendo un subset de este pool. Este subset está modelado por el ambiente físico, que limita la ocurrencia de las especies, y por los rasgos dispersivos, que limitan la disponibilidad de propágulos. (Roughgarden & Diamond 1986, Morin 1999). Una vez dentro de una comunidad, las especies pueden estar dispuestas al azar (Wilson *et al.* 1992) o de otro modo mostrar una organización estructurada (Diamond 1975, Drake 1990, Keddy 1992). Cuando las comunidades están estructuradas, se dice que las interacciones entre las especies son el factor responsable de esta organización (Diamond 1975, Case & Sidell 1983, Wilson & Whittaker 1995), y el proceso de selección causado por estas interacciones es lo que se llaman “reglas de ensamblado” (*assembly rules*) (Keddy 1992). Las interacciones competitivas fuertes y débiles (Diamond 1975, Toffs & Silvertown 2002), los “*guilds*” (Brown 1988), la predación (Morin 1999), y la secuencia en la llegada de especies (Drake 1991) han sido identificados entre las reglas

responsables de la estructura de la comunidad. La existencia de estas reglas implica una estrecha interacción entre las especies en la comunidad, y por tanto, algún tipo de interdependencia entre ellas. Estos procesos se oponen al concepto individualista, que asume que la independencia de las especies en comunidades, donde su ocurrencia es considerada un mero evento al azar (Gleason 1926). Esta visión individualista subyace la síntesis moderna de ecología de las comunidades, que sólo considera los efectos de las relaciones competitivas y estocásticas en la estructura de las comunidades (Crawley 1997, Toffs & Silvertown 2002), mientras elude la influencia potencial de la interdependencia entre especies. Hasta recientemente, las interacciones positivas han sido poco representadas entre las fuerzas modelando las comunidades vegetales (Callaway 1997, Stachowicz 2001, Callaway *et al.* 2002, Cardinale *et al.* 2002), con la facilitación siendo escasamente referida entre las reglas que determinan la composición de especies. Sin embargo, sería razonable considerar a la facilitación entre las fuerzas que dirigen la organización de las comunidades, especialmente en ambientes severos donde parece que estas interacciones positivas son predominantes (Callaway *et al.* 2002).

En las comunidades que se desarrollan en condiciones físicas adversas las plantas se distribuyen frecuentemente en manchas de vegetación rodeadas de suelo desnudo o de escasa cobertura, como en los desiertos y zonas semiáridas (Schlesinger *et al.* 1996, Aguiar & Sala 1999), en la vegetación ártica o alpina (Brooker & Callaghan 1998, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998), y otros sistemas inhóspitos (Callaway 1995). El mosaico de manchas mono- y multiespecíficas en una matriz de suelo desnudo ha sido frecuentemente presentada como evidencia de las relaciones positivas entre plantas (Haase *et al.* 1997, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998, Eccles *et al.* 1999). Esta distribución puede utilizarse para explorar la estructura de la comunidad, ya que las especies pueden estar dispuestas al azar entre manchas, o de otro modo seguir reglas que confieran a la comunidad con cierta estructura.

El uso de los modelos nulos elaborados con la distribución de las especies es la forma más eficaz de revelar la existencia de estructura en una comunidad (Harvey *et al.* 1983). Aunque el patrón por sí sólo no revela los mecanismos que configuran la comunidad, es una herramienta útil para la búsqueda de procesos (Silvertown & Wilson 1994). Por lo tanto, combinar las evidencias indirectas de la

distribución de las especies, con datos experimentales directos sobre la intensidad de las interacciones, constituye un modo riguroso de analizar las comunidades vegetales, y proporciona información fiable sobre la relación entre los patrones espaciales y los procesos ecológicos.

En este estudio se analizó la estructura de siete comunidades vegetales bajo diferente grado de estrés ambiental y con distribución espacial en agregado, y se utilizó estas evidencias indirectas junto con datos directos de las interacciones entre especies para identificar los procesos que modelan la comunidad de plantas.

En particular, investigué el efecto de la severidad ambiental en la estructura de la comunidad, hipotetizando que:

- i. Cuanto más estructurada está una comunidad, más intentas son las interacciones entre plantas.
- ii. Que la facilitación será el factor principal estructurando estas comunidades.

Para probar estas hipótesis analicé cinco aspectos de la estructura de la comunidad, que se refieren al grado de asociación entre especies, al cambio en la varianza de la riqueza de



especies en las manchas, al patrón de anidado y ajedrezado, y finalmente, a las funciones de incidencia. En comunidades no estructuradas, la asociación entre pares de especies será neutra (centrada alrededor de cero), con asociaciones más o menos positivas o negativas que las esperadas de una distribución al azar. Por el contrario, la intensidad de las asociaciones positivas o negativas entre especies proporcionará información sobre la influencia relativa de la facilitación y la competencia (Wilson 1987). Además, en comunidades no estructuradas, la varianza de la riqueza de especies en las manchas será aproximadamente constante, y no diferirá de la de una composición de especies al azar. Una varianza significativa puede indicar un límite en el número de especies que pueden coexistir localmente (si hay menos varianza de la esperada al azar), o un efecto facilitador (si hay un aumento en la varianza, Wilson *et al.* 1995). El grado de anidado puede informar sobre el determinismo en el orden de colonización por las especies, y sobre la presencia de especies que tienden a ocurrir en manchas ricas o pobres en especies (Wilson 1988, Loo *et al.* 2002). La tendencia de las especies a ser mutuamente excluyentes puede ser sugerida por el patrón de ajedrezado (Stone & Roberts 1990). Por último, las funciones de incidencia pueden medir la tendencia de las

especies a estar confinadas a manchas de un determinado tamaño o riqueza de especies (Whittam & Siegel-Causey 1981).

Para analizar la intensidad de las interacciones, también medí experimentalmente la respuesta directa de los arbustos a la presencia de vecinos, representando esta respuesta como un índice de interacción entre especies que va desde  $-1$  (máxima competencia) a  $+1$  (máxima facilitación), y tiene el centro en  $0$  (interacción neutra).

## Métodos

### Sitios de estudio

Este estudio se realizó en siete comunidades que diferían en productividad, riqueza de especies, y grado y fuente de estrés. Las comunidades seleccionadas en el sudeste peninsular incluían tres sistemas costeros: uno dominados por un arbusto (*Ziziphus lotus*), otro por una palma (*Chamaerops humilis*), y un matorral dominado por *Maytenus senegalensis* spp *europaea*; un desierto interior dominado por *Hammada articulata*, y un sistema alpino en Sierra Nevada. Dos sitios estaban en Venezuela, uno en un herbazal secundario en el margen perturbado de un bosque nublado próximo a Caracas (Altos de Pipe) y otro

**Tabla 1.** Localización y características principales de las comunidades estudiadas

Localización	Geografía	Arbusto focal dominante	Tipo de comunidad	elevaciónm	Prec. mm.	Min. T°	Max. T°	Mean T°
Altos de Pipe	N Venezuela 8° 00' N 60° 00' W	<i>Eupatorium amigdalum</i>	Herbazal secundario tropical	1750	1000	-	-	18
Cabo de Gata	SE España 36° 43' N 2° 11' W	<i>Chamaerops humilis</i>	Cordillera costera semiárida	40	157.4	15.4	23.1	19.5
El Ejido	SE España 36° 47' N 2° 45' W	<i>Maytenus senegalensis</i>	Llanura costera semiárida	85	316.6	14.5	22.1	18.3
Gran Sabana	N Venezuela 5° 35' N 61° 43' W	<i>Humiria balsamifera</i>	Matorral elevado tropical	1080	2428.4	19.9	21.4	20.6
Sierra Nevada	SE España 37° 00' N 3° 18' W	<i>Cytisus purgans</i>	Cordillera sub-alpina	2400	729.8	5.4	18.6	8.5
Tabernas	SE España 37° 03' N 2° 23' W	<i>Hammada articulata</i> <i>Atriplex glauca</i>	Desierto semiárido	490	220.8	11.0	24.8	17.9
Torregarcía	SE España 36° 50' N 2° 23' W	<i>Ziziphus lotus</i>	Llanura costera semiárida	20	189.5	14.0	23.0	18.5

en un matorral esclerófilo en la Gran Sabana, a 2000 km al sur de Caracas en la meseta Guyana. Todos, excepto la comunidad alpina, eran de temperaturas cálidas, con temperaturas medias anuales cercanas o superiores a los 18°C. La precipitación anual oscila entre alrededor de 150 mm en Cabo de Gata y los casi 2500 mm en la Gran Sabana, con un gradiente de elevación de entre 20 y 2400 m (Tabla 1).

Todas las comunidades presentaban un patrón en el que manchas de vegetación se encuentran entremezcladas con una matriz con escasa cobertura vegetal, excepto en los Altos de Pipe, donde los espacios entre arbustos esta-

ban ocupados por hierbas. Todos los sitios estaban caracterizados por alguna condición de estrés. Los sitios en la región semiárida del SE peninsular tienen bajo precipitación media anual (Tabla 1) y están sometidos a fuertes déficits hídricos y altas temperaturas durante los cuatro meses al año. Las comunidades semiáridas ocupan áreas con pobre calidad del suelo y frecuentemente, bajo una alta presión de herbívoros (Peinado *et al.* 1992). Los matorrales alpinos de Sierra Nevada soportan temperaturas extremas en invierno y déficit hídrico en verano, además del viento desecante, alta radiación estival, y una intensa herbivoría. El herbazal secundario de Venezuela está sujeto a fuegos recurrentes cada 2-

3 años que destruyen la vegetación y la hojarasca del suelo, manteniendo bajos niveles de nutrientes. Los matorrales esclerófilos de la Gran Sabana están también sujetos a fuegos recurrentes y ocupan suelos pobremente desarrollados en arenas blancas bajas en nutrientes, y sufren limitación hídrica durante la estación seca (Huber 1986, 1995).

#### Estructura de la comunidad

Se recogió la composición en especies en cada mancha (uno o más arbustos rodeados de suelo desnudo o escasa vegetación) encontrada a lo largo de un número de transectos paralelos. Los transectos fueron repetidamente dispuestos y muestreados hasta que aproximadamente 1000 manchas fueron medidas, aunque en Sierra Nevada y en el herbazal secundario de Venezuela sólo se muestrearon 400 manchas. Los transectos fueron separados 20 metros en sitios con manchas grandes, y 5 metros en sitios con manchas pequeñas (arbustos almohadillados en Sierra Nevada y arbustos en regeneración en el herbazal secundario de Venezuela). Sólo se consideraron especies arbustivas en nuestras medidas, y estos que aparecieron en menos de 5 manchas fueron omitidos del análisis.

Se estudiaron cinco aspectos de la estructura de la comunidad usando diferentes índices. La significación estadística de los test se elaboró mediante randomización, ya que el algoritmo de modelo nulo ha sido indicado como el más apropiado para el analizar este tipo de datos (Gotelli 2000). Cada índice fue primero calculado con los datos observados. Después, los datos originales fueron aleatorizados para obtener 1000 matrices simuladas, y el índice fue calculado otra vez para cada una de ellas. La significación se obtuvo como la proporción de valores (de las 1000 aleatorizaciones) que eran más extremas que el valor observado, multiplicada por dos para un test de doble cola. En cada matriz se calcularon los índices como se describe más abajo.

#### *Asociación entre especies*

El test de asociación determina si la distribución de asociaciones positivas y negativas difiere de la esperada si las especies co-ocurrieran al azar. El método utiliza como índice de asociación la diferencia entre el número de ocurrencias observado entre cada par de especies y el número esperado de la suma sobre todas las probabilidades de ocurrencia de cada par de especies. El índice es la proporción de valores de asociación en un rango particular. La distribución de las espe-

cies se representa como una matriz bidimensional donde cada columna es una especie, cada fila una mancha, y por lo tanto, cada elemento referenciado representa la presencia/ausencia de una especie determinada en una mancha determinada. El modelo nulo mantiene constante la frecuencia de especies observada y la riqueza de especies por mancha; la randomización sólo afecta la ocurrencia de especies en manchas según el algoritmo de Wilson (1987).

#### *Varianza de la riqueza de especies*

El índice es la varianza de la riqueza de especies entre manchas, que es una prueba útil para determinar si las interacciones entre especies están limitando el número de especies que pueden coexistir (Gotelli 2000), es decir, si hay un límite al número de especies que pueden coexistir localmente. El modelo nulo mantiene el número observado de las ocurrencias de especies, pero cambiándolas al azar entre manchas (Wilson *et al.* 1995, Gotelli 2000). Una varianza menor a la esperada puede resultar si las especies se excluyen unas a otras dentro de una mancha. Por otro lado, facilitación entre las especies pueden resultar en una varianza mayor de la esperada.

#### *Anidado*

Una comunidad anidada se define por el grado en el que la composición de especies en un sitio pobre en especies es un subconjunto de la composición en sitios más ricos. Las ocurrencias están perfectamente anidadas si la composición de una determinada mancha incluye todas las especies de manchas más pobres. El índice de anidado se calculó como el índice  $N$  (Wilson 1988), que toma el valor 1.0 en una matriz completamente anidada; un  $N$  mayor que cero indica una comunidad más anidada que lo esperado al azar, mostrando que las manchas son colonizadas en un orden determinado. El modelo nulo fija la ocurrencia de las especies (totales de las columnas) al valor observado, como recomiendan Silvertown y Wilson (1994) y Jonsson (2002).

#### *Ajedrezado*

En un patrón ajedrezado la distribución de las especies es exactamente complementaria (es decir, o una especie está presente o la otra, pero nunca ambas coinciden). En este caso, la matriz de especies por manchas parecerá idealmente como un tablero de ajedrez. Stone y Roberts (1990) proporcionan un índice para el grado de ajedrezado. El modelo nulo mantiene la frecuencia de las especies fijada al

observado (Gotelli 2000). El ratio entre el índice observado y esperado será 1 para el modelo nulo. La ocurrencia de la distribución en ajedrezado muestra la exclusión mutua entre las especies, lo que sugiere interacciones competitivas (Diamond & Gilpin 1982, Gotelli 2000).

### *Función de incidencia*

Las funciones de incidencia examinan el rango de tamaño de manchas en las que ocurren las especies. Algunas especies pueden ocurrir sólo en manchas grandes, otras en manchas de tamaño mediano, y otras sólo en manchas pequeñas. El número de especies, sin embargo, se ve con frecuencia como una medida de la capacidad biológica mejor que el tamaño físico de la mancha (Whittan & Siegel-Causey 1981, Wilson *et al.* 1992, Silvertown & Wilson 1994), y en este sentido es utilizado en este estudio. Se aplicó el test de Whittan y Siegel-Causey (1981) para ver si la especie muestra una tendencia a aparecer en manchas más pobres o ricas relativo a la tendencia del grupo de las especies en conjunto.

### *Interacción entre vecinos*

En cada comunidad se seleccionaron varias especies que estaban presente tanto en man-

**Tabla 2.** Especies y variables medidas en cada sitio con las que se estimó el efecto de la interacción.

Localización	Especie	Peso de la planta	Peso del tallo	Peso de la hoja	Éxito reproductivo
Altos de Pipe	no data				
	<i>Asparagus horridus</i>	×			
	<i>Lavandula multifida</i>	×			
	<i>Teucrium spp</i>	×			
Cabo de Gata	<i>Thymus hyemalis</i>	×			
	<i>Arisarum spp.</i>				×
El Ejido	no data				
Gran Sabana	<i>Arenaria pugens</i>	×			
	<i>Arenaria armerina</i>	×			
	<i>Hormatophylla spinosa</i>	×			
	<i>Thymus serpylloides</i>	×			
Sierra Nevada	<i>Salsola papilosa</i>	×			
	<i>Launaea fragilis</i>	×			
Tabernas	<i>Asparagus albus</i>				×
	<i>Ballota hirsuta</i>		×		×
	<i>Salsola oppositifolia</i>		×		
	<i>Lycium intricatum</i>		×		
	<i>Phagnalon saxatile</i>	×			
	<i>Erodium malacoides</i>	×			
	<i>Reichardia sp</i>	×			
Torregarcía					

chas como en claros, y el efecto de los vecinos se determinó comparando el funcionamiento de la planta en ambos grupos de individuos. Se eligieron individuos pareados para minimizar la heterogeneidad espacial, así se eligió una planta en el claro y otra planta pareada en una mancha adyacente. En Sierra Nevada el efecto de los vecinos se determinó eliminando los vecinos en los 15 cm alrededor de las plantas y comparando su funcionamiento al de pares control en manchas después de dos estaciones de crecimiento (Callaway *et al.* 2002).

El funcionamiento de la planta se midió como biomasa aérea para arbustos pequeños y hier-

bas, y como crecimiento (peso) de tallos, y/o éxito reproductivo en arbustos de mayor tamaño (Tabla 2).

Estimamos el efecto de los vecinos mediante el cálculo del Efecto Relativo de Vecinos (Relative Neighbour Effect) (Markham &

Chanway 1996):

$$RNE = \frac{Bp - Bo}{\max(Bp, Bo)}$$

donde Bp y Bo son los pesos de la plantas viviendo en manchas y en los claros, respectivamente. El índice es simétrico alrededor de cero (interacción no significativa), y está li-

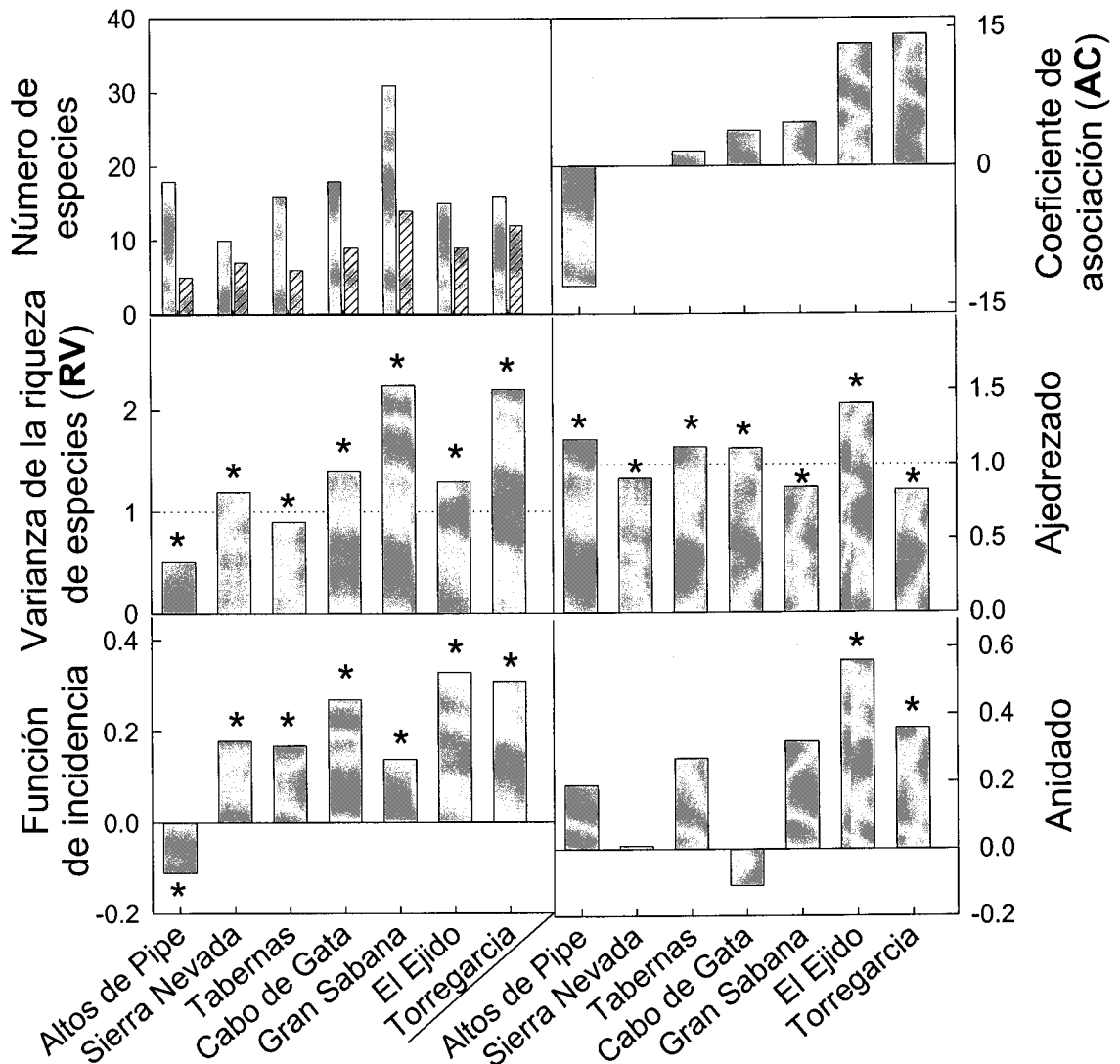


Figura 1. Índices de la estructura de la comunidad detectados de la ocurrencia de las especies en la matriz de especies por manchas. a. Riqueza de especies b. Asociación entre especies c. Varianza de la riqueza de especies. d. Ajedrezado e. Anidado.

mitado por +1 (facilitación) y -1 (competencia) cuando el valor obtenido se multiplica por -1. Las diferencias entre hábitats se calcularon para cada par de especies en cada sitio. Se combinaron los índices de todas las especies que coexistían en un sitio. Este método proporciona una estima conservativa de las interacciones entre plantas, estandarizadas entre las especies, pero manteniendo la magnitud de la variación dentro de la especie.

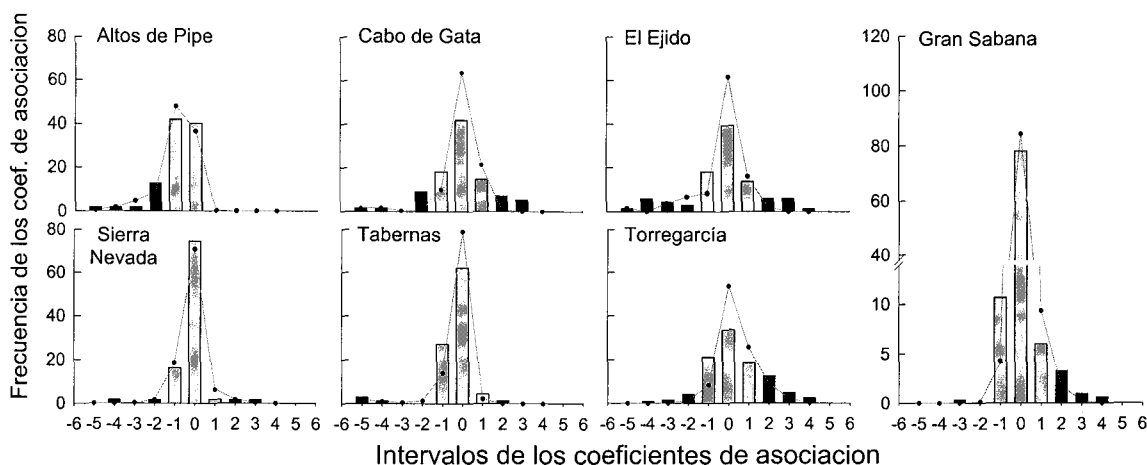
## Resultados

### *Estructura de la comunidad*

Además del rango de condiciones ambientales, las siete comunidades incluídas en nuestro estudio mostraron diferencias significati-

vas en su estructura, como evidencian los índices analizados de la estructura de la comunidad (Figura 1).

El número de especies de arbusto en cada comunidad osciló entre 10 en Sierra Nevada y 31 en la Gran Sabana, y no estaba relacionado con el número medio de especies por mancha, que varió entre 5 en los Altos de Pipe y 14 en la Gran Sabana ( $r = 0.49$ ,  $P < 0.1$ ). El número total de especies en la comunidad dependió de la temperatura media ( $r = 0.81$ ,  $P < 0.05$ ) y la precipitación ( $r = 0.80$ ,  $P < 0.05$ ), pero no se relacionó con la elevación. El número total de especies, pero no el número medio por mancha, se correlacionó con la oscilación de la temperatura ( $r = 0.88$ ,  $P < 0.01$ ).



**Figura 2.** Patrón de asociación entre especies en cada comunidad. Se muestra la distribución general de las asociaciones entre pares de especies (barras) y la distribución esperada según el modelo nulo (líneas). Las barras grises son los intervalos alrededor de cero y las barras negras positivas y negativas.

**Tabla 3.** Materia orgánica en el suelo (MO) y temperatura del aire (°C) en claros y bajo la copa de arbustos, y el índice de interacción (RNE) en las siete comunidades semiáridas y tropicales estudiadas.

Localización	MO en suelo en Claros	MO en suelos Bajo Copa	Temperatura en Claros	Temperatura Bajo Copas	Índice de Interacción
Altos de Pipe	1.12	1.12	-	-	-
Cabo de Gata	2.90	7.72	45.4	25.7	0.38*
El Ejido	2.13	13.79	-	-	0.68*
Gran Sabana	-	-	23.8	23.5	-
Sierra Nevada	1.31	1.31	-	-	0.13
Tabernas	0.52	1.21	41.4	27.3	0.33*
Torregarcía	0.51	1.29	39.4	27.7	0.31*

\* índice de interacción significativamente distinto de cero,  $P < 0.05$

### *Asociación entre especies*

La distribución de la asociación entre especies mostró un patrón similar en cinco de las siete comunidades. En éstas (Cabo de Gata, El Ejido, Gran Sabana, Tabernas, and Torregarcía) hubo menos asociaciones alrededor de cero de lo esperado al azar (Figura 2). En Sierra Nevada y el herbazal venezolano, por el contrario, las asociaciones alrededor de cero fueron más frecuentes de lo esperado, las asociaciones negativas significativas dominaron sobre las positivas en esta última comunidad. Sin embargo, en la mayoría de los sitios con asociaciones positivas también hubo asociaciones negativas. Se resumió el análisis

en cada sitio con un índice (Tabla 3) que combina la proporción de asociaciones positivas y negativas significativas, y la frecuencia de asociaciones en torno a cero, donde  $I_{ca} = [(asociaciones\ significativas > 1) - (asociaciones\ significativas < -1)] / (total\ de\ asociaciones\ significativas) \times 100$ . Este índice va desde 100 (todas las asociaciones positivas) hasta -100 (todas las asociaciones negativas), con 0 mostrando interacciones neutras.

### *Varianza de la riqueza de especies*

Cinco de las siete comunidades mostraron significativamente mayor varianza de la riqueza de especies que lo esperado bajo el modelo nulo (Figura 1), lo que sugiere que el



agrupamiento de las especies en sitios favorables. Sólo en la comunidad del desierto de Tabernas y en el herbazal secundario de Venezuela la varianza fue significativamente menor a la esperada, lo que sugiere una limitación en la habilidad de las especies a coexistir. Dos sitios, el matorral de *Ziziphus lotus* en Torregarcía y el matorral esclerófilo

en la Gran Sabana mostraron una varianza particularmente alta comparada con el resto de sitios. RV se correlacionó con el número medio de especies por mancha, pero no con el número total de especies en la comunidad, lo que sugiere que las comunidades más estructuradas son las más que tienen interacciones más fuertes.

GRAN SABANA	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14
<i>Humiria balsamifera</i>	-	-			+	+			+					
<i>Bonnetia sessilis</i>	-		+	+										
<i>Ilex retusa</i>	-	-						+	+					
<i>Clusia sp.</i>	-	-	-				+		+		+			
<i>Hirtella racemosa</i>	-						+							
<i>Temstroemia pungens</i>	-													
<i>Gongylolepis benthamiana</i>		-												
<i>Stomatochaeta condensata</i>					-									
<i>Euphronia guianensis</i>		+					-	-	-	-				
<i>Chamaecrista desvauxii</i>	+			-	-									
<i>Cybianthus duidae</i>	+													
<i>Comolia villosa</i>														
<i>Mandevilla benthamii</i>														
<i>Befaria sprucei</i>														

CABO DE GATA	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9
<i>Chamaerops hymilis</i>	-				+	+	+	+	+
<i>Asparagus albus</i>	-	-			+	+	+	+	+
<i>Ballota hirsuta</i>	-	-			+	+	+	+	+
<i>Brachipogon sp.</i>	-		+	+	+				
<i>Phlomis purpurea</i>	-			+					
<i>Asparagus horridus</i>	-					+	+		+
<i>Teucrium sp.</i>	+		+						
<i>Stipa tenacissima</i>		+			-	-	-	-	-
<i>Lavandula multifida</i>									+
<i>Thymus hyemalis</i>	+		-	-	-	-	-	-	-
<i>Genista sp.</i>									

TORREGARCIA	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
<i>Ziziphus lotus</i>	-	-	-			+	+	+	+	+		
<i>Piptaterium sp.</i>	-									+	+	+
<i>Rubia peregrina</i>	-					+	+	+	+	+		
<i>Lycium intricatum</i>	-					+	+	+	+			
<i>Asparragus albus</i>	-						+	+	+	+	+	+
<i>Ballota hirsuta</i>	-	-					+	+	+	+		
<i>Asparragus horridus</i>								+	+		+	
<i>Compositae sp.</i>	-		+				+		+			
<i>Launaea arborescens</i>	-		+	+								
<i>Carlina corimbosa</i>	-			+	+							
<i>Phagnalon saxatile</i>	-			+	+							
<i>Thymelea hirsuta</i>		+					-	-				
<i>Salsola oppositifolia</i>		+										
<i>Teucrium sp.</i>	+	-				-						
<i>Thymus hyemalis</i>	+		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lygeum spartum</i>	+			-	-	-	-	-	-	-	-	-

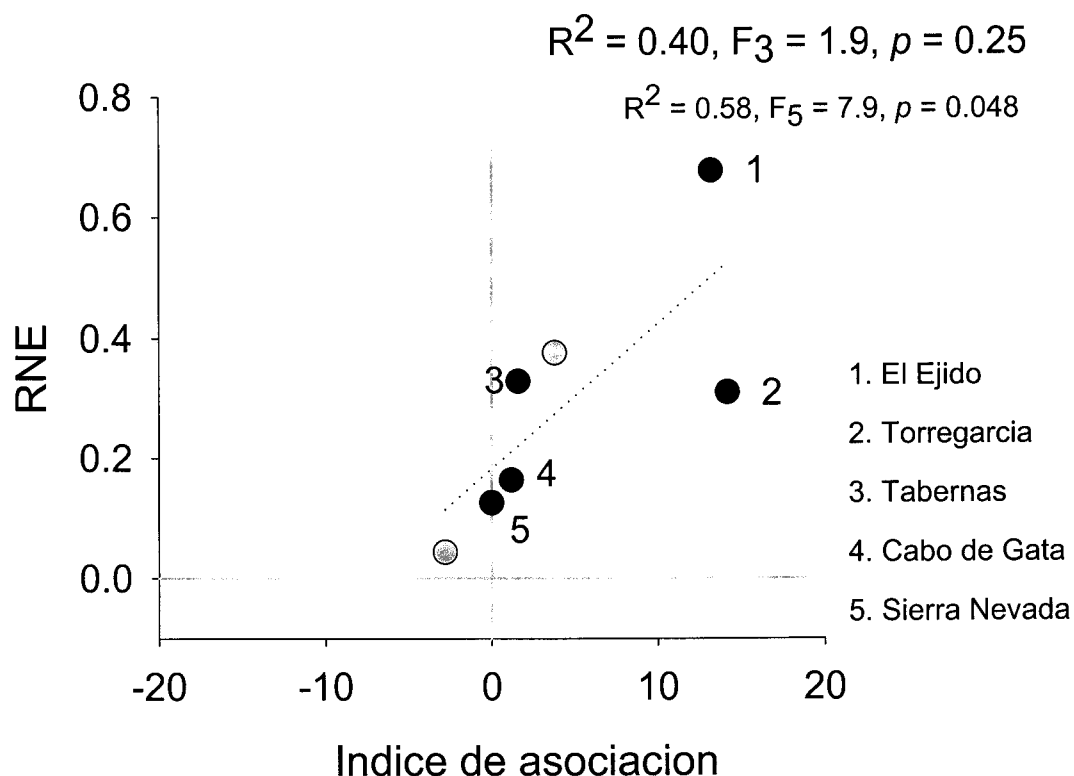
EL EJIDO	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9
<i>Maytenus europaeus</i>	-		+	+	+	+	+		
<i>Whitania frutescens</i>	-	+	+	+	+	+	+		
<i>Rhamnus lycioides</i>	-			+	+	+	+	+	+
<i>Lycium intricatum</i>	-	-		+	+	+	+	+	+
<i>Asparagus albus</i>	-		+	+	+	+	+		
<i>Ballota hirsuta</i>	-							+	+
<i>Ziziphus lous</i>	-								+
<i>Olea europaea</i>							+		
<i>Ruda sp.</i>								+	
<i>Salsola genistoides</i>	-	+							
<i>Helianthemum almeriense</i>		+							
<i>Thymelaea hirsuta</i>		+							
<i>Artemisia barrelieri</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Teucrium sp.</i>	+								
<i>Thymus hyemalis</i>									

TABERNAS	C1	C2	C3	C4	C5	C6
<i>Lycium intricatum</i>	-		+	+	+	
<i>Atriplex glauca</i>	-			+	+	
<i>Asparagus horridus</i>	-			+	+	
<i>Lygeum spartum</i>	-				+	
<i>Salsola papillosa</i>	-	+				
<i>Artemisia barrelieri</i>	-	+				
<i>Suaeda vera</i>						
<i>Hammada articulata</i>						
<i>Launaea arborescens</i>						
<i>Genista umbelata</i>		+				
<i>Salsola oppositifolia</i>	+	-	-	-	-	
<i>Frankenia corimbosa</i>	+	-				

ALTOS DE PIPE	C1	C2	C3	C4	C5
<i>Miconia virescens</i>	-			+	
<i>Desmodium barbatum</i>	-				
<i>Byrsonima crassiflora</i>					+
<i>Miconia rubiginosa</i>					
<i>Clidemia hirta</i>					
<i>Borreria capitata</i>					
<i>Eupatorium amigdalinum</i>					
<i>Psila trinervis</i>	+		-	-	-
<i>Psidium guineense</i>	+		-		

SIERRRA NEVADA	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
<i>Hormatophyla spinosa</i>	-	-		+	+		
<i>Compositae sp. (1)</i>	-				+		
<i>Thymus serpylloides</i>					+		+
<i>Arenaria pungens</i>							+
<i>Arenaria armerina</i>						+	
<i>Teucrium sp.</i>						+	
<i>Plantago sp.</i>			-	+			
<i>Compositae sp. (2)</i>				-	+		
<i>Senecio boissieri</i>	-						
<i>Cytisus purgans</i>							
<i>Festuca sp.</i>	+	+		-	-		

Figura 3. Funciones de incidencia en las siete comunidades seleccionadas. Un signo positivo indica una aparición mayor de la esperada en manchas de una determinada riqueza de especies, un signo negativo en menos de lo esperado en manchas de esa categoría, y ausencia de signo no diferencias significativas ( $\alpha = 0.05$ ).



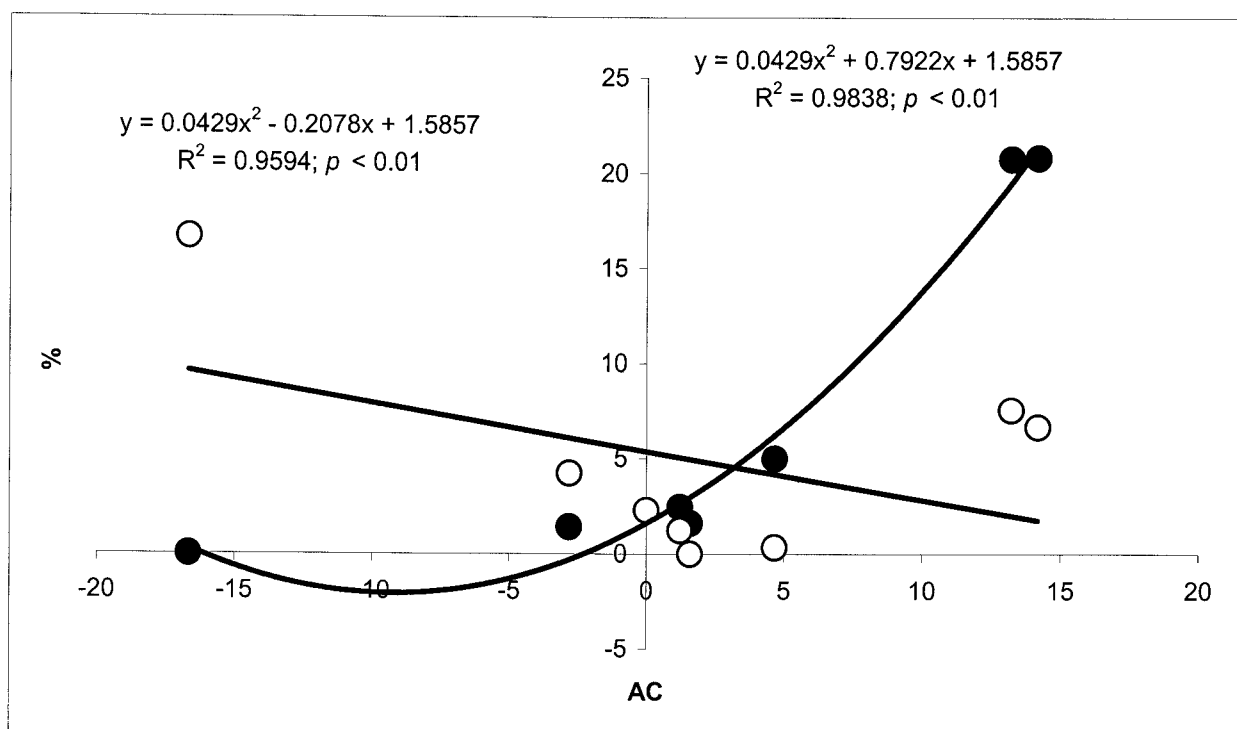
**Figure 4.** Relación entre el efecto relativo de los vecinos (RNE) y el índice general de asociación entre pares de especies en comunidades donde el efecto de la agregación fue medido experimentalmente. Los puntos sobre 0 en el índice de RNE indican facilitación. Los puntos grises corresponden a datos adicionales obtenidos en diferentes comunidades en la región de Cabo de Gata.

### Anidado

El matorral en Torregarcía y el matorral esclerófilo en la Gran Sabana fueron las únicas comunidades donde el índice de anidado fue significativo (Figura 1). Las manchas en estas dos comunidades fueron colonizadas de una forma ordenada. Manchas pequeñas incluyeron sólo especies encontrados en claros, como *Teucrium* sp, *Thymus hyemalis*, y *Lygeum*

*spartum* en Torregarcia y *Chamaecrista desvauxii* y *Cybianthus duidae* en Gran Sabana. Estas especies se encontraron más raramente en manchas con *Salsola oppositifolia*, *Thymelea hirsuta*, o *Launaea arborescens* en Torregarcia y con *Euphorbia guianensis* en Gran Sabana. Después otras especies llegan a la mancha, pudiendo incluir o no las especies colonizadoras tempranas.

### Ajedrezado



**Figura 5.** Relación entre la proporción de las interacciones positivas (puntos negros) y negativas (puntos blancos) entre pares de especies, con el índice CA.

La tendencia de las especies a ser mutuamente excluyentes fue significativa en cuatro de las 7 comunidades, tres en el semiárido (El Ejido, Cabo de Gata y Tabernas), más el herbazal venezolano (Figura 1). Las comunidades en Torregarcía, Gran Sabana y Sierra Nevada mostraron un grado de ajedrezado menor al esperado, es decir las especies fueron menos mutuamente excluyentes de que en el modelo nulo.

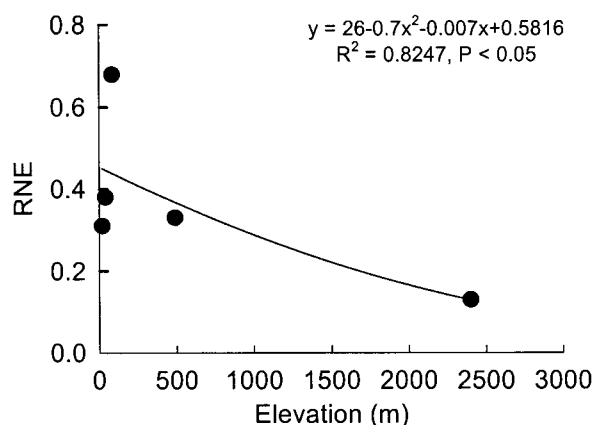
#### *Funciones de incidencia*

Todas las comunidades difirieron significativamente de el patrón esperado al azar (Figura

3) según el número de especies por mancha (test Chi cuadrado para cada sitio  $p < 0.0001$ ). Hubo varias especies que aparecían significativamente en manchas pobres (con una o más especies) y otras especies que ocurrieron más de lo esperado en manchas ricas (4 especies o más). Las especies que mostraron una preferencia por manchas ricas en especies (es decir, presentes en más de una categoría de riqueza) estuvieron presentes en todas las categorías superiores. El patrón general fue que pocas especies aparecieron más de lo esperado en manchas pobres y muchas especies ocurrieron en manchas ricas (Figura 3). Sólo el herbazal de Venezuela (Altos de Pipe) tuvo un alto número de especies ten-

diendo a aparecer aislados. Cuando las manchas aparecían ocupadas por una especie dominante, como *Maytenus senegalensis* o *Whitania frutescens* en El Ejido, *Chamaerops humilis* en Cabo de Gata, *Ziziphus lotus* en Torregarcía, *Lycium intricatum* en Tabernas, *Bonetia sesilis* y *Humiria balsamifera* en la Gran Sabana, el número de especies en esa mancha aumentó en gran medida (Figura 3). Cuando la dominancia no es tan clara, como en Sierra Nevada o Altos de Pipe, el número de especies es menor.

Para resumir las funciones de incidencia de cada comunidad, se calculó un índice (Figura 1), que va desde +1 (máxima agregación de las especies en manchas ricas) hasta -1 (máximo aislamiento de las especies).



**Figura 6.** Relación entre el índice del efecto relativo de los vecinos (RNE) y la elevación para las cinco comunidades donde RNE fue determinado.

$$IF = \frac{[(\text{número de especies significativamente en manchas} > 4 \text{ spp}) - (\text{número de especies significativamente en manchas de 1 spp})]}{(\text{número total de especies})}$$

Este índice (Figura 1) muestra como las comunidades de El Ejido, Torregarcía y Cabo de Gata tuvieron las frecuencias más altas de especies ocurriendo en manchas ricas, mientras Altos de Pipe tuvo la frecuencia más alta de especies aisladas.

#### Interacción entre vecinos

La presencia de vecinos fue positiva para el funcionamiento de las plantas en todas las comunidades medidas, mostrando la importancia general de la facilitación en estas comunidades (Tabla 3). Sólo la comunidad de Sierra Nevada mostró un índice no significativo, aunque positivo. EL efecto más positivo se midió en especies no leñosas. El índice de interacción se correlacionó positivamente con el grado de asociación en cada sitio (Figura 4), mostrando que la agregación espacial de las especies puede ser una medida indirecta de la facilitación. Este cambio en la interacción fue debido en mayor medida a un aumento de las relaciones positivas entre pares de especies que a una disminución de las interacciones negativas (Figura 5).

El índice RNE disminuyó significativamente con la elevación ( $r = 0.908$ ;  $P < 0.05$ ), mostrando que el estrés hídrico en ambientes semiáridos aumenta la importancia de las interacciones positivas (Figura 6).

## Discusión

Las siete comunidades analizadas tuvieron una distribución de las especies que diferió de la esperada según el modelo nulo, mostrando un patrón significativamente estructurado, aunque hubo diferencias entre comunidades según características estructurales. La coincidencia entre las evidencias directas e indirectas de la relación entre especies mostró que las relaciones positivas son la fuerza principal que estructura las comunidades de ambientes estresantes, y aumentan en importancia cuando las condiciones se hacen más extremas.

En cinco de las siete comunidades estudiadas se encontró la dominancia de interacciones positivas entre plantas. Las cuatro comunidades de la región semiárida del SE peninsular (El Ejido, Torregarcía, Cabo de Gata, y Tabernas), y el matorral esclerófico de la Gran Sabana (Venezuela) mostraron un alto grado de asociaciones positivas entre pares de espe-

cies, con la mayoría de los arbustos ocurriendo en manchas ricas en especies (Figura 3) en estas comunidades. Además, la varianza en la riqueza de especies, que indica la presencia de sitios favorables donde muchas especies se concentran (Wilson et al. 1995), fue significativamente positiva en cuatro de estos cinco sitios, sólo la comunidad del desierto de Tabernas mostró una menor varianza de la esperada en riqueza de especies, quizás por el efecto selectivo causado por la alta salinidad del suelo, y el número de especies que coexisten en una mancha fue considerablemente inferior en el desierto de Tabernas que en las otras cuatro comunidades (Tabla 4, Figura 3). Estos tres aspectos de la estructura de la comunidad (índice de asociación, varianza en la riqueza de especies, y número máximo de especies por mancha) apuntan a la dominancia de especies que i) interaccionan positivamente con otras especies, produciendo un gran número de asociaciones entre especies, y ii) hacen sus manchas más favorables para otras especies.

Dos comunidades, Torregarcía y Gran Sabana, mostraron la grado más alto de interacciones positivas, teniendo el valor más alto de varianza en la riqueza de especies y siendo las únicas comunidades tanto con un anidado significativo como una ajedrezado negativo.

Además de la agregación de especies en sitios favorables, el anidado puede indicar determinismo en cómo las especies se organizan, es decir, ensamblajes pobre en especies contienen no sólo menos especies que las comunidades más ricas, sino que con frecuencia también faltan un set identificable de especies, típicamente aquellas más raras o menos capaces de soportar perturbaciones o interacciones interespecíficas intensas (Loo et al. 2000). El ajedrezado negativo indica un bajo nivel de exclusiones mutuas entre especies, sugiriendo la ausencia de interacciones competitivas fuertes. Así, en comunidades donde las interacciones positivas predominan, algunas emergen con un gran nivel de interacciones positivas y una tendencia a menor a la esperada hacia la exclusión mutua.

La estructura de la comunidad en Sierra Nevada y Altos de Pipe fue diferente a la de las otras cinco comunidades. En Sierra Nevada, la matorral alpino mostró menos asociaciones significativas, positivas o negativas, que las esperadas, y al mismo tiempo una alta varianza en la riqueza de especies que sugiere la existencia de 'facilitación de nicho', o agregación de especies en sitios favorables. Esto no implica necesariamente asociaciones positivas, ya que no éstas pueden no ser específicas de las especies. El índice directo de interac-

ción, sin embargo, fue positivo pero no significativo, apuntando a interacciones neutras o positivas pero débiles. Por lo tanto, la comunidad de Sierra Nevada parece estar estructurada por interacciones tanto positivas como negativas, con alguna predominancia de las positivas que mantienen la agregación de las especies en manchas.

La comunidad de los Altos de Pipe es especial en que es un matorral en regeneración que aparece en una matriz de hierbas. La comunidad parece estar dominada por interacciones negativas: las interacciones negativas predominan entre pares de especies, la baja varianza sugiere un límite a la coexistencia de especies, y hay exclusiones mutuas significativas entre especies. Esta parece la comunidad donde las condiciones parecen relativamente más favorables para el crecimiento vegetal, lo que puede explicar la predominancia de interacciones negativas según la hipótesis del estrés abiótico (Grime 1979) que asume el aumento de la competencia al aumentar los recursos (Bertness and Callaway 1994, Holgrem 1997, Pugnaire and Luque 2001).

En general, estos resultados muestran que las comunidades bajo condiciones ambientales de estrés tienden a estar estructuradas por interacciones positivas. Recientemente se ha

visto que la facilitación tiende a dominar en ambiente físicamente inhóspitos (Stachowicz 2001, Callaway *et al.* 2002), y se relaciona frecuentemente a la agregación espacial de las especies en manchas (Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998, Eccles 1999, 2001). En las comunidades estudiadas, la facilitación parece incluir la mejora de las condiciones por determinadas especies de arbustos. Las especies dominantes en estas comunidades parecen ser responsables de estas modificaciones ambientales, ya que su presencia coincide con el aumento de la riqueza de especies en las manchas. Estas especies pueden cambiar la disponibilidad de recursos para los vecinos en manchas (Capítulos 2 y 4), afectar interacciones bióticas como la herbivoría (Capítulo 5), o actuar como planta nodriza para los plántulas de otras especies (Capítulo 3). Por ejemplo, las manchas de Torregaría incluyen regularmente la presencia de *Ziziphus lotus*, además de la acumulación de arena, hojarasca, y partículas movidas por el viento debajo de las copas, y la ocurrencia de muchos nidos y restos de animales (Capítulo 2). Además, las copas de *Ziziphus lotus* mejoran las condiciones microclimáticas bajo sus ramas, amortiguando la temperatura, proporcionando sombra, y protegiendo con sus ramas pinchudas a los herbívoros (Capítulo 2). Del mismo modo, *Maytenus senegalensis* en El Ejido,

*Chamaerops humilis* en Cabo de Gata, y *Humiria balsamifera* en Gran Sabana, parecen modificar el ambiente bajo sus copas mediante varios mecanismos que incluyen la mejora del microclima y los recursos (Capítulo 5, Tirado & Pugnaire datos no publicados). Estos rasgos específicos sugieren que estas especies son ingenieros del ecosistema que cambian el ambiente a su alrededor, y que tienen efectos sobre la dinámica general de la comunidad (Jones 1994, 1997).

En las comunidades semiáridas del sudeste español, arbustos como *Lycium intricatum*, *Asparagus albus*, o *Asparagus horridus* son las especies con los coeficientes más altos de asociaciones por pares y ocurren significativamente más en manchas ricas en especies. Por el contrario, dos especies de Labiadas, *Thymus hyemalis* y *Teucrium lanigerum*, mostraron los coeficientes de asociación más bajos y una tendencia significativa a estar aislados en los claros entre arbustos grandes. Esta distribución sugiere una respuesta específica de los vecinos, y puede significar que rasgos específicos de las especies son responsables de las interacciones positivas y negativas. Por ejemplo, especies de *Thymus* y *Teucrium* son arbustos perennes pequeños que evolucionaron bajo clima mediterráneo (Herrera 1992) que producen flores y frutos pe-

queños que son dispersados abióticamente. Por otro lado, especies de *Lycium* y *Asparagus* son arbustos espinosos o pinchudos que pierden las hojas, y que pueden encontrar un mejor hábitat para la supervivencia bajo la copa de otros arbustos (Capítulos 3 y 4). Ambos tienen frutos carnosos que son dispersados por pájaros (Nogales *et al.* 1998, Traveset *et al.* 2001), que se posan en los arbustos dominantes e inducen la acumulación de semillas en las manchas. Por tanto, las interacciones positivas y la dispersión son factores principales en la estructura de estas comunidades.

En resumen, estos datos confirman la hipótesis de que la facilitación es un factor importante en la estructura de las comunidades vegetales en ambientes estresantes. Donde las especies dominantes tienen un papel crítico en el mantenimiento de la productividad y diversidad. Por lo tanto, en ambientes estresantes, la aparición de una especie dominante benefactora en un mancha aumenta en gran medida la diversidad de las especies comparado con el espacio circundante de escasa vegetación. Los datos muestran también que cuanto más estructuradas está una comunidad, más intensas son las interacciones entre las especies, y que la interdependencia entre

especies en un hecho en ambientes inhóspitos.

## Referencias

- Aguilar M.R. & Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends on Ecology and Evolution* 14, 273-277.
- Callaway R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112, 143-149.
- Callaway R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82, 202-207.
- 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. & Cook B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.
- Cardinale B.J., Palmer M.A. & Collins S.L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415, 426-429.



- Case T.J. & Sidell R. 1983. Pattern and chance in the structure of model and natural communities. *Evolution* 37: 832-849.
- Crawley M.J. 1997. The structure of plant communities. In: *Plant Ecology*. (ed. Crawley M.J.), pp. 475-531. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
- Diamond J.M. & Gilpin M. E. 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52, 64-74.
- Diamond J.M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities*. (eds Cody M.L. & Diamond J.M.), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Drake J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist* 137, 1-26.
- Drake J.A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 5, 159-164.
- Eccles N., Lamont B., Esler K. & Lamont H. 2001. Relative importance of clumped vs. experimentally isolated plants in a South African winter-rainfall desert community. *Plant Ecology* 155, 219-227.
- Eccles N.S., Esler K.J. & Cowling R.M. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* 142: 71-85.
- Gilpin M.E. & Diamond J.M. 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52, 75-84.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53, 7-26.
- Gotelli N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. & Incoll L.D. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8, 627-634.
- Harvey P.H., Colwell R., Silvertown J. & May R.M. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14, 189-211.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for

- contemporary ecological patterns: Character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140, 421–446.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78, 1966-1975.
- Huber O. 1995. Vegetation. In: Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. I: Introduction. (eds. Berry, P.E., Holst B.K., Yatskevich K.) pp. 97-160. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Timber Press, Portland, Oregon.
- Huber O. 1986. La vegetación de la cuenca del río Caroní. *Interciencia* 11, 301-310.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946-1957.
- Jonsson B.G. 2001. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia* 127, 309-313.
- Keddy P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Kikvidze, Z. & Nakhutsrishvili G. 1998. Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science* 9, 261-265.
- Loo S.E., Mac Nally R. & Quinn G.P. 2002. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. *Oecologia* 132, 118-124.
- Markham J.M. & Chanway C.P. 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* 10, 548-549.
- Morin P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science Inc., Massachusetts.
- Nogales M., Delgado J.D., Medina F.M. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* fruits: a case of indirect dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* 86, 866-871.
- Peinado M., Alcaraz F. & Martínez-Parra J.M. (1992) *Vegetation of Southeastern Spain*. J. Cramer, Berlin Stuttgart.
- Pugnaire F.I. & Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42-49.
- Roughgarden, J. & Diamond, J. 1986. The role of species interactions in community

- ecology. In: Community Ecology. ed. Diamond, J. & Case, T. J. New York: Harper & Row Publishers Inc. pp: 333-343.
- 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, 364-374.
- Silvertown J. & Wilson J.B. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* 2, 409-417.
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and structure of ecological communities. *Bioscience* 51, 235-246.
- Stone L. & Robert A. 1990. The Checkboard score and species distributions. *Oecologia* 74-79.
- Tofts R. & Silvertown J. 2002. Community assembly from the local species pool: an experimental study using congeneric species pairs. *Journal of Ecology* 90, 385-393.
- Traveset A., Riera N. & Mas R.E. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15, 669-675.
- Whittam T.S. & Siegel-Causey D. 1981. Species incidence functions and Alaskan seabird colonies. *Journal of Biogeography* 421-425.
- Wilson J.B. & Whittaker R.J. 1995. Assembly rules demonstrated in a saltmarsh community. *Journal of Ecology* 83, 801-807.
- Wilson J.B. 1987. Methods for detecting non-randomness in species co-occurrences: a contribution. *Oecologia* 579-582.
- Wilson J.B. 1988. Community structure in the flora of islands in lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Ecology* 1030-1042.
- Wilson J.B., Gitay H. & Agnew A.D.Q. 1987. Does niche limitation exist? *Functional Ecology* 1, 391-397.
- Wilson J.B. & Roxburgh S.H. 2001. Intrinsic guild structure: determination from competition experiments. *Oikos* 92, 189-192.
- Wilson J.B., James R.E., Newman J.E. & Myers T.E. 1992. Rock pool algae: species composition determined by chance? *Oecologia* 91, 150-152.
- Wilson J.B., Sykes M.T. & Peet R.K. 1995. Time and space in the community structure of a species-rich limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 6, 729-740.

## Capítulo 2

---

### INTERACCIÓN ENTRE PLANTAS Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN UN MATORRAL SEMIÁRIDO

#### Resumen

Las interacciones entre plantas resultan del balance entre competencia y facilitación, procesos que actúan simultáneamente en las comunidades. Este balance es dinámico, ya que cambia espacial y temporalmente al variar los niveles de recursos en el medio. La creación de 'islas de recursos' por el arbusto *Ziziphus lotus* y la dinámica temporal de la interacción de tres especies de arbusto en estas 'islas' fue investigada durante dos años en un matorral costero del Parque Natural de Cabo de Gata - Níjar (Almería). Analizamos los cambios autogénicos que *Ziziphus* origina a su alrededor midiendo las concentraciones de nutrientes y materia orgánica en matas de distinto tamaño, la acumulación de arena y la mejora del microclima bajo matas de *Ziziphus* respecto a los claros. Para estimar la respuesta de la interacción a las fluctuaciones climáticas muestreamos el crecimiento y fisiología de *Ballota hirsuta*, *Lycium intricatum* y *Salsola oppositifolia* viviendo junto a *Ziziphus* o en claros durante distintas meses de 2000 y 2001. *Ziziphus lotus* actúa como 'ingeniero del ecosistema' formando 'islas' donde los suelos están enriquecidos en nutrientes, el microclima es menos extremo y se estabiliza la arena. El efecto de *Ziziphus* en el crecimiento de los arbustos asociados cambia de neutro a positivo al aumentar la disponibilidad de agua de 2000 a 2001, y la agregación espacial de las especies sugiere que el balance se inclina hacia efectos positivos a largo plazo. Distintos rasgos fisiológicos mostraron una respuesta distinta a la interacción, que también cambió entre años y especies. No obstante, el efecto de las 'islas' fue sutil, ya que en el año seco las plantas en claros tuvieron mejor estado hídrico que las plantas en 'islas', una diferencia que no se tradujo en mayor crecimiento; y en el año más húmedo, sin embargo, cuando ambos hábitats tenían una disponibilidad de agua similar, sólo las plantas en 'islas' crecieron más. El aumento de la fertilidad del suelo parece determinar el beneficio para los arbustos asociados, a través del aumento de las tasas fotosintéticas o de los recursos disponibles para el crecimiento. Los resultados muestran un cambio en el balance de la interacción que sigue la fluctuación climática entre dos años. Si las interacciones entre plantas

siguen las variaciones climáticas a largo plazo, la dinámica de las comunidades estará dirigida por estas oscilaciones. Por lo tanto, será necesario el seguimiento a largo plazo de las interacciones para entender y predecir el funcionamiento de las comunidades vegetales en situaciones climáticas futuras.

### Introducción

La interacción entre plantas dirige la organización y función de las comunidades naturales, que también están influenciadas por el ambiente físico y la habilidad dispersiva de las especies (Roughgarden & Diamond 1986). Los efectos competitivos o facilitativos entre plantas dependen en las condiciones ambientales, que modifican los niveles de recursos, y en la habilidad de las especies para suprimir, soportar o beneficiar a sus vecinos (Tilman 1982, Grime 1979, Callaway 1995). Se piensa que las condiciones ambientales cambian el balance de la interacción de competencia en ambientes más productivos a facilitación en sitios más estresantes (Greenlee & Callaway 1996, Callaway & Walker 1997, Holmgren 1997, Pugnaire & Luque 2001, Callaway *et al.* 2002). Los hábitats bajo condiciones físicas severas son propensos a la ocurrencia de facilitación, porque el estrés abiótico parece ser más limitante que los recursos para las plantas vecinas, y así cualquier mejora en las condi-

ciones microambientales puede llevar a una mejora del funcionamiento de las plantas que coexisten (Callaway *et al.* 2002). En ambientes estresantes algunas especies crean manchas de vegetación muy delimitadas del entorno (Wilson & Agnew 1994, Schlesinger *et al.* 1996, Aguiar & Sala 1999). Algunas de estas manchas son consideradas 'islas de recursos' (Reynolds *et al.* 1999), porque las modificaciones llevadas a cabo por las especies incluyen mayor fertilidad de los suelos bajo copas (García-Moya & McKell 1970, Pugnaire *et al.* 1996), y también otros muchos efectos autogénicos en los procesos ecológicos. Estos efectos bajo copas crean sitios de regeneración para arbustos y hierbas (Went 1942, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Tielborger & Kadmon 1995), muestran mayor infiltración de las precipitaciones debido a la intercepción y flujo por el tallo (Martínez-Meza & Whitford 1996), y están muy relacionados con las poblaciones microbianas y de microfauna del suelo que promueven el reciclaje de nutrientes en desiertos (Gallardo & Schlesinger 1995, Moro *et al.* 1997).

Además, las copas amortiguan las temperaturas extremas con la sombra (Nobel 1984), protegen de los herbívoros (McAuliffe 1986), y cambian las propiedades del sustrato mediante la acumulación de arena y otros materiales (Vasek & Lund 1980, Bertness & Hacker 1994). Mediante estas modificaciones, algunos arbustos pueden impactar profundamente la estructura y función de especies vegetales vecinas.

El balance de la interacción para las especies vecinas resulta del balance entre efectos positivos y negativos, que operan simultáneamente (Aguilar & Sala 1994, Chapin *et al.* 1994, Callaway & Walker 1997, Holmgren 1997). Este balance es dinámico, y cambia a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos, a escalas tanto temporales (Greenlee & Callaway 1994, Bertness & Ewanchuk 2002) como espaciales (Greenlee & Callaway 1994, Pugnaire & Luque 2001, Bertness & Ewanchuk 2002, Callaway *et al.* 2002). En ambientes estresantes, como matorrales áridos y semiáridos, la facilitación parece predominar sobre la competencia (Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1999). Los matorrales áridos y semiáridos se encuentran entre los biomas más variables en temperatura, precipitación y productividad (Polis 1991), con condiciones que fluctúan

impredeciblemente entre años y cambia drásticamente entre estaciones. Debido a esta heterogeneidad temporal de los recursos, la intensidad de la interacción puede estar sujeta a una alta variabilidad tanto interanual como estacional. Pero la facilitación en regiones áridas y semiáridas se considera frecuentemente como un factor estable, y existen pocos trabajos sobre los cambios en la facilitación inducidos por el clima (pero ver Greenlee & Callaway 1994, Kitzberger *et al.* 2000, Bertness & Ewanchuk 2002). Algunos estudios han investigado el efecto de la variabilidad climática en la facilitación de plántulas por arbustos (Kitzberger *et al.* 2000), pero el efecto de arbustos sobre otros arbustos adultos no ha sido investigada. Periodos cortos de observación (como los dos años de trabajo que se presentan aquí) sólo dan una interpretación tentativa de la influencia de la fluctuaciones climáticas, pero proporcionan indicios sobre la variabilidad temporal del balance de las interacciones entre plantas.

Además de esta variabilidad temporal, en un punto determinado del tiempo la interacción puede cambiar en signo e intensidad entre las funciones de la especie, ya que la interacción resulta del balance entre los efectos positivos y negativos mediante los que los organismos

se afectan entre sí en su eficacia biológica ('fitness'). Por tanto, puede haber distintas alternativas en la respuesta a la interacción; por ejemplo, las relaciones hídricas mejoran bajo copas mientras que, simultáneamente, la capacidad fotosintética disminuye debido a la sombra. Como las diferentes funciones que determinan la interacción neta cambian en signo e importancia (Callaway *et al.* 1996, Shumway 2000), nuestras estimas de la interacción entre especies puede diferir dependiendo de la variable de respuesta que sea medida (Goldberg *et al.* 1999). Así, para entender los mecanismos que regulan la interacción entre especies parece importante investigar, además de los cambios temporales, la variabilidad de los rasgos fisiológicos que definen las respuestas de las plantas (Wardle *et al.* 1998, Shumway 2000, Forseth *et al.* 2001, Pelzter & Köchy 2001).

Las interacciones entre plantas en 'islas de recursos' comprenden tanto los efectos a corto plazo de las plantas con vida, como los cambios a largo plazo en las variables ambientales, principalmente la fertilidad del suelo. En este estudio se realizó un experimento natural en el que buscamos diferencias en el funcionamiento de arbustos adultos que ocurren naturalmente en manchas de vegetación y en los claros. Una desventaja de este

planteamiento es que el efecto de los micrositos puede ser confundido con los efectos bióticos, ofreciendo por lo tanto resultados controvertidos, pero el objetivo aquí es examinar la naturaleza autogénica de los cambios en micrositos en manchas de vegetación, relacionando así la presencia de la especie focal con los efectos de microsito. Asimismo, este planteamiento permite estudiar la interacción en un sistema multiespecífico más realista, en contraste con los estudios de pares de especies que han sido más comunes. Observaciones preliminares de matorrales costeros de *Ziziphus lotus* en Almería sugirieron que interacciones interespecíficas facilitativas pueden tener lugar en 'islas de recursos' creadas por el arbusto, donde mucha especies de plantas aparecen asociadas a ellas (Capítulo 1).

Se hipotetizó que el efecto que las manchas de *Ziziphus lotus* es generalmente positivo para el funcionamiento de tres especies de arbustos que se asocian con él, aunque este efecto puede variar temporal y funcionalmente. Específicamente las hipótesis fueron:

- i. *Ziziphus lotus* crea 'islas de recursos' donde las condiciones ambientales están mejoradas relativamente comparadas con las de la matriz en los claros.

ii. El balance de la interacción puede cambiar con el tiempo en respuesta a condiciones climáticas fluctuantes.

iii. Este cambio puede ser diferente para las tres especies de arbustos y sus funciones.

Se investigó la variabilidad temporal y funcional de la interacción a corto plazo, y su relación con el efecto acumulativo a largo plazo en la distribución espacial de las especies. La combinación en un estudio sobre interacciones entre arbustos de los cambios temporales abióticos, la respuesta específica de las especies, y las funciones de las plantas puede ayudar a mejorar nuestro entendimiento de los mecanismos que determinan las interacciones bióticas.

## Métodos

### *Sitio de estudio y especies*

En otoño 1999 se estableció un sitio de estudio en una zona costera de dunas en Torregarcía (36° 50' N, 2° 23' O), dentro del Parque Natural de Cabo de Gata - Níjar, Almería. El clima es Mediterráneo seco, caracterizado por precipitaciones bajas e irregulares (media 189.5 mm, Confederación

Hidrográfica del Sur, Ministerio de Medio Ambiente), temperaturas invernales suaves (media de las mínimas invernal superior a 8°C), y veranos cálidos (media de las máximas en verano 30.3°C) (Instituto Nacional de Meteorología). El suelo es arenoso y modelado por dunas semimóviles, fijadas por la vegetación sobre un sustrato de playas fósiles del cuaternario.

La vegetación se distribuye en manchas discretas, separadas por suelo de baja cobertura. Estas manchas están dominadas por *Ziziphus lotus* (L.) Lam. (Rhamnaceae), un arbusto espinoso que forma copas hemisféricas de entre 1 y 2 metros de altura y que congrega a muchas otras especies de arbustos y hierbas. Las copas están muy ramificadas, con tallos muy intrincados. Cada copa de *Ziziphus lotus* (a partir de aquí referido como *Ziziphus*) cubre aproximadamente 10-20 m<sup>2</sup>.

En este sistema seleccionamos a *Ballota hirsuta* (Labiataea), *Lycium intricatum* (Solana-ceae) y *Salsola oppositifolia* (Chenopodiaceae), a partir de aquí referidas por el género, para la investigación detallada porque son arbustos comunes que ocurren tanto en manchas de *Ziziphus* como en los claros, y son similares en morfología y tamaño (altura ~ 1.0 - 1.5 m). *Ballota* tiene hojas pubescen-



tes, que caen durante la sequía estival, floreciendo y fructificando al final de primavera. *Lycium* es un arbusto espinoso con hojas suculentas pequeñas, que se caen durante la sequía, y que florece en distintos momentos del año, principalmente en otoño. *Salsola* es un arbusto siempreverde, con hojas suculentas que florece en otoño. Las tres especies empiezan el nuevo crecimiento tras las primeras lluvias de otoño, y paran virtualmente su actividad durante el verano.

#### *Efecto de las manchas en el microambiente*

Las condiciones microambientales bajo manchas de *Ziziphus* y en los claros fueron caracterizadas en tres manchas y tres claros circundantes (> 0.5 m desde el extremo de la copa). La temperatura en la superficie del suelo (1 cm de profundidad) y la humedad relativa fueron medidas durante varios días de febrero, junio y septiembre de 2001, utilizando sensores conectados a almacenadores de datos (HOBO, Onset computer, Bourne, Massachusetts).

Se recolectaron muestras de suelo para análisis de nutrientes de los 10 cm superiores del suelo en seis manchas grandes de *Ziziphus* y en seis claros en diciembre 1999, septiembre 2000 y junio 2001. En septiembre 2000 y ju-

nio 2001 se seleccionaron manchas de *Ziziphus* (n = 6) de tamaño pequeño (hasta 1 m de diámetro) y mediano (hasta 5 m de diámetro) para investigar el efecto de *Ziziphus* en el suelo. Dos o tres cores de suelo (5 cm de diámetro x 10 cm en longitud) se recolectaron en cada sitio, se mezclaron, secaron al aire en el laboratorio, y tamizaron (< 2mm). El contenido en materia orgánica materia orgánica del suelo se estimó mediante el método de digestión húmeda (Porta Casanelas *et al.* 1985) y el contenido total de nitrógeno en el suelo mediante análisis de Kjeldahl. El pH del suelo se midió con un pHmetro (Crison Instruments, S.A.) y el fósforo disponible se extrañó siguiendo el protocolo de Watanabe y Olsen (1965), y se midió por colorimetría con un espectrofotómetro (Bausch & Lomb, Rochester, New York).

La altura del montículo de arena retenido bajo la copa de manchas maduras de *Ziziphus*, relativo al suelo en los claros circundantes a 0.5 m del borde de la mancha, se midió en el centro de cada mancha (n = 16) con un teodolito. Los diámetros Norte-Sur and Este-Oeste de cada mancha fueron medidos hasta la precisión de decímetro.

En manchas maduras de *Ziziphus* los tallos principales están cubiertos de arena, por lo que no se puede determinar visualmente si una mancha grande resulta de sólo un individuo o de la agregación de varios. Probamos si las ramas de *Ziziphus* en manchas maduras pertenecían a uno o varios individuos analizando la composición de isoenzimas de tallos muestreados en los cuatro puntos cardinales de la mancha. Si una mancha está formada por sólo un individuo, el patrón isoenzimático de las cuatro ramas será similar, y más similar dentro de cada mancha que entre manchas. En Julio 2001, se recolectaron 0.25 g de tallos de un año, se molieron en N<sub>2</sub> líquido con un Mikrodismembrator (Braun Meilsungen GmbH, München, Germany) con polyvinylpyrrolidone insoluble (1g g<sup>-1</sup> tallo) en 1.8 ml Na-K fosfato pH 7.0 y Triton 0.1 M KCl. Los extractos se centrifugaron a 10000g durante 10 min. El sobrenadante conteniendo la fracción soluble se usó para la separación de las isoenzimas peroxidases (Castillo *et al.* 1984). La separación isoeléctrica se hizo en geles de Apholine-polyacrylamide (Pharmacia Biotech GmbH, Uppsala, Sweden) en un gradiente de pH entre 3.5 y 10. Los extractos enzimáticos (20 µL) se aplicaron en la superficie del gel. El enfoque se hizo a una potencia constante (30 W) a un máximo de

1500 V durante 2 h. Se tiñeron las bandas de isoperoxidasas con 2 mM tetramethylbenzidine y 3 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> en Na-acetate buffer, pH 4.5. Las bandas de isoperoxidasas fueron escaneadas y analizadas. Se identificaron patrones y el grado de similitud dentro y entre manchas se estimó mediante el coeficiente de Rogers y Tanimoto (S<sub>rt</sub>, Sneath & Sokal 1973).

#### *Distribución espacial*

Se analizó la distribución natural de las especies con técnicas de análisis del patrón espacial de puntos. Se seleccionó una parcela de 150 x 150 m y se subdividió en 36 parcelas de 25 x 25 m. En noviembre 1999 las coordenadas del centro estimado de cada individuo de *Ziziphus*, *Ballota* y *Lycium* más alto de 10 cm se muestrearon con una precisión de 5 cm. Los individuos de *Salsola* no se mapearon porque eran demasiado numerosas y hacían el muestreo impracticable. Para las copas de *Ziziphus* el diámetro máximo y su perpendicular se midió para relacionarlo con la distribución espacial de las especies subordinadas. Los individuos de *Ballota* y *Lycium* se dividieron en dos clases de tamaño según su diámetro ( $\leq 0.2$  m or  $> 0.2$  m).

El patrón de distribución espacial se analizó utilizando la función de la  $K$  de Ripley (Ripley 1976, Haase 1995), que se considera por lo general la mejor técnica para el análisis bivariante del patrón de puntos (Dale 1999). La función  $K$  considera cada planta el punto central de un círculo de radio  $t$ , contando el número de puntos encontrados en el círculo. Se utilizó un procedimiento para corregir el efecto de los bordes (Getis and Franklin 1987, modificado por Haase 1995) que proporciona resultados adecuados para distancias hasta la mitad del lado más corto de la parcela (Haase 1995). Si la distribución de los puntos es Poisson al azar, el valor esperado de la función acumulada  $K(t)$  equivale a  $\pi t^2$ , i.e. el área del círculo de radio  $t$ , lo que da una figura lineal de  $\sqrt{K(t)}$  frente a  $t$ . Para una interpretación más fácil, se representa el estadístico derivado  $\sqrt{K(t)/\pi} - t$  que se representa generalmente así porque esta expresión tiene un valor esperado de 0 para cualquier valor de  $t$  cuando el patrón es Poisson al azar (Sharpe 1991).

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial se probó mediante reposicionamiento al azar de todos los puntos en la parcela, y después analizando el patrón generado según la técnica explicada más arriba. Para la significación estadística, se usaron los valores de los lími-

tes en las colas del 2.5% de las 1000 aleatorizaciones (mean  $\pm$  1.96 SD) para intervalos de confianza del 95%. Si la desviación del estadístico muestreado del valor 0 esperado es significativamente positiva, se asume que los puntos muestreados están agregados, mientras que una desviación significativamente negativa sugiere un patrón regular (uniforme) (Diggle 1983). Si el estadístico muestreado se encuentra dentro de los límites del intervalo de confianza para cualquier  $t$ , entonces no se puede rechazar la hipótesis de aleatoriedad espacial. La representación de  $\sqrt{K(t)/\pi} - t$  frente a  $t$  revela los patrones espaciales a los varios valores de la distancia  $t$ . Valores positivos indican agregación, mientras que los negativos indican regularidad.

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa de cada especie subordinada, *Baillota* y *Lycium*, relativa a *Ziziphus* se probó con un procedimiento modificado para el análisis de la distribución del patrón bivariante, y el análisis estadístico de los datos se realizó con el programa SPPA (Haase 1997).

*Efecto de los agregados de Ziziphus sobre el crecimiento y la fisiología de tres arbustos asociados*

En octubre 1999 se seleccionaron 16 individuos de *Ballota*, *Lycium* y *Salsola* viviendo en manchas de *Ziziphus* y 16 plantas viviendo en los claros. Se intentó seleccionar individuos de tamaño similar, aunque las plantas en los claros tienden a ser más pequeñas, y esto no siempre fue posible. El crecimiento se estimó seleccionando tres ramitas nuevas por individuo al inicio de la estación de crecimiento en otoño (octubre - noviembre 1999 y 2000), y muestréandolos hasta el final de la primavera (junio). En junio 2000 y 2001 se midió como elongación de ramitas nuevas con una precisión de milímetros. En junio 2001 las ramitas nuevas fueron también recolectadas de una submuestra de entre 8 y 10 plantas, secadas a 70 °C durante 72 horas y después pesadas. En Mayo 2001 las tres ramas reproductivas más altas de 7 plantas de *Ballota* en cada microhabitat fueron muestreadas, las flores se separaron de la parte vegetativa, se secaron a 70 °C durante 72 horas y después se pesaron.

La respuesta fisiológica de cada especie de arbusto en cada microhabitat (manchas y claros) se midió durante dos años. Se seleccionaron 8 plantas de cada especie y microhabitat similares en tamaño, evitando manchas de *Ziziphus* que difirieran en forma y tamaño. Se midieron, al alba y medio día,

potenciales hídricos de tallos con una cámara de presión Scholander (Skye Instruments Ltd., Powys, UK). Para limitar la pérdida de agua de los tallos cortados, éstos se metían en una bolsita de plástico antes de ser cortados, y se humidificaba la cámara con un papel húmedo. El contenido relativo de agua (RWC) se midió pesando en el campo alrededor de 1 g de peso fresco de segmentos de tallos de cada planta. Las muestras se mantuvieron húmedas en oscuridad y a temperatura ambiente, con sus extremos cortados cubiertos con algodón húmedo hasta que se rehidrataron totalmente, después se pesaron otra vez y se secaron a 70 °C durante 72 horas. La fluorescencia de la clorofila (eficiencia del fotosistema II: Fv/Fm tras 30' de adaptación en oscuridad) se midió al alba y al medio día con un fluorómetro de inducción de la clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK). A media mañana y medio día, la tasa fotosintética y la conductancia al vapor de agua se midió con un analizador portátil de gases por infrarojos (LCi; Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, UK). Cada medida de intercambio gaseoso se replicó dos veces y se utilizó la media de ambas. Debido a su pequeño tamaño, varias hojas se incluyeron en la cámara del analizador en algunos casos. El área proyectada de las hojas incluidas la cámara se determinó

escaneando y midiendo la imagen digital resultante (Midebmp software, R. Ordiales, Almería); las hojas se secaron a 70 °C durante 72 horas y luego se secaron. Los tallos u hojas utilizados para las medidas fisiológicas se seleccionaron de la copa externa de la planta, manteniendo una posición relativa constante, para que estuviesen bajo pleno sol cuando las medidas fueron tomadas. Las medidas al alba se tomaron en febrero, mayo, junio y septiembre de cada año, mientras que las medidas de medio día se limitaron a mayo. La fluorescencia no se midió en septiembre, cuando *Ballota* y *Lycium* no tenían hojas. El intercambio gaseoso se midió en febrero y mayo, cuando las hojas de las tres especies eran totalmente activas. Las medidas fisiológicas se hicieron a lo largo de dos o tres días consecutivos de climatología

similar, dentro de una misma fecha de muestreo. El contenido de nitrógeno en las hojas se midió mediante análisis de Kjeldahl. Se recolectaron hojas de entre 6 y 10 plantas en cada microhabitat en enero y mayo de 2001, se secaron hasta alcanzar un peso constante y se molieron antes del análisis.

*Análisis estadístico*

Los datos se analizaron mediante ANOVA, probando las diferencias significativas entre microhábitats, años, meses y especies. Cuando las variables fueron medidas en los mismos individuos, se emplearon ANOVAs para medidas repetidas. Los datos de biomasa de ramitas nuevas, tasas de asimilación y conductancia fueron transformados logarítmicamente para alcanzar los criterios de

**Tabla 1.** Temperatura diurna media 1 cm bajo la superficie el suelo y humedad relativa (HR) del aire bajo la copa de las manchas de vegetación y en los claros (n = 3) en un matorral de *Ziziphus lotus* en Torregarcía (Almería). Los valores son medias ± 1 ES. Valores seguidos por letras diferentes son estadísticamente significativos (Scheffé test,  $P < 0.05$ ).

	<b>Manchas de <i>Ziziphus lotus</i></b>	<b>Claros</b>	<b>Nº de días de medida</b>
Temp. suelo Feb.'01 (°C)	12.67 ± 0.41 <sup>a</sup>	16.74 ± 0.28 <sup>b</sup>	6
Temp. suelo June'01 (°C)	27.65 ± 0.22 <sup>c</sup>	39.98 ± 0.39 <sup>d</sup>	4
Temp. suelo Sep.'01 (°C)	30.32 ± 0.20 <sup>c</sup>	37.81 ± 0.69 <sup>d</sup>	5
HR del aire Feb.'01 (%)	69.66 ± 7.19 <sup>a</sup>	59.91 ± 7.75 <sup>b</sup>	7
HR del aire June'01 (%)	51.63 ± 1.22 <sup>c</sup>	39.80 ± 0.74 <sup>d</sup>	4
HR del aire Sep.'01 (%)	52.27 ± 3.10 <sup>c</sup>	43.11 ± 1.87 <sup>d</sup>	5

ANOVA. En algunos casos con heteroscedasticidad, se hizo un análisis con los datos transformados y otro sin transformar. En ningún caso los diferentes análisis produjeron resultados diferentes, así que se presentan los resultados de los análisis de los datos sin transformar. Cuando las fuentes de variación fueron estadísticamente significativas, las medias se compararon con test de Scheffé. En las variables comparando el efecto de un factor con dos niveles, se utilizaron test de la *t* de Student. Los datos se analizaron utilizando el paquete estadístico Data Desk -v6.0 (Data Description 1996). Cuando se analizan el efecto de factores principales y las interacciones entre ellos, sólo se indica la interacción de orden más alto que fue significativa, porque una vez que aparece una interacción significativa, los factores ya no son independientes, y por tanto, las interacciones de orden superior frustran el test de hipótesis sobre interacciones de orden inferior o efectos principales (Underwood 1997).

## Resultados

### *Efecto de las manchas de Ziziphus en las condiciones microambientales*

La temperatura del suelo bajo las copas de *Ziziphus* fue menor que en los claros, tanto en

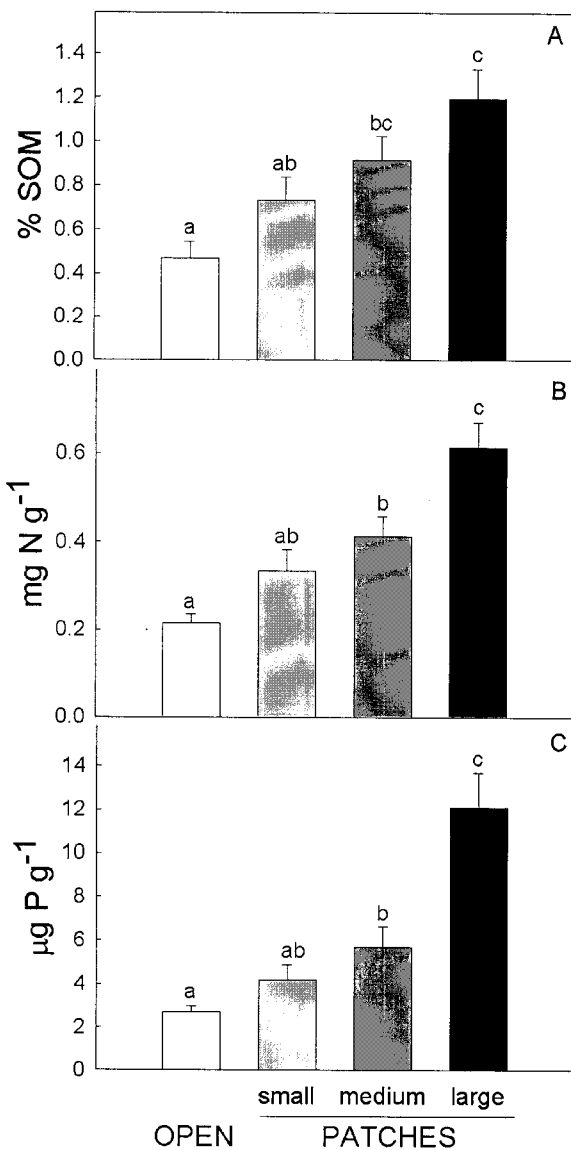
**Tabla 2.** Materia orgánica (MO), nitrógeno total, (N) fósforo disponible (P) y pH de los suelos en manchas y en los claros (n = 6) en un matorral de *Ziziphus lotus* en Torregarcía (Almería). Los datos fueron combinados entre meses y años para N y MO. Fósforo y pH se midieron sólo en suelo recogidos en Junio 2000. Los valores son medias  $\pm$  1 ES. Valores en una línea seguidos por letras diferentes son estadísticamente significativos (Scheffé test (N y MO), *t* test (P y pH),  $P < 0.05$ ).

	Bajo la copa de manchas de <i>Ziziphus</i>	En los claros
% MO	1.19 $\pm$ 0.14 <sup>a</sup>	0.47 $\pm$ 0.08 <sup>b</sup>
mg N g <sup>-1</sup>	0.57 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	0.21 $\pm$ 0.02 <sup>b</sup>
$\mu$ g P g <sup>-1</sup>	12.10 $\pm$ 0.30 <sup>a</sup>	2.69 $\pm$ 1.58 <sup>b</sup>
pH	8.61 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	9.16 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>

invierno, primavera y verano (Tabla 1). En febrero, la temperatura diurna del suelo fueron, en promedio, 4 °C más alta en los claros, mientras que en junio las diferencias alcanzaron 12 °C. Similarmente, durante el día, la humedad relativa del aire bajo las copas fue aproximadamente un 10% más alta que en los claros, una diferencia que se mantuvo en febrero, junio y septiembre (Tabla 1).

La materia orgánica del suelo, el nitrógeno total, y el fósforo disponible fueron más altos bajos las copas de las manchas de *Ziziphus* que en los claros (Tabla 2). Los suelos fueron en general de baja fertilidad, con el mayor contenido de nitrógeno y materia orgánica bajo las copas no variando entre años y esta-

ciones. El pH fue más alto en los suelos de claros que en las manchas, siendo en general alcalino (Tabla 2). Respecto a las clases de

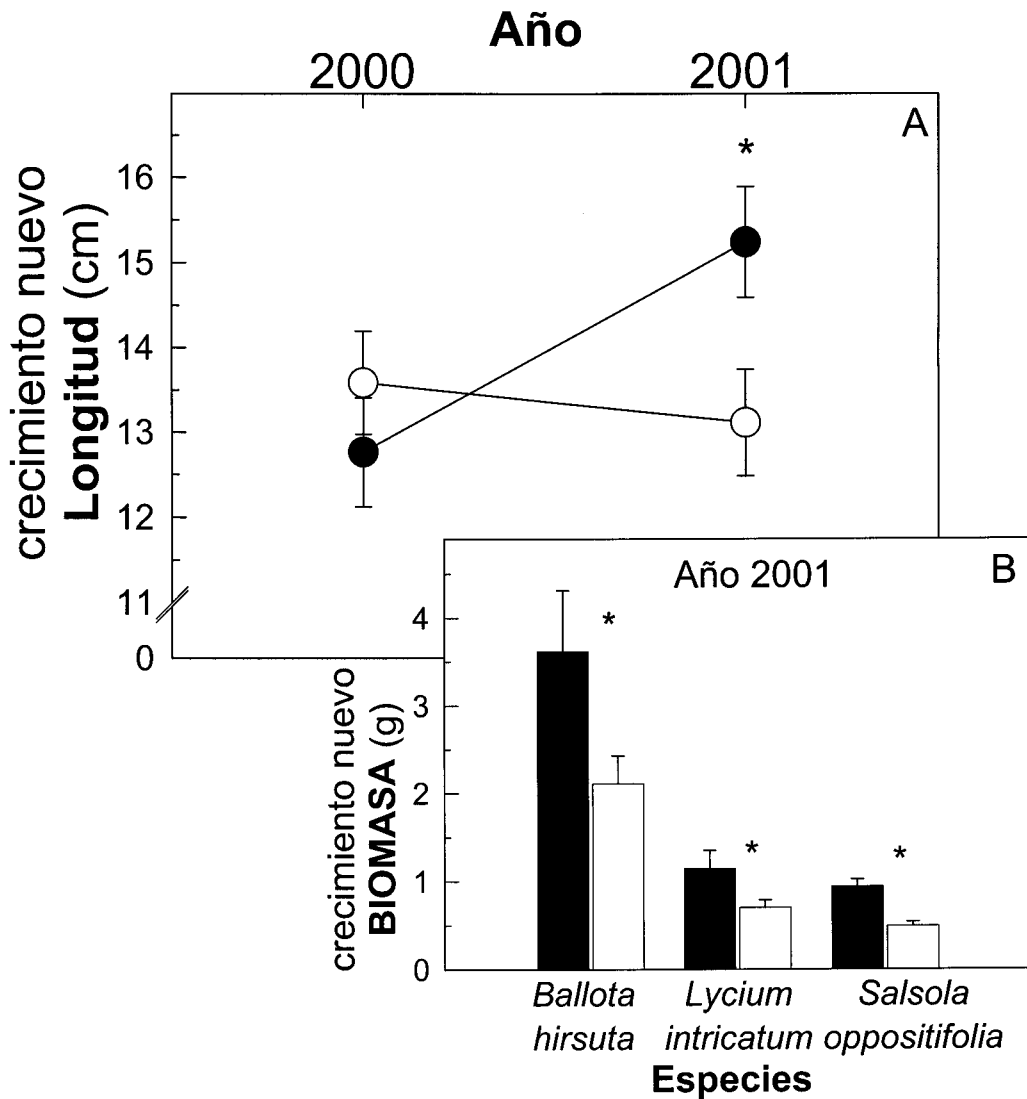


**Figura 1.** Materia orgánica del suelo (A), nitrógeno total (B) y fósforo disponible (C) en suelos de claros y de manchas de *Ziziphus* de distinto tamaño. Los datos están combinados entre fechas para MO y N ( $n = 12$ ), el fósforo se midió sólo en suelos recogidos en Junio 2001 ( $n = 6$ ). Los valores son medias  $\pm 1$  ES. Barras con la misma letra no son signif. diferentes (Scheffé test,  $P < 0.05$ ).

tamaño de *Ziziphus*, los nutrientes del suelo aumentan al aumentar el tamaño de la mancha, con los valores de materia orgánica, nitrógeno total, y fósforo disponible de manchas pequeñas y medianas siendo intermedios entre los de los claros y los de manchas grandes (Figura 1).

Los montículos de arena retenidos bajo las copas de las manchas de *Ziziphus* fueron en promedio  $2.6 \pm 0.2$  metros (rango: 1.7 - 4.1 m) más altos que los interespacios en claros ( $t_{15} = 15.4$ ,  $P < 0.0001$ ). El diámetro medio norte-sur ( $13.6 \pm 0.9$  m) no difirió del diámetro este-oeste ( $13.7 \pm 0.9$  m,  $t_{15} = -0.30$ ,  $P = 0.8$ ). La altura del montículo mostró una relación positiva con el diámetro norte-sur ( $r^2 = 0.57$ ,  $P = 0.002$ ), mostrando la correlación entre las dimensiones de las manchas. El diámetro este-oeste y la altura del montículo no se correlacionaron significativamente.

El patrón de isoperoxidasas fue más similar en las ramas dentro de cada mancha ( $S_{rg} = 0.84 \pm 0.05$ ) que entre manchas diferentes ( $S_{rg} = 0.72 \pm 0.02$ ,  $t_5$  pareado = 3.77,  $P = 0.013$ ). Sólo en una de las 6 manchas analizadas, una rama difirió de las otras de la misma mancha, por lo que pudo ser un individuo de *Ziziphus* diferente creciendo en la misma mancha. En general, parece que las



**Figura 2.** Crecimiento nuevo en longitud (A) de plantas viviendo en manchas de *Ziziphus* (símbolos negros) y en los claros (símbolos blancos), datos combinados para las tres especies ( $n = 48$ ). Crecimiento nuevo en biomasa (B) en el año 2001 para plantas en manchas (barras negras) y en los claros (barras blancas) para las tres especies ( $n = 8-10$ ). Los valores son medias + 1 ES. Los asteriscos indican el efecto significativo del hábitat para cada especie (Scheffé test,  $P < 0.05$ ).

manchas de *Ziziphus* estaban formadas por sólo un individuo de *Ziziphus*.

*Distribución espacial*

Los individuos de *Ballota* y *Lycium*, mapeados en la parcela de 150 x 150 m, aparecieron preferentemente en las manchas de *Ziziphus*,

tanto de adultos como de plántulas (función de la *K* de Ripley probada con 1000 randomizaciones,  $P < 0.01$ , datos no mostrados).

*Patrones de crecimiento*

El crecimiento nuevo, medido como longitud del tallo, fue similar en ambos hábitats en



2000, pero en 2001 los tallos fueron más largos para las plantas creciendo junto a *Ziziphus* en manchas ( $F_{1,164} = 7.1$ ,  $P = 0.008$ , [Figura 2A]). Las tres especies mostraron el mismo comportamiento entre años y hábitats. La biomasa de tallos nuevos medida en 2001 difirió entre especies ( $F_{2,58} = 30.0$ ,  $P < 0.0001$ ), y fue más alta para las plantas en manchas que en claros ( $F_{1,58} = 11.4$ ,  $P = 0.0014$ ), sin interacción significativa entre factores (Figura 2B). En mayo de 2001 las plantas de *Ballota* en manchas mostraron una producción de flores mucho más alta (media  $1.50 \pm 0.15$  g flores por rama) que en los claros ( $0.56 \pm 0.21$  g flores por rama,  $t_{11} = 3.6$ ,  $P = 0.003$ ).

#### *Respuesta fisiológica*

No hubo un patrón claro de los potenciales hídricos entre hábitat a lo largo del tiempo. El potencial hídrico al alba ( $\Psi_{pd}$ ) mostró el mismo patrón entre especies, y un cambio en la respuesta al hábitat entre meses y años (interacción año x mes x hábitat:  $F_{3,303} = 2.5$ ,  $P = 0.05$ ). En 2000, las plantas tuvieron un  $\Psi_{pd}$  más alto en los claros que en las matas en febrero y mayo, mientras que en 2001 sólo difirieron en septiembre, cuando  $\Psi_{pd}$  de las plantas en manchas fue marginalmente más alto (Figura 3A). Las plantas en manchas

mostraron un  $\Psi_{pd}$  más bajo en febrero, mayo y septiembre 2000 que en los mismos meses en 2001, mientras que las diferencias no fueron significativas para las plantas en claros entre los dos años. Ambos hábitat mostraron un descenso significativo de  $\Psi_{pd}$  de febrero a junio, alcanzando un mínimo en septiembre, las diferencias entre mayo y junio fueron significativas en 2001, pero no en 2000.

El contenido relativo de agua al alba ( $RWC_{pd}$ ) fue marginalmente más alto en 2000 para las plantas en los claros ( $75.3 \pm 1.9$  %) que para las plantas en las manchas ( $71.0 \pm 1.9$  %,  $P = 0.008$ ), mientras que  $RWC_{pd}$  en 2001 fue diferente entre hábitats ( $73.1 \pm 1.4$  % en claros vs.  $72.6 \pm 1.4$  % en manchas,  $P = 0.46$ , interacción año x hábitat entre especies y meses:  $F_{1,294} = 2.1$ ,  $P = 0.07$ ).

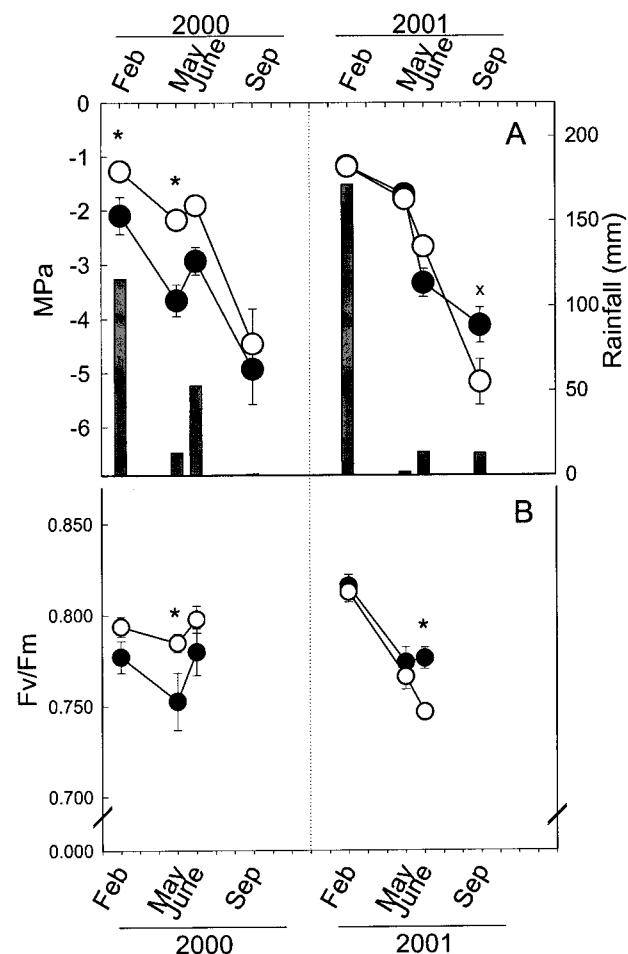
Los potenciales hídricos a medio día ( $\Psi_{md}$ ), medido en mayo de ambos años, fue más alto para plantas en los claros ( $-2.84 \pm 0.14$  MPa) que en manchas ( $-3.43 \pm 0.21$  MPa), datos combinados entre años y especies ( $F_{1,57} = 7.5$ ,  $P = 0.02$ , sin otras interacciones de hábitat u otros efectos principales).

La eficiencia del fotosistema II al alba ( $F_v/F_{m_{pd}}$ ) fue diferente entre las tres especies

de arbusto, porque *Salsola* mostró valores más bajos que *Ballota* y *Lycium* ( $F_{2,28} = 25.9$ ,  $P < 0.0001$ , sin otras interacciones del factor especie). En mayo de 2000 los arbustos en manchas estaban más estresados que los arbustos en claros, mientras que en 2001 los arbustos de ambos hábitats mostraron un  $F_v/F_{m_{pd}}$  en febrero y mayo; aunque las plantas en manchas mostraron  $F_v/F_{m_{pd}}$  más alto en junio (interacción de año x mes x hábitat:  $F_{2,258} = 3.6$ ,  $P = 0.03$  [Figura 3B]).

La eficiencia del PS II al medio día en mayo ( $F_v/F_{m_{md}}$ ) fue más baja en 2000 ( $0.700 \pm 0.011$ ) que en 2001 ( $0.738 \pm 0.009$ ,  $F_{1,32} = 10.8$ ,  $P = 0.003$ ).  $F_v/F_{m_{md}}$  diferió significativamente entre especies ( $F_{2,61} = 3.9$ ,  $P = 0.03$ ), mostrando *Salsola* valores más bajos que *Ballota* y *Lycium*.  $F_v/F_{m_{md}}$  no fue diferente entre los hábitats. El descenso desde el alba al medio día de  $F_v/F_m$  en mayo fue más alto para plantas en los claros ( $0.07 \pm 0.01$ ) que en las manchas ( $0.04 \pm 0.01$ ,  $F_{1,60} = 6.1$ ,  $P = 0.03$ ), y más alta en 2000 ( $0.07 \pm 0.01$ ) que en 2001 ( $0.03 \pm 0.01$ ,  $F_{1,60} = 7.5$ ,  $P = 0.01$ ); no hubo diferencias entre especies, ni interacciones significativas.

El área específica de hoja cambió significativamente entre años, meses y especies

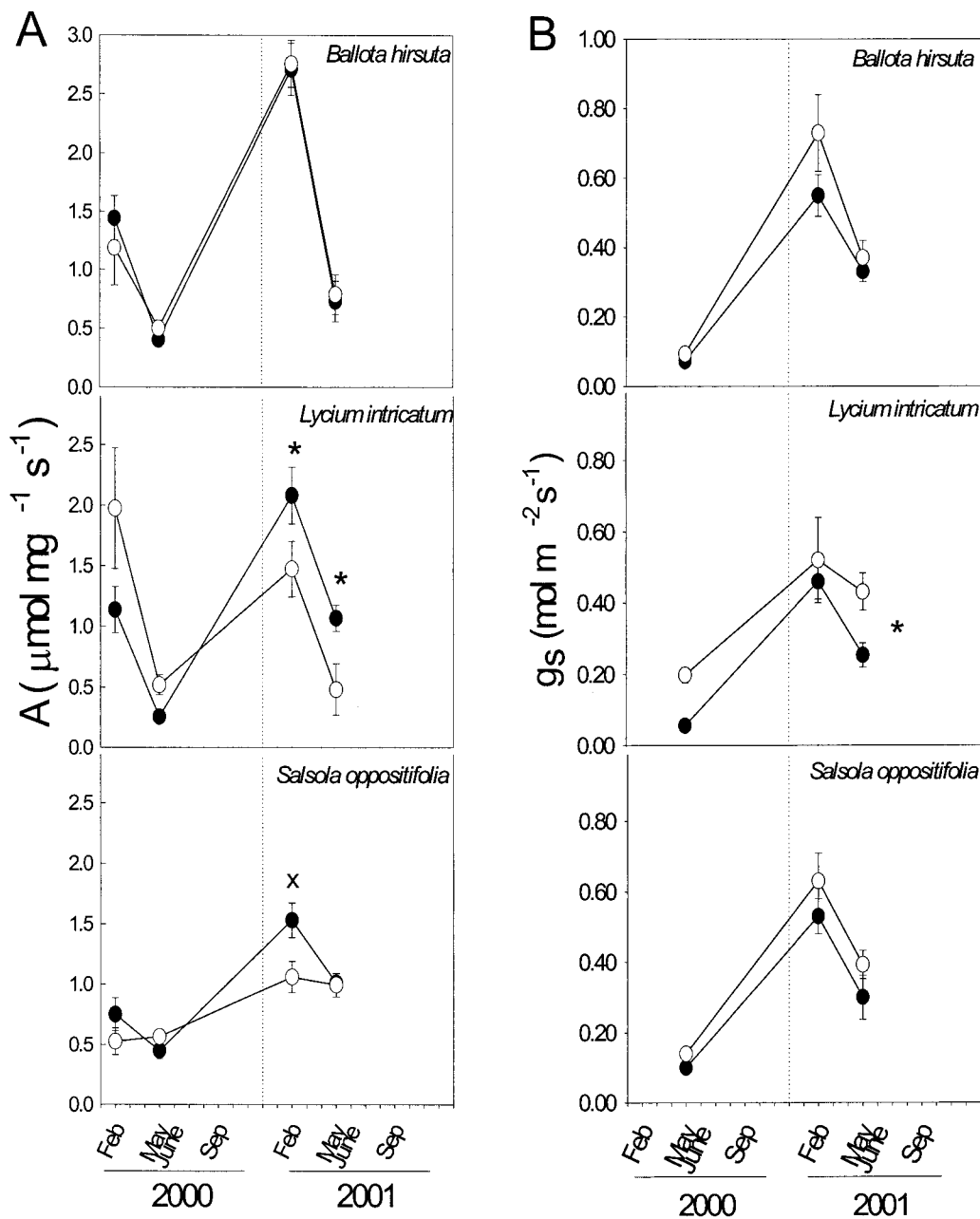


**Figura 3** Potencial hídrico al alba (A) y eficiencia del PS II (30' adaptado a oscuridad  $F_v/F_m$ ) (B) de plantas en manchas de *Ziziphus* (símbolos negros) y en claros (símbolos blancos) a lo largo de dos años, datos combinados de las tres especies ( $n = 21-24$  plantas). Los valores son medias  $\pm 1$  ES. Los asteriscos indican una diferencia significativa entre hábitats (manchas frente a claros) \* $p < 0.05$ ,  $x p < 0.1$ . Distribución de la precipitación (figura A, eje derecho), cada barra representa la lluvia acumulada entre dos fechas de muestreo consecutivas (i.e. Oct.'99 - Feb.'00, Feb.'00 - May.'00, etc.).

( $F_{2,152} = 7.0$ ,  $P = 0.001$ ), pero no cambió entre los hábitats. Debido a esta variabilidad, las tasas de asimilación se expresaron por unidad de masa, porque esto sería más consistente con la inversión de la planta en recursos a lo largo de las diferentes estaciones y años.

En general, la tasa fotosintética por la mañana ( $A_m$ ) fue más alta en febrero que en mayo ( $F_{1,168} = 109.5$ ,  $P < 0.0001$ ), y mostró un in-

cremento significativo de 2000 a 2001 en todas las especies y los hábitats ( $F_{2,168} = 10.6$ ,  $P = 0.0001$  [Figura 4A]). En manchas, sólo *Lycium* mostró una  $A_m$  más alta que la de

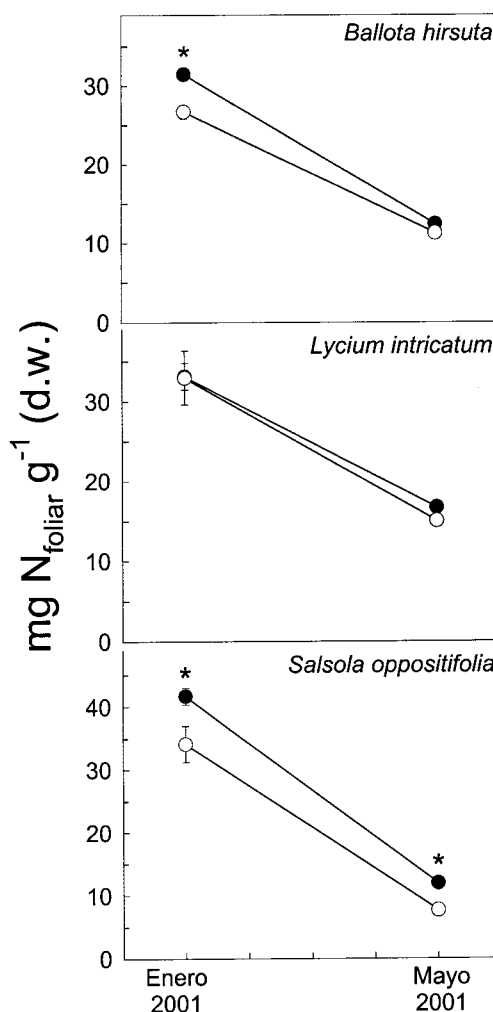


**Figura 4.** Tasa fotosintética por la mañana (A) y conductancia de la hoja (B) de las diferentes especies de arbusto viviendo en manchas de *Ziziphus* (símbolos negros) y en los claros (símbolos blancos) ( $n = 7-8$  plantas). Los valores son medias  $\pm 1$  ES. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los hábitats \* $p < 0.05$ , x  $p < 0.1$ .

plants en los claros en 2001, un efecto también marginalmente significativo para los arbustos de *Salsola*, pero no para *Ballota* (Figura 4A).

La tasa de conductancia por la mañana ( $g_{s-m}$ ) no pudo ser obtenida en 2000. Así, se compararon los valores de febrero frente a mayo en 2001, y los valores de 2000 frente a 2001 sólo para mayo. En 2001,  $g_{s-m}$  en *Ballota* y *Salsola* decayó desde febrero hasta mayo, pero no para *Lycium* (interacción de especie x hábitat:  $F_{2,96} = 6.5, P = 0.03$ , [Figura 4B]). En mayo,  $g_{s-m}$  fue más alta en 2001 que en 2000 ( $F_{1,69} = 83.6, P < 0.0001$ ), y *Lycium* mostró valores más altos en los claros que en las manchas (interacción especies x hábitat:  $F_{2,69} = 4.1, P < 0.02$  [Figura 4B]). Como consecuencia de estas diferencias, en mayo 2000 la eficiencia en el intercambio gaseoso ( $A/g_s$ ) fue mayor que en 2001 ( $F_{1,43} = 65.5, P < 0.0001$  entre especies y hábitat), y  $A/g_s$  fue más alta para *Lycium* en manchas, tanto en 2000 como en 2001.

Las tasas de asimilación a medio día ( $A_{md}$ ) en mayo fueron más altas en 2001 que en 2000 en todas las especies y los hábitats.  $A_{md}$  para *Lycium* en mayo 2001 fue marginalmente más alta en manchas ( $1.24 \pm 0.15 \mu\text{moles mg}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) que en los cla-



**Figura 5** Nitrógeno foliar en las tres especies de arbusto en manchas de *Ziziphus* (símbolos negros) y en los claros (símbolos blancos). Los valores son medias  $\pm 1$  ES ( $n = 7-8$  plantas). Los asteriscos indican diferencias signif. entre los hábitat \* $p < 0.05$ .

ros ( $0.69 \pm 0.22 \mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$ , interacción año x hábitat x especies:  $F_{1,42} = 4.3, P = 0.02$ ). Similarmente, la conductancia al medio día en mayo fue más alta en 2001 ( $0.25 \pm 0.02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en 2000 ( $0.05 \pm 0.01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $F_{1,41} = 43.1, P < 0.0001$ ), pero no difirió entre especies o

hábitats, y las interacciones no fueron significativas.

La concentración de nitrógeno descendió de enero a mayo ( $F_{1,114} = 995.1$ ,  $P < 0.0001$ ), con las tres especies mostrando el mismo patrón en ambos hábitat. La respuesta al hábitat cambió con la especie (interacción de hábitat x especies:  $F_{2,114} = 5.2$ ,  $P = 0.007$ ), siendo el contenido de nitrógeno en las hojas de *Baillota* y *Salsola* en manchas más alta que la de los arbustos en claros (Figura 5). El nitrógeno foliar expresado en base al área mostró los mismos resultados (datos no mostrados).

## Discusión

Los arbustos de *Ziziphus* actúan como 'ingenieros del ecosistema', formando manchas donde los suelos están enriquecidos con nutrientes, el microclima está mejorado, y las arenas móviles son estabilizadas. El efecto de las manchas de *Ziziphus* en el crecimiento de los arbustos asociados cambió de neutro a positivo al aumentar la disponibilidad de agua en el periodo de tiempo medido, y la agregación espacial de las especies sugiere que el balance final se inclina hacia los efectos positivos a largo plazo. Rasgos fisiológicos diferentes mostraron una respuesta diferente a la interacción, que también

cambió entre años y especies. Sin embargo, el efecto de las manchas es sutil, ya que en el año seco las plantas en los claros tuvieron mejores relaciones hídricas que las plantas en las manchas, una diferencia que no se tradujo en mayor crecimiento, en el año más húmedo, cuando ambos hábitat tuvieron una disponibilidad de agua similar, sólo las plantas en manchas aprovecharon estos recursos y crecieron más. El aumento de la fertilidad del suelo en las manchas puede determinar el beneficio para los arbustos asociados, a través del aumento de las tasas de asimilación o de los recursos disponibles para el crecimiento.

### *Islas de recursos*

Las 'islas de recursos' de *Ziziphus* son el resultado de varios factores que contribuyen a la mejora del hábitat en las manchas. La temperatura diurna de la superficie del suelo fue más baja debajo de las copas, un factor importante cuando en junio y septiembre las temperaturas del suelo en los claros pueden alcanzar 40 °C (Tabla 1). Se sabe que la reducción de la temperatura por las copas puede tener un efecto beneficioso en sistemas áridos (Nobel 1984, Valiente-Banuet *et al.* 1991), y además puede potenciar la actividad animal (y por tanto las deposiciones orgánicas) en las manchas (Dean *et al.* 1999),

particularmente en los desiertos, donde la temperatura del suelo es el factor térmico más importante para muchos organismos (Whitford 2002, Whitford & Ettershank 1975). La menor temperatura y mayor humedad relativa del aire bajo las copas puede reducir potencialmente la pérdida de agua del suelo y de las plantas mediante la bajada de la evapotranspiración (Domingo *et al.* 1999).

Además del efecto del microclima, las copas de *Ziziphus* tienen efectos sobre el sustrato, ya que aparecen invariablemente sobre un gran montículo de arena. En zonas áridas del norte de África, esta especie es conocida por la formación de *nebkhas*, término árabe para los montículos de sedimentos transportados por el viento que se acumulan alrededor de los arbustos (Killian 1945, Le Houérou 1986, Tengberg & Chen 1998). Se piensa que los *nebkhas* de *Ziziphus* tienen la misma edad que el arbusto, y que su ocurrencia y desarrollo está relacionado con la presencia del arbusto, como se deduce de la correlación entre altura de la arena y diámetro de la mancha mostrado en un estudio extensivo de *nebkhas* de *Ziziphus* en Túnez (Tengberg & Chen 1998), y se ha encontrado en nuestro estudio en Torregarcía. En este sitio, los *nebkhas* cambian la estructura del suelo, aumentan el volumen de sustrato disponible

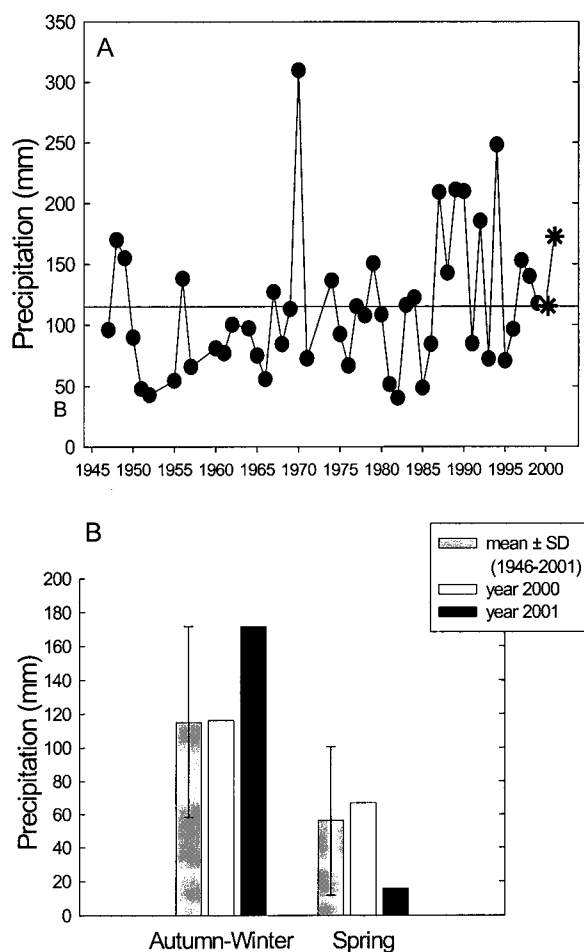
para las raíces y mejoran la textura del suelo relativo al suelo duro y rocoso de los interespacios en claros. Estos efectos son similares a otros referidos en el Desierto de Mojave, donde *Kochia californica* acumula grandes montículos de suelo y cambia la estructura y composición química del suelo, proporcionando así un hábitat más adecuado para otras especies (Vasek & Lund 1980). La fertilidad del suelo bajo *Ziziphus* fue muy diferente a la de los claros, con casi tres veces más nitrógeno y materia orgánica, y más de cuatro veces más fósforo que en los suelos de claros (Tabla 2). Este enriquecimiento ocurre gradualmente al aumentar el tamaño de los *nebkha* (Figura 1), y así se relaciona claramente con los efectos autogénicos de *Ziziphus*. Además, el análisis de isoperoxidasas sugirió que los *nebkhas* resultan del desarrollo de sólo un individuo. El enriquecimiento del suelo ocurre potencialmente mediante la acumulación de hojarasca y aumento de la actividad de microorganismos (Killian 1945, Dougill & Thomas 2002). En resumen, las manchas de *Ziziphus* mejoran en gran medida el microclima, además de mejorar la composición química y estructura mediante cambios autogénicos.

*Efecto de las 'islas de recursos' sobre arbustos asociados: variabilidad temporal y funcional*

El estado hídrico de los arbustos fue mejor en el año 2001 que en 2000, como muestran los valores de potencial hídrico, contenido relativo de agua, eficiencia fotoquímica y conductancia de las hojas (Figura 2). Esta mejora se relacionó con la distribución de la precipitación, ya que en ambos años la precipitación fue similar al promedio de los 54 años anteriores (Oct. a Sept.: 184 mm), pero difirió en su distribución estacional. La precipitación de otoño a invierno de 2000 fue un 23 % inferior que en 2001, mientras que la primavera fue casi un 30 % más húmeda en 2000 (Figura 2 & 6B). Parece que la mayor disponibilidad de agua en otoño e invierno fue de mayor importancia para el funcionamiento de las plantas que la lluvia de primavera, como se ha visto en otros sistemas desérticos donde la distribución temporal e intensidad son más importantes que la cantidad de precipitación total (Gunster 1993). Por lo tanto, por simplicidad, nos referiremos al año 2000 como el año más seco y al 2001 como el más húmedo.

Las respuesta de *Ballota*, *Lycium* y *Salsola* a la interacción con *Ziziphus* en las 'islas de

recursos' cambió entre años: la respuesta del crecimiento en las manchas cambió de neutra en el más seco 2000 a positiva en el más húmedo 2001. Las plantas en los claros no mejoraron su crecimiento al aumentar la disponibilidad de agua, mientras que las plantas



**Figure 6.** Variabilidad interanual en las precipitaciones de otoño-invierno (Oct.-Feb.) desde 1946 a 2001 en la estación meteorológica de Retamar (~2 km from Torregarcía, Almería). The horizontal line represents the mean autumn-winter precipitation for the period. Stars indicate years of study: 2000 and 2001. Data are from Confederación Hidrográfica del Sur (Spanish Ministerio de Medio Ambiente).

en manchas produjeron tallos más largos en el año más húmedo (2001), además de producir más biomasa que las plantas en los claros (Figura 1). Para las tres especies de arbusto estudiadas aquí, parece que cuando la disponibilidad de agua es más alta, las plantas en manchas son capaces de aprovechar estos recursos para crecer más, mientras que las plantas en los claros no lo hicieron, sugiriendo que deben estar más limitados por otros recursos. Beneficiando el crecimiento de las plantas cuando el agua está disponible, las manchas de *Ziziphus* juegan un papel importante para las poblaciones de especies que se encuentran en las manchas.

Varias variables fisiológicas evidenciaron la mayor disponibilidad de agua en el año 2001. Como es esperable cuando hay más agua disponible, las tasas fotosintéticas aumentaron en el 2001 relativas al 2000. Pero las mejoras en el potencial hídrico al alba, la eficiencia fotoquímica y las tasas fotosintéticas por la mañana fueron evidentes sólo para plantas en las manchas y no para plantas en los claros (Figuras 2 & 3). En concordancia con los patrones de crecimiento, esta tendencia sugiere que el incremento en precipitación fue más eficiente para las plantas en las manchas. En mayo 2000 el potencial hídrico al alba y la eficiencia fotoquímica fueron más bajas para

plantas en las manchas, mientras que en junio de 2001 con potenciales similares en ambos hábitats el patrón fue inverso (Figura 3). Esto puede sugerir que bajo la misma limitación hídrica, las plantas en las manchas estaban menos estresadas, al amortiguar las copas de los vecinos las temperaturas del suelo (Tabla 1). Los potenciales hídricos a medio día, más altos en los claros, pueden estar causados por la mayor biomasa transpirante en las manchas, lo que contribuye al mayor descenso en el agua del suelo. El descenso de  $F_v/F_m$ , sin embargo, fue más alto para las plantas en los claros, lo que sugiere de nuevo que las plantas se benefician de las menores temperaturas de las manchas.

En general, las plantas en suelos más ricos tuvieron mayor contenido de nitrógeno en las hojas, y consecuentemente tasas fotosintéticas más altas (Field & Mooney 1986, Lajtha & Whitford 1989). Los suelos en manchas de *Ziziphus* tuvieron significativamente más nitrógeno que los suelos en los claros, y las hojas de *Ballota* y *Salsola* mostraron contenidos significativamente más altos de nitrógeno en manchas que en claros, pero no *Lycium*. Sin embargo, sólo *Salsola* mostró tasas fotosintéticas marginalmente más altas en las manchas. En promedio, el 75 % del N foliar está relacionado con la fotosíntesis



(Field & Mooney 1986), aunque grandes cantidades de N foliar forman parte de otras moléculas, por ejemplo compuestos anti-herbívoros, o proteínas de reserva (Field & Mooney 1986, Chapin *et al.* 1990). La falta de correlación entre el N foliar y las tasas fotosintéticas en *Ballota* y *Lycium* en las manchas puede explicarse bien por la acumulación de Rubisco no activa o por limitación de agua.

Los mecanismos mediante los cuales el crecimiento es facilitado en las manchas parece ser específico de cada especie, al menos en algunos aspectos, y en general, los arbustos asociados a las manchas de *Ziziphus* se benefician del aumento de la fertilidad del suelo que aumenta las tasas de asimilación y nitrógeno foliar, además de amortiguar las condiciones climáticas extremas reduciendo el estrés.

En general, las variables fisiológicas sugieren cambios en la importancia de la competencia y la facilitación con el tiempo. En un año seco, las plantas en manchas parecen competir por el agua (como muestran los potenciales más bajos relativos a los claros) aunque esto se compensa con los efectos positivos de las 'islas de recursos' de *Ziziphus*, siendo el crecimiento en manchas y claros similar. Sin

embargo, en el año húmedo, la competencia por el agua en las manchas es menos intensa, y los efectos positivos los sobrepasan. Las plantas en manchas tuvieron mayor eficiencia fotoquímica, mayor contenido de nitrógeno en las hojas y mayor tasa fotosintética, y consecuentemente, mayor tasa de crecimiento en manchas que en claros. Parece que las fluctuaciones en la disponibilidad de agua influyen en la importancia de otros mecanismos de interacción, algo que debería considerarse cuando se analizan las interacciones, especialmente en regiones con patrones irregulares de precipitación. Por ejemplo, en Torregarcía se encontró un cambio en el balance de la interacción entre dos años (2000 y 2001) que difirieron en un 23 % en la lluvia de otoño-invierno, pero cuya variabilidad es más alta si miramos a periodos más largos (Figura 6). En este estudio, se analizó el cambio en la respuesta de las plantas de un otoño-invierno promedio a uno húmedo, pero sería especialmente interesante conocer cómo la interacción cambia en años con condiciones más secas, que son más frecuentes en esta zona (el 60 % de los años tienen precipitaciones por debajo de la media en otoño-invierno, Figura 6). Por lo tanto, si las interacciones siguen las variaciones climáticas, encontraremos patrones que varían entre años, y la dinámica de la comunidad a

largo plazo estará dirigida por estas oscilaciones. Así, el seguimiento a largo plazo de las interacciones sería necesario para entender y predecir el funcionamiento de las comunidades en condiciones climáticas futuras.

## Referencias

- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70, 26-34.
- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends on Ecology and Evolution* 14, 273-277.
- Bertness M.D. & 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. & Hacker S.D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* 144, 363-372.
- Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958-1965.
- Callaway R.M., DeLucia E.H., Moore D., Nowak R. & Schlesinger W.H. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77, 2130-2141.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The botanical review* 61, 306-349.
- 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. & 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. & Schlesinger W.H. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77, 2130-2141.
- Callaway, R.M. & Pugnaire, F.I. 1999. Facilitation in plant communities. *Handbook of Functional Plant Ecology*. eds. Pug-

- naire F. I. & Valladares F. pp: 623-648, Marcel Dekker Inc., New York.
- Castillo, F.J., Penel, C. & Greppin, H. 1984. Peroxidase release induced by ozone in *Sedum album* leaves. Involvement of  $Ca^{2+}$ . *Plant Physiology* 74, 846-851.
- Chapin F.S.I., Walker L.R., Fastie C.L. & Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64, 149-175.
- Chapin III, F.S., Schulze, E.D. & Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 423-447.
- Dale, M. R. T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge: University Press.
- Dean W.R.J., Milton S.J. & Jeltsch F. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environment* 41, 61-78.
- Diggle, P. J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. London: Academic Press.
- Domingo F., Villagarcía L., Brenner A.J. & Puigdefabregas J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 95, 67-84.
- Dougill A.J. & Thomas A.D. 2002. Nebkha dunes in the Molopo Basin, South Africa and Botswana: formation controls and their validity as indicators of soil degradation. *Journal of Arid Environment* 50, 413-428.
- Field C.B. & Mooney H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the plant form and function* (ed Givnish T.J.), pp. 25-55. Cambridge U. Press, Cambridge.
- Forseth I.N., Wait D.A. & 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.
- Gallardo, A. & Schlesinger, W.H. 1995. Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* 28: 55-68.
- Garcia-Moya E. & McKell C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen

- economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51, 81-88.
- Getis A. & Franklin J. 1987. Second-order neighborhood analysis or mapped point patterns. *Ecology* 68, 473-477.
- Golberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J. & Stewart-Oaten A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80, 1118-1131.
- Greenlee J.T. & 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. 1979. *Plant strategies and vegetation*. Wiley, Chichester
- Gunster, A. 1993. Does the timing and intensity of rain events affect resource allocation in serotinous desert plants? *Acta Oecologia* 14, 153-159.
- 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, 572-582.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78, 1966-1975.
- Killian C. 1945. Un cas très particulier d'humification au désert, due à l'activité des micro-organismes dans le sol des nebka. *Revue Canadienne de Biologie* 4, 3-36.
- 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.
- Lajtha K. & Whitford W.G. 1989. The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia* 80, 341-348.
- Le Houerou H.N. 1986. Hot deserts and arid shrubland. In: *Ecosystems of the World. vol. 12B* (eds Everari M. & Goodall D.W.), pp. 130-131.
- Martínez-Meza, E. & Whitford, W.G. 1996. Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan Desert shrubs. *Journal of Arid Environment* 32, 271-287.

- McAuliffe J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131, 459-490.
- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. 1997. Mechanism of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* 20, 175-184.
- Nobel, P.S. (1984) Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia*, 62, 310-317.
- Peltzer D.A. & Köchy M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89, 519-527.
- Polis, G.A. 1991. Desert communities an overview of patterns and processes. In G. Polis ed., *The ecology of desert communities*, pp. 1-26. The University of Arizona Press, Tucson.
- Porta Casanellas, J., López-Acevedo Reguerin, M. & Rodríguez Ochoa, R. (1986). *Técnicas y experimentos en edafología*. Lleida: Col·legi Oficial D'Enginyers Agrònoms.
- Pugnaire F.I. & Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42-49.
- Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 1420-1426.
- Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., Soyza de A.G. & Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69, 69-106.
- Ripley, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255-266.
- Roughgarden, J. & Diamond, J. 1986. The role of species interactions in community ecology. *Community Ecology*. eds. Diamond, J. & Case, T.J., pp: 333-343, Harper & Row Publishers Inc., New York.
- 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, 364-374.
- Sharpe, C. (1991). Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid sa-

- vanna. *Journal of Vegetation Science*, 2, 565-572.
- Shumway S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124, 138-148.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. 1973. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. WH Freeman Co., San Francisco.
- Tengberg A. & Chen D. 1998. A comparative analysis of nebkhas in central Tunisia and northern Burkina Faso. *Geomorphology* 22, 181-192.
- Tielborger K. & 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.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Underwood, A.J. 1997. Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. & Vazquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2, 15-20.
- Vasek F.C. & Lund L.J. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave desert dry lake. *Ecology* 61, 1013-1028.
- Wardle D.A., Barker G.M., Bonner K.I. & 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. & Olsen, S.R. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO<sub>3</sub> extracts from soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29, 677-678.
- 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.
- Whitford, W.G. & Ettershank, G. 1975. Factors affecting foraging activity in

- Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4, 689-696.
- Whitford, W.G. 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, London.
- Wilson J.B. & Agnew A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23, 263-336.

### AGREGACIÓN ESPACIAL ENTRE ARBUSTOS Y SUS CONSECUENCIAS PARA EL ÉXITO

#### REPRODUCTIVO

##### Resumen

La relación entre los patrones de distribución espacial de las plantas y los procesos ecológicos que subyacen determina el funcionamiento de las comunidades vegetales. Es frecuente que de la agregación entre especies se infieran relaciones positivas entre ellas, pero no son comunes los trabajos que investigan empíricamente esta relación. Así mismo, los estudios que analizan las consecuencias de la facilitación, raramente incorporan el éxito reproductivo como variable, aún cuando es la respuesta más integradora de las plantas a sus condiciones de vida. Para enlazar patrones espaciales y procesos ecológicos, analizamos la distribución espacial de dos especies de arbusto (una dominante y otra subordinada), y estimamos la consecuencias que tiene su distribución para el éxito reproductivo de la especie subordinada. Probamos la significación estadística del patrón de distribución espacial de las dos especies mediante análisis de segundo orden del patrón de puntos bivariantes (función de la  $K$  de Ripley). La respuesta de *Asparagus albus*, la especie subordinada, se midió como: i) supervivencia de plántulas transplantadas en dos hábitats contrastados: en 'islas' del arbusto dominante (*Ziziphus lotus*), y en los claros, y ii) como reproducción de plantas viviendo naturalmente en ambos ambientes. Las dos especies estaban agregadas significativamente. Las plántulas de *Asparagus albus* transplantadas a 'islas' sobrevivieron más que en los claros. Viviendo en comunidad, las plantas de *Asparagus albus* produjeron más flores, más frutos y mayor masa de semillas que cuando estaban en claros. Estos resultados sugieren que la agregación espacial de las especies puede indicar una interacción positiva que afecta directamente la eficacia biológica ('fitness') de la especie subordinada. La facilitación, al inducir cambios en el comportamiento reproductivo de las plantas, puede afectar la demografía y dinámica de la población de *Asparagus albus*.



## Introducción

Las relaciones positivas entre plantas se proponen actualmente como fuerzas ubicuas que dirigen la estructura y función de la comunidad (Bertness & Callaway 1994, Callaway 1995, Stachowicz 2001, Callaway *et al.* 2002). Existen ahora muchos ejemplos de interacciones positivas entre plantas, que van desde los efectos de planta nodriza, es decir, el aumento del crecimiento y supervivencia de plántulas viviendo bajo árboles y arbustos (Egerton *et al.* 2000, Tewksbury & Lloyd 2001), hasta arbustos y árboles que facilitan el crecimiento de las hierbas bajo las copas (Pugnaire *et al.* 1996a, b, Holzapfel & Mahall, 1999). Las interacciones positivas ocurren en comunidades vegetales y climas muy diferentes, desde desiertos (Went 1942, Tielbörger & Kadmon 1995) hasta ambientes árticos (Brooker & Callaghan 1999), y se relacionan con frecuencia con la agregación espacial de las especies, ya que 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 & Nakhutsrishvili 1998, Eccles *et al.* 1999),

aunque la relación entre agregación espacial e interacciones positivas es raramente probada. Hay, sin embargo, evidencia 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 & Prati, 2001).

La interacción entre plantas vecinas puede influir en el éxito reproductivo. No obstante, los estudios sobre comunidades han examinado raramente los componentes de eficacia biológica (fitness) de la facilitación (pero ver Tielbörger & Kadmon 2000, Shumway 2000). Cuando se analiza la eficacia biológica es importante examinar sus diferentes componentes y considerar diferentes estadios vitales, porque los variados componentes proporcionan información sobre el comportamiento ecológico de las especies (Howard & Goldberg 2001), y porque el balance de la interacción entre especies puede variar con la edad de la planta (Pugnaire *et al.* 1996a, Rousset & Lepart 2000).

En un intento de relacionar patrones espaciales e interacciones ecológicas, se analizó la distribución espacial de dos especies de ar-

busto e investigamos las consecuencias de su interacción para la especie subordinada en el semiárido del sudeste peninsular español. El éxito reproductivo se midió a dos estadios de edad diferentes, como supervivencia de plántulas y como producción reproductiva de plantas adultas, para determinar el efecto general de la facilitación en la eficacia biológica. En ecosistemas áridos, donde las plantas están frecuentemente agregadas en manchas y soportan condiciones adversas, la facilitación es un proceso común y cualquier mejora ambiental causada por una planta puede llevar a una importante respuesta positiva en un vecino.

Se probaron dos hipótesis generales usando este sistema:

- i. La agregación espacial de las especies puede ser indicativa de efectos positivos subyacentes.
- ii. Las interacciones positivas tienen efectos significativos en la eficacia biológica de las especies vecinas, mejorando su funcionamiento y producción reproductiva.

## Métodos

### Área de estudio

El sitio de estudio es un área costera de dunas localizada en el Parque Natural de Cabo de Gata - Níjar, Almería (36° 50' N, 2° 23' O). El clima es mediterráneo seco, caracterizado por precipitaciones bajas e irregulares (media de 204 mm), temperaturas invernales suaves (medias de las mínimas en invierno sobre 8°C), y veranos cálidos (media de las máximas estivales 30.3°C). El suelo es arenoso y modelado por dunas semi-móviles, fijadas por la vegetación sobre un sustrato de playas fósiles del cuaternario.

La vegetación ocurre en manchas discretas, separadas de suelo con baja cobertura. Estas manchas están dominadas por *Ziziphus lotus* (L.) Lam. (Rhamnaceae), un arbusto espinoso que forma grandes copas hemisféricas de 1-3 metros de altura y que congregan a muchas otras especies de arbustos y hierbas. Las copas están muy ramificadas, con ramas intrincadas. Cada copa de *Ziziphus lotus* (*Ziziphus* a partir de aquí) cubre aproximadamente de 10-20 m<sup>2</sup>. Las condiciones microclimáticas dentro de la copa son diferentes de las de la matriz circundante (Chapter 1).

Se eligió *Asparagus albus* L. (Liliaceae) como arbusto de estudio porque es una planta común en el área que crece en claros pero con más frecuencia se asocia a otros arbustos,

principalmente *Ziziphus*, y porque además es fácil de diferenciar en individuos discretos. *Asparagus albus* (*Asparagus* a partir de aquí) es un arbusto espinoso de hasta 0.9 m de altura, con varios tallos leñosos que emergen de una agregación de tubérculos carnosos de reserva. Las plantas tienen cladodios caducos que se caen al final de la estación de crecimiento (mayo-junio). Las flores son hermafroditas y florecen abundantemente al final del verano. Los frutos maduran en otoño (final de septiembre - octubre) y son dispersados por pájaros.

#### *Análisis espacial*

Una parcela de 150 m x 150 m se seleccionó y subdividió en 36 subparcelas de 25 m x 25 m en noviembre 1999. Las coordenadas del centro estimado de cada individuo de *Ziziphus* y de *Asparagus* más altos de 10 cm se registró con una precisión de 5 cm. Para las copas de *Ziziphus*, el diámetro máximo y su perpendicular se midieron para relacionar la distribución espacial de *Asparagus* al tamaño de *Ziziphus*. Los individuos de *Asparagus* se dividieron en dos clases de tamaño dependiendo de su diámetro ( $\leq 0.2$  m o  $> 0.2$  m).

El patrón de distribución espacial se analizó utilizando la función de la K de Ripley (Ri-

pley 1976, Haase 1995), que se considera por lo general la mejor técnica para el análisis bivariante del patrón de puntos (Dale 1999). La función K considera cada planta el punto central de un círculo de radio  $t$ , contando el número de puntos encontrados en el círculo. Se utilizó un procedimiento para corregir el efecto de los bordes (Getis and Franklin 1987, modificado por Haase 1995) que proporciona resultados adecuados para distancias hasta la mitad del lado más corto de la parcela (Haase 1995). Si la distribución de los puntos es de Poisson al azar, el valor esperado de la función acumulada  $K(t)$  equivale a  $\pi t^2$ , i.e. el área del círculo de radio  $t$ , lo que da una figura lineal de  $\sqrt{K(t)}$  frente a  $t$ . Para una interpretación más fácil, se representa el estadístico derivado  $\sqrt{K(t) / \pi} - t$  que se representa generalmente así porque esta expresión tiene un valor esperado de 0 para cualquier valor de  $t$  cuando el patrón es de Poisson al azar (Sharpe 1991).

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial se probó mediante reposicionamiento al azar de todos los puntos en la parcela, y después analizando el patrón generado según la técnica explicada más arriba. Para la significación estadística, se usaron los valores de los límites en las colas del 2.5% de las 1000 aleatorizaciones (media  $\pm 1.96$  DE) para intervalos

de confianza del 95%. Si la desviación del estadístico muestreado del valor esperado 0 es significativamente positiva, se asume que los puntos muestreados están agregados, mientras que una desviación significativamente negativa sugiere un patrón regular (uniforme) (Diggle 1983). Si el estadístico muestreado se encuentra dentro de los límites del intervalo de confianza para cualquier  $t$ , entonces no se puede rechazar la hipótesis de aleatoriedad espacial. La representación de  $\sqrt{K(t) / \pi} - t$  frente a  $t$  revela los patrones espaciales a los varios valores de la distancia  $t$ . Valores positivos indican agregación, mientras que los negativos indican regularidad.

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa se probó para las dos especies, *Ziziphus* y *Asparagus*, con un procedimiento modificado para el análisis de la distribución del patrón bivalente, y el análisis estadístico de los datos se realizó con el programa SPPA (Haase 1997).

#### *Experimento de trasplante de plántulas*

Si la agregación de *Asparagus* en manchas de *Ziziphus* es consecuencia de la interacción positiva entre las dos especies, se encontrará mayor supervivencia, crecimiento y eficien-

cia biológica ('fitness') de las plantas de *Asparagus* viviendo en manchas de *Ziziphus* que los individuos viviendo en los claros. Para probar esto se transplantaron plántulas de *Asparagus* tanto en manchas como en los claros. Ochenta plántulas de *Asparagus* se recogieron en febrero 2000 del sitio del estudio, principalmente de las manchas de *Ziziphus*. Las plántulas se plantaron en macetas con una mezcla de 50 % suelo de manchas y 50 % suelo de claros, y se llevaron a un jardín común donde se regaron según fue requerido. Después de un mes, cada plántula fue plantada al azar en un sitio bajo la copa de *Ziziphus* o en los claros ( $n = 40$  plántulas por sitio). Se establecieron sitios en manchas y en claros pareados para minimizar la heterogeneidad espacial. Las plantas se regaron durante tres semanas después del trasplante para minimizar el choque de sequía ya que la estación fue muy seca. Transcurridos 9 meses, las plantas fueron muestreadas y los valores de supervivencia se compararon con pruebas de Chi-cuadrado.

#### *Respuesta de la eficacia biológica ('fitness') a la agregación espacial*

El éxito reproductivo de los arbustos adultos de *Asparagus* se examinó en los claros y en las manchas vecinas de *Ziziphus*. Debido al

bajo número de plantas creciendo solas en los claros, las réplicas se limitaron a seis.

El número de tallos en cada planta se contó en el momento de la floración (septiembre 2000): se eligieron al azar dos tallos con flores y se marcaron para seguir su desarrollo. Se estimó el número total de flores por planta contando el número de tallos con flores por planta, el número de nodos con flores por tallo seleccionado, y el número de flores por nodo en cinco nodos al azar, y se multiplicaron estos valores. En el momento de la fructificación (octubre), se estimó el número total de frutos por planta como se hizo para las flores. Cuando los frutos estuvieron maduros, se recolectaron y pesaron de 10 a 15 frutos por planta (número de réplicas limitado por la baja producción de frutos en los claros), y entonces se separaron, contaron y pesaron las semillas. Se compararon las variables reproductivas de plantas dentro y fuera de manchas de *Ziziphus* mediante pruebas no paramétricas de Mann-Whitney U, ya que las variables no tenían una distribución normal ni se normalizaban mediante transformaciones.

## Resultados

### *Análisis espacial*

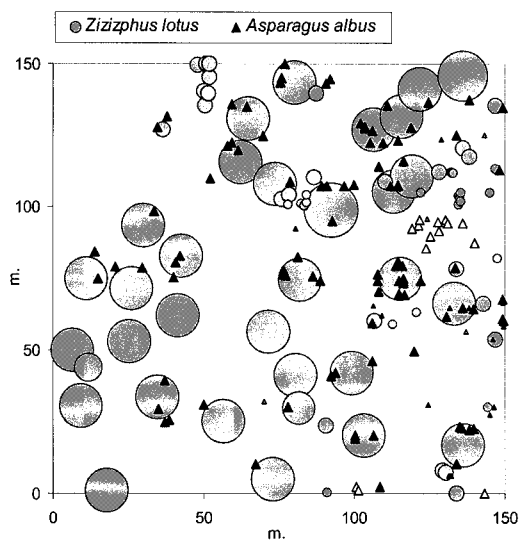
Se registraron 79 individuos de *Ziziphus* y 129 de *Asparagus*. El diámetro medio de las manchas de *Ziziphus* fue de 12.5 m y la altura media de 3.13 m. La distribución espacial de las dos especies mostró una tendencia a la agregación (Figura 1). Hubo una fuerte y significativa asociación entre *Ziziphus* y *Asparagus* (Figura 2), ya que los individuos de *Asparagus* aparecían con más frecuencia en las manchas de *Ziziphus* que en los claros o asociados con otras especies de arbusto, como mostró la función de la *K* de Ripley.

### *Experimento de transplante de plántulas*

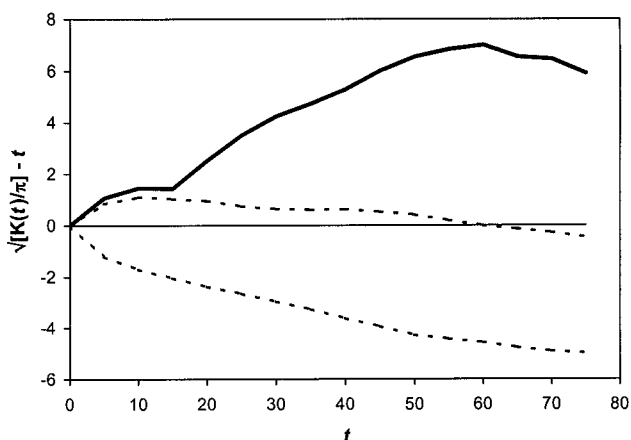
La supervivencia de las plántulas de *Asparagus* fue diferente dependiendo de la localización. Sólo el 10 % de las plántulas plantadas en hábitat de claros sobrevivió, mientras que en las manchas el 32.5 % de los individuos continuaba creciendo tras 9 meses en el campo. Las diferencias en supervivencia fueron significativamente diferentes ( $\chi^2 = 4.77$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.029$ ).

### *Respuesta de la eficacia biológica ('fitness') a la agregación espacial*

Todas las medidas de éxito reproductivo fueron más altas para las plantas viviendo en manchas de *Ziziphus* que para las plantas en



**Figura 1.** Mapa de la distribución de *Ziziphus lotus* y *Asparagus albus* en una franja de dunas en la costa de Almería. Los arbustos están dibujados a escala según tres clases de tamaño ( $\leq 1$  m, 1-4 m, y  $> 4$  m) para *Ziziphus lotus* y dos ( $\leq 0.2$  m y  $> 0.2$  m) para *Asparagus albus*. Los triángulos blancos representan plantas de *Asparagus* junto a otras especies de arbusto.



**Figura 2.** Análisis espacial de segundo orden del patrón de distribución de *Asparagus albus* y *Ziziphus lotus* en Torregarcía (Almería). La representación de  $\sqrt{K(t)/\pi} - t$  frente a  $t$  revela patrones espaciales a varios valores de la distancia  $t$  a los vecinos. Los valores positivos indican agregación, y los negativos significan regularidad. Las líneas de puntos dan los intervalos de confianza para el 95% de aleatoriedad espacial completa (resultado de 1000 randomizaciones).

en los claros (Tabla 1), excepto por el peso medio de los frutos que no difirió ( $Z = 1.32$ ,  $P = 0.19$ ) (Figura 3A). El número total de flores, número total de frutos y masa total de semillas por planta fue aproximadamente un 85 % superior para las plantas en las manchas que para las plantas en los claros. Las plantas viviendo en asociación exhibieron una mayor producción de todas las unidades reproductivas. Las plantas en manchas produjeron más nodo con flores por tallo y mayor número de flores por nodo.

A nivel de la población, el 88% de las semillas fueron producidas por las plantas en las

manchas, mientras sólo el 12 % fueron producidas por las que estaban en los claros (Figura 3B-C). Todos los frutos contenían una semilla (excepto por cuatro frutos de una misma planta que tenían tres semillas), así que el número de frutos se correspondió con el número de semillas.

Las medidas absolutas del éxito reproductivo expresadas en una base individual mostraron la mayor fertilidad de las plantas en las manchas. Además, una medida relativa del éxito reproductivo, es decir, la proporción de flores que se desarrollan en frutos ('fruit set') fue también más alta para las plantas en manchas. Por lo tanto, las plantas en las manchas no

**Tabla 1.** Éxito reproductivo de plantas de *Asparagus albus* viviendo en manchas de *Ziziphus lotus* y en los claros. Los valores son medias  $\pm$  errores estándar,  $n = 6$ . (en negrita diferencias estadísticamente significativas  $P < 0.05$ ).

	MANCHAS	CLAROS	Z	p
Nº total de tallos	35.8 $\pm$ 12.9	27.5 $\pm$ 5.0	0.08	0.94
% de tallos con flores	37.6 $\pm$ 4.7	23.8 $\pm$ 5.1	1.68	0.09
Nodos con flores / tallos	158.8 $\pm$ 23.1	44.1 $\pm$ 14.4	2.72	<b>0.006</b>
Flores / nodos	10.8 $\pm$ 0.6	6.1 $\pm$ 0.4	2.88	<b>0.004</b>
Flores / tallo	1725 $\pm$ 279	291 $\pm$ 108	2.72	<b>0.006</b>
Flores / planta	20250 $\pm$ 6193	3505 $\pm$ 2516	2.56	<b>0.01</b>
Nodos con flores / tallo	125.9 $\pm$ 18.3	28.0 $\pm$ 17.3	2.40	<b>0.01</b>
Frutos / nodo	4.0 $\pm$ 0.3	1.4 $\pm$ 0.4	2.88	<b>0.004</b>
Frutos / tallo	505.3 $\pm$ 77.9	54.2 $\pm$ 35.3	2.88	<b>0.004</b>
Frutos / planta	5813 $\pm$ 1834	826 $\pm$ 740	2.56	<b>0.01</b>
Fruit set (%)	30.3 $\pm$ 3.2	12.2 $\pm$ 4.6	2.24	<b>0.02</b>

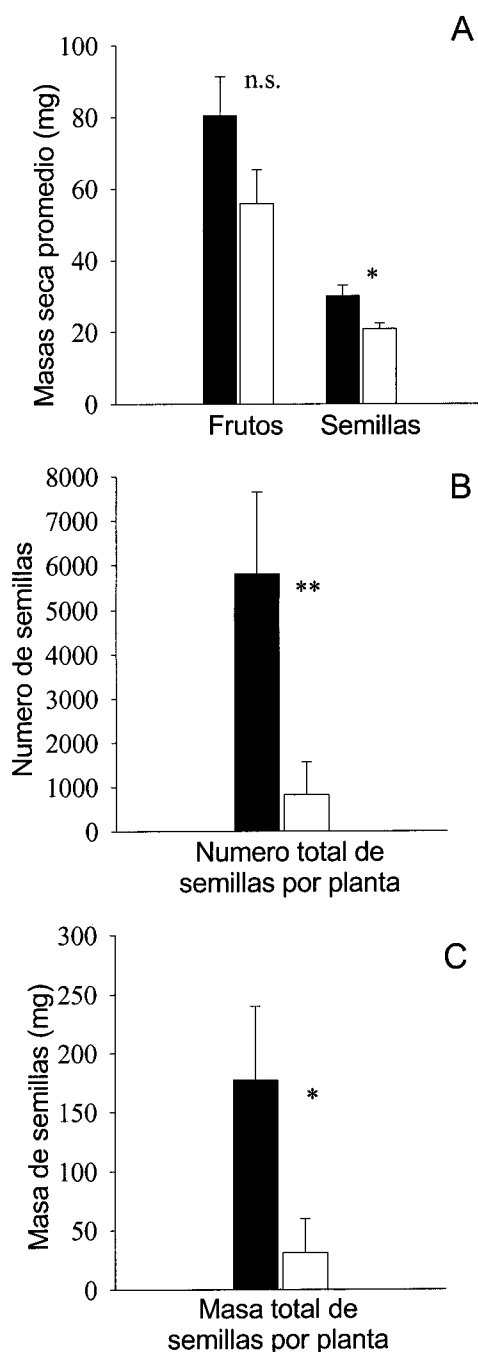
sólo produjeron más flores, sino que también una mayor proporción de éstas se desarrollaron en frutos maduros. Las plantas asociadas produjeron semillas más pesadas (Figura 3A). El número de semillas totales y la cantidad total de biomasa que entra en el banco de semillas fue significativamente mayor en las plantas en hábitat junto a *Ziziphus* que en las que vivían en los claros (Figura 3).

## Discusión

Nuestros datos confirman la hipótesis de que el patrón de distribución espacial era consecuencia de la interacción entre las dos especies, con efectos en el 'fitness' de la planta. *Asparagus* estaba significativamente asociado a las manchas de *Ziziphus*, y las plantas viviendo en manchas y en los claros difirieron ampliamente en su éxito reproductivo. La supervivencia de plántulas, la fertilidad de las

plantas y la biomasa reproductiva fueron significativamente más altas para las plantas viviendo en manchas de *Ziziphus*, lo que sugiere que la agregación espacial de las especies puede reflejar una interacción que afecta directamente a la eficacia biológica ('fitness').

La agregación espacial entre plantas está bien documentada en ambientes áridos y semiáridos, donde la vegetación se distribuye frecuentemente en un mosaico de dos fases compuesto por manchas con una alta cobertura vegetal en una matriz de escasa cobertura (Montaña 1992, Aguiar *et al.* 1999). Algunos autores han argumentado la importancia de este patrón en la determinación de la naturaleza de la interacción entre las especies, indicando una relación positiva (Haase *et al.* 1997, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998, Eccles *et al.* 1999). La dinámica de la población y la interacción de la especie puede estar influenciada por la estructura espacial (Czárán & Bartha 1992) aunque las predicciones de la 'teoría espacial' no ha sido objeto de mucha prueba empírica (Steinberg and Kareiva 1997). Así, hay una falta relativa de evidencias empíricas que relacionen la agregación espacial de las especies con la facilitación interespecífica. Mis resultados muestran como la agregación de una especie de arbusto



**Figura 3.** Éxito reproductivo de individuos de *Asparagus albus* viviendo en manchas (barras negras) y en claros (barras blancas). **A)** Masa promedio de frutos y semillas. **B)** Número total de semillas por planta. **C)** Producción total de masa de semillas por planta. Los valores son medias + ES; n = 6 para plantas en manchas y n = 4 para plantas e los claros, ya que dos plantas en claros no produjeron frutos maduros. Las diferencias estadísticamente significativas entre individuos en manchas y en claros se denotan por \*para  $\alpha = 0.05$  y por \*\* para  $\alpha = 0.01$  (U Mann Whitney test).



con otra puede cambiar drásticamente su éxito reproductivo.

La heterogeneidad espacial de los recursos por sí sola puede influir el patrón espacial en el campo. En ecosistemas áridos y semiáridos la heterogeneidad espacial ha sido largamente asociada con la presencia de arbustos (Went 1942, Pugnaire *et al.* 1996a,b, Reynolds *et al.* 1999), sin embargo, esta variación puede también relacionarse con la heterogeneidad espacial estocástica. En mi sitio de campo, la heterogeneidad espacial de los recursos está causada por la actividad de *Ziziphus*, que actúa como 'ingeniero del ecosistema' modificando su entorno (Capítulo ).

Cuando se examina la intensidad de la interacción entre plantas, se recomienda la utilización de más de un componente de 'fitness' o estadio de vida, porque la importancia relativa de cada componente es crítica para entender la estructura de la comunidad (Howard & Goldberg 2001). En este estudio, las respuestas múltiples a la agregación espacial mostrada por *Asparagus* sugiere diferentes aspectos del efecto positivo de las manchas. Las plántulas sobreviven principalmente cuando viven bajo la copa de *Ziziphus*, lo que sugiere un efecto de planta nodriza en los estadios tempranos de *Asparagus*. Las plantas

adultas en las manchas produjeron mayor número de semillas y mayor biomasa reproductiva que las plantas en los claros, mostrando evidencias de un efecto facilitador general y continuado. Por lo tanto, tanto la demografía como la dinámica de *Asparagus* fueron muy influidas por la facilitación.

El aumento de la producción reproductiva de *Asparagus* viviendo en manchas resulta de diferencias en tres niveles de la reproducción. Las plantas en manchas produjeron más flores, desarrollaron un mayor porcentaje de éstas en frutos ('fruit set') y produjeron semillas con más biomasa. Se piensa que las diferencias en la producción de flores y semillas están causadas por recursos maternos limitados (Weiner 1988, Venable 1992). Además, el 'fruit set' está condicionado tanto por la limitación en el suministro de polen (e.g. Burd 1994, Herrera 1991) y por recursos maternos inadecuados (e.g. Stephenson 1981). Si estos factores varían espacialmente (es decir, en manchas frente a claros), pueden ser responsables de las diferencias encontradas. Así, la ventaja reproductiva de vivir en manchas junto a *Ziziphus* puede deberse a mayor disponibilidad de recursos, permitiendo a las plantas incrementar la producción reproductiva en esta ambiente más favorable.

Las consecuencias de la variación intraespecífica de la producción reproductiva dentro de la población de la planta puede ser relevante para la estructura y dinámica de la población (Wilson 1998, Herrera 2000). La población de *Asparagus* se estructura en dos hábitat separados: en manchas de *Ziziphus* y en los claros. Las plantas de *Asparagus* viviendo en manchas proporcionaron la mayor parte de las semillas (88%) para la población en conjunto. Por esta razón, las manchas actúan posiblemente como 'fuentes' y los sitios en claros como 'sumideros' de semillas. Shmida y Ellner (1984) mostraron que la entrada de semillas de los hábitat vecinos pueden mantener poblaciones 'sumidero' en comunidades de anuales de desierto que, de otro modo, no serían viables. La contribución potencial de cada hábitat a la población completa de *Asparagus* se estimó teniendo en cuenta los valores de las variables reproductivas en manchas y en claros (Figure 4). Esta estimación consideró cada hábitat como un compartimento separado, sin intercambio de propágulos y con una tasa de germinación similar. La diferencia entre la contribución de manchas y claros se fue incrementando a lo largo del proceso reproductivo, resultando en una amplia diferencia entre plántulas sobreviviendo potencialmente en los dos hábitat.

Las semillas más grandes dan lugar, generalmente, a plántulas con un mejor funcionamiento (Winn 1988, Dawson & Ehlenringer 1991, Chacon & Bustamante 2001). Las plantas de *Asparagus* en los hábitats de claros produjeron semillas con menos endospermo de reserva, lo que potencialmente disminuye su supervivencia y crecimiento. Así, a nivel de comunidad, el efecto positivo de *Ziziphus* en *Asparagus* puede tener importantes consecuencias a largo plazo para la dinámica y estabilidad de la población de esta especie. En comunidades vegetales de desierto, la respuesta demográfica de las plantas anuales puede depender mucho de la agregación a copas de arbustos, aunque la respuesta es específica de las especies (Tielbörger & Kadmon 1995). Las plantas anuales viviendo bajo la copa de arbustos en una comunidad de desierto alcanzaron mayor éxito reproductivo que las plantas en los claros (Tielbörger & Kadmon 2000). Igualmente, Shunway (2000) observó un aumento en la producción de flores y semillas de dos especies de hierbas perennes cuando vivían bajo la copa de arbustos, mientras que la supervivencia de plántulas no cambió con la localización. Los resultados obtenidos muestran la influencia positiva de los vecinos en la producción reproductiva de una planta leñosa bajo condiciones adversas, un efecto positivo que se muestra

en diferentes estadios vitales y que se relaciona con la agregación espacial de la planta.

En resumen, la agregación espacial de estas dos especies de arbusto revelaron un fuerte efecto facilitativo de la especie dominante sobre la especie subordinada más pequeña. Este efecto positivo incluye la mejora del funcionamiento de la planta en diferentes estadios y diferentes componentes de la reproducción. Estos resultados relacionan el patrón de distribución de las dos especies de arbusto con el funcionamiento y 'fitness' de una de

ellas. Las manchas de *Ziziphus* donde *Asparagus* se agrega son una fuente de semillas y propágulos que podrían influir la composición futura de la población. Por lo tanto, las interacciones entre plantas, mediante la inducción de variaciones en el funcionamiento y producción reproductiva de las plantas, puede desempeñar un papel importante en la dinámica de la población.

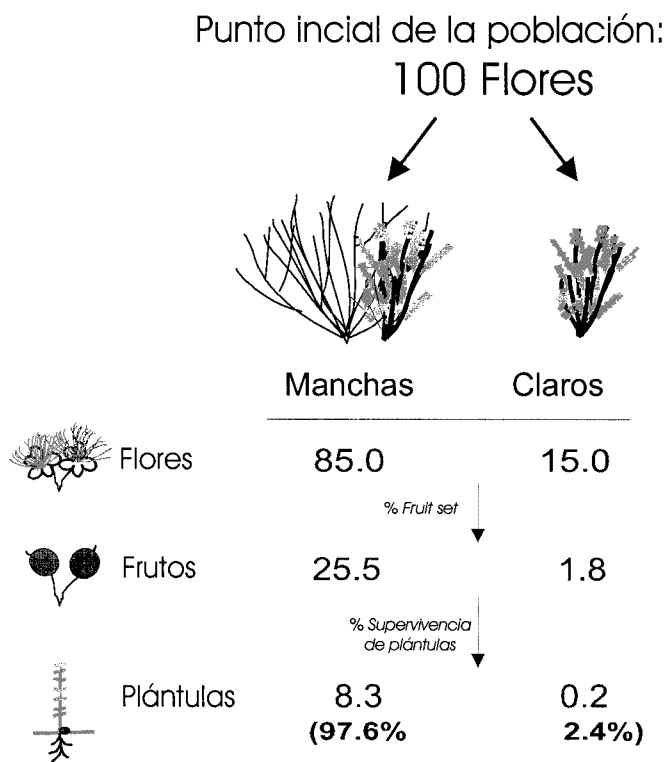
### Referencias

Aguiar MR, Sala OE (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34

Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9: 191-193

Brooker RW, Callaghan TV (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207

Burd M (1994) Batemans's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot Rev* 60: 83-139



**Figura 4.** Contribución potencial de hábitats de manchas y claros al éxito reproductivo de la población completa de *Asparagus albus*, según estimas derivadas de los valores y tasas medias de cada hábitat.

- Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61: 306-349
- Callaway RM, Pugnaire FI (1999) Facilitation in plant communities. In: Pugnaire FI, Valladares F (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker Inc, New York, pp 623-648
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paoletti L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848
- Chacon P, Bustamante RO (2001) The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecol* 152: 137-144
- Czárán T, Bartha S (1992) Spatiotemporal dynamic models of plant population and communities. *Trends Ecol Evol* 7: 38-42
- Dale MRT (1999) *Spatial pattern analysis in plant ecology*. University Press, Cambridge
- Dawson TE, Ehleringer JR (1991) Ecological correlates of seed mass variation in *Phoradendron juniperinum* a xylem-tapping mistletoe. *Oecologia* 85: 332-342
- Diggle PJ (1983) *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London
- Eccles NS, Esler KJ, Cowling RM (1999) Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecol* 142: 71-85
- Egerton JJG, Banks JCG, Gibson A, Cunningham RB, Ball MC (2000) Facilitation of seedling establishment: Reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology* 81: 1437-1449
- Getis A, Franklin J (1987) Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68: 473-477
- Haase P (1995) Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *J Veg Sci* 6: 572-582
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (1997) Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *J Veg Sci* 8: 627-634

- Herrera CM (1991) Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72: 1436-1448
- Herrera CM (2000) Individual differences in progeny viability in *Lavandula latifolia*: a long-term field study. *Ecology* 81: 3036-3047
- Holzapfel C, Mahall BE (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761
- Howard TG, Goldberg DE (2001) Competitive response hierarchies for germination growth and survival and their influence on abundance. *Ecology* 82: 979-990
- Kikvidze Z, Nakhutsrishvili G (1998) Facilitation in subnival vegetation patches. *J Veg Sci* 9: 261-264
- Montaña C (1992) The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *J Ecol* 80: 315-327
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J, Cueto M, Incoll LD, Clack SC (1996) 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 FI, Haase P, Puigdefábregas J (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426
- Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PR, deSoyza AG, Tremmel DC (1999) Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecol Monogr* 69: 69-106
- Ripley BD (1976) The second-order analysis of stationary processes. *J Appl Probab* 13: 255-266
- Rousset O, Lepart J (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *J Ecol* 88: 401-412
- Sharpe C (1991) Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *J Veg Sci* 2: 565-572
- Schlesinger WH, Reynolds JF, Cunningham GL, Huennke LF, Jarrell WM, Virginia RA, Whitford WG (1990) Biological feedback in global desertification. *Science* 247: 1043-1048
- Shmida A, Ellner S (1984) Coexistence of plant-species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55

- Shumway SW (2000) Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 12: 138-148
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235-246
- Steinberg EK, Kareiva P (1997) Challenges and opportunities for empirical evaluation of 'Spatial Theory' In: Tilman D, Kareiva P (eds) *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princetown University Press, Princetown New Jersey, pp 318-332
- Stephenson AG (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 253-279
- Stoll P, Prati D (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327
- Tewksbury JJ, Lloyd JD (2001) Positive interactions under nurse-plants: spatial scale stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434
- Tielbörger K, Kadmon R (1995) The effect of shrubs on the emergence survival and fecundity of four coexisting annual species in a sandy desert ecosystem. *Ecoscience* 2: 141-147
- Tielbörger K, Kadmon R (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553
- Venable DL (1992) Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *Am Nat* 140: 287-304
- Weiner J (1988) The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett Doust J, Lovett Doust L (eds) *Plant Reproductive Ecology Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, pp 228-245
- Went FW (1942) The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern California deserts. *B Torrey Bot Club* 69: 100-114
- Wilson DS (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philos T Roy Soc B* 353: 199-205
- Winn A (1988) Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69: 1537-1544.

## Capítulo 4

---

### ENRIQUECIMIENTO DEL SUELO FRENTE A LA ATENUACIÓN DE LA LUZ BAJO LA COPA DE ARBUSTOS EN AMBIENTES SEMIÁRIDOS

#### Resumen

Es común que los arbustos faciliten a las plantas bajo su copa en ambientes áridos y semiáridos. Se sabe que los arbustos modifican el microhábitat a su alrededor de muchas maneras, pero sería interesante conocer cómo estas modificaciones influyen en las plantas asociadas, y cuál es la importancia relativa de los mecanismos implicados en la interacción. En un matorral semiárido en el Parque Natural del Desierto de Tabernas evidenciamos el efecto positivo del arbusto *Hammada articulata* en las plantas anuales bajo su copa. Para distinguir los mecanismos que determinan esta interacción, analizamos la importancia relativa de los cambios permanentes que se producen en el suelo bajo mata, frente a las modificaciones climáticas temporales originadas por la copa. Investigamos la respuesta de la comunidad de anuales y su funcionamiento, mediante el estudio de la productividad y diversidad, como de los efectos fisiológicos sobre una planta anual que utilizamos como fitómetro. Comparamos la respuesta de las plantas anuales viviendo bajo arbustos y en los claros, y también bajo distintos tratamientos experimentales. Estos tratamientos experimentales consistieron en tres tipos de tratamiento de copa del arbusto (copa transplantada, sombra artificial o sin copa) y dos tipos de suelo (suelo de debajo de arbusto y suelo de los claros). En cada uno de estos microhábitats y tratamientos medimos la biomasa de anuales y su diversidad durante el periodo de máximo crecimiento. Además, en la especie anual *Erodium botrys* muestreamos potenciales hídricos, eficiencia fotosintética, asimilación de carbono y conductancia estomática en individuos en todos los ambientes estudiados. También caracterizamos las condiciones microclimáticas y de los suelos en cada uno de los microhábitats y tratamientos. El suelo bajo matas presentó una fertilidad más alta que el de los claros, siendo suelos con más materia orgánica, más fósforo y menor salinidad. Los resultados mostraron el efecto positivo de *Hammada* sobre la productividad y diversidad de la comunidad de anuales. Los beneficios de vivir en suelos más fértiles y menos salinos bajo arbustos fueron mayores que los efectos de la copa o la sombra. La respuesta fisiológica de *Erodium* fue com-

pleja, pero también sugirió que la mejora del suelo tuvo efectos más positivos que la copa o la sombra. El enriquecimiento de los suelos en desiertos, donde la infertilidad del suelo es común, parece ser un mecanismo de facilitación más importante para las plantas anuales que los efectos temporales de la copa sobre el microclima.

## Introducción

Las interacciones son factores cruciales que determinan la estructura y función de las comunidades (Roughgarden & Diamond 1986, Brown *et al.* 2001). Aunque el papel de la competencia modelando las comunidades vegetales ha sido reconocido desde hace tiempo (Tilman 1982, Crawley & May 1987), la facilitación ha recibido históricamente menos atención (Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1999). Ambas interaccionan simultáneamente en las comunidades vegetales, y el balance entre ellas determina el equilibrio observable de la interacción (Greenlee & Callaway 1996, Pugnaire & Luque 2001). Para entender la dinámica de las comunidades es por tanto importante identificar los factores que afectan este balance (Greenlee & Callaway 1996), y separar los efectos que las especies tienen sobre sus vecino (Holzapfel & Mahall 1999), identificando los mecanismos que subyacen a la interacción.

Las plantas interaccionan con sus vecinos principalmente mediante las modificaciones que provocan en el ambiente. Estos cambios pueden estar directamente causados por el funcionamiento de la planta o ser una consecuencia indirecta de la estructura de la planta. Una planta afecta a sus vecinos directamente cambiando la disponibilidad de recursos, es decir, utilizando los nutrientes (Wedin & Tilman 1993), reduciendo la interceptación de luz (Loik & Holl 2001), elevando el agua a la superficie del suelo (Dawson 1993), produciendo sustancia alelopáticas (Ridenour & Callaway 2002), o manteniendo la microbiota de la rizosfera (Sarig *et al.* 1994). Indirectamente, la copa de las plantas proporciona sombra (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), acumulando hojarasca y semillas (Scholes & Archer 1997, Verdú & García-Fayos 1996), protege de los herbívoros (García *et al.* 2000) o proporciona soporte físico para el crecimiento (Collins & Wein 2000, Levine 2000). Las plantas también influyen el suelo de debajo de las copas, cambiando su composición



química y cualidad física (Vasek & Lund 1980, Hobbie 1992, Gallardo *et al.* 2000).

Los efectos directos de una planta sobre sus vecinos tienen lugar mientras la planta está viviendo, y por lo tanto afectando la disponibilidad de recursos debido a su funcionamiento. Estas modificaciones duran mientras la planta vive, aunque la planta puede también producir cambios persistentes. La copa de un árbol muerto, por ejemplo, puede proporcionar sombra, cobijo e incluso sustrato para otras plantas y animales (Harmon & Franklin 1989, Dean *et al.* 1999). Además, el enriquecimiento de los suelos bajo las copas de árboles y arbustos puede durar mucho tiempo después de la desaparición de la planta (Barnes & Archer 1996). En sabanas de Norte América Tiedmann y Klemmedson (1986) encontraron un aumento de las concentraciones de nutrientes en el suelo comparado a sitios en los claros transcurridos 13 años de la eliminación de los árboles.

Los efectos directos de la planta con vida influyen en gran medida la competencia por los recursos entre vecinos, pero los cambios indirectos y persistentes pueden también ser significativos en el funcionamiento y dinámica de los vecinos. Los efectos indirectos pueden ser importantes cuando las plantas que inte-

raccionan minimizan la competencia por los recursos mediante mecanismos de diferenciación de nichos [por ejemplo, mediante diferencias en la profundidad de las raíces (Callaway 1991, Briones *et al.* 1998)]. Este puede ser el caso de los arbustos y las plantas anuales de debajo de la copa cuando interactúan en comunidades con baja disponibilidad de recursos o condiciones físicas severas.

En ambientes áridos y semiáridos, la vegetación se agrega con frecuencia en manchas alrededor de arbustos (Montaña 1992, Aguiar & Sala 1994). En estas comunidades, se muestra con frecuencia que el efecto de los arbustos sobre las comunidades bajo sus copas es positivo (Went 1942, Callaway 1995, Moro *et al.* 1997), aunque también se han observado efectos neutros o negativos (Forsyth *et al.* 2001, Ludwig *et al.* 2001). El efecto positivo de los arbustos ha sido frecuentemente atribuido a mecanismos que mejoran las condiciones ambientales debajo de sus copas. La acumulación de nutrientes en el suelo potencia el crecimiento de las plantas (Facelli & Brock 2000), las ramas intrincadas y espinosas o las defensas químicas protegen a los vecinos frente a los herbívoros (Callaway *et al.* 2000), y la sombra mejora la retención de agua y protege de las temperaturas extremas (Nobel 1984, Moro *et*

*al.* 1997). Por el contrario, las plantas bajo las copas pueden sufrir limitación de la fotosíntesis debido a la escasez de luz (Forseth *et al.* 2001), y las plantas viviendo en los suelos enriquecidos por arbustos no siempre mejoran su funcionamiento con el aumento de fertilidad (Callaway *et al.* 1991, Anderson *et al.* 2001). Sin embargo, las modificaciones indirectas producidas por los arbustos parecen factores importantes para el desarrollo de las comunidades debajo de las copas. Distinguir los mecanismos de interacción y determinar su importancia relativa contribuiría al entendimiento del equilibrio entre facilitación y competencia en estas comunidades.

En el desierto de Tabernas (Almería) la asociación de las plantas anuales con arbustos es un rasgo notable de las comunidades vegetales (Haase *et al.* 1996, Pugnaire *et al.* 1996a,b). Utilizando este sistema como modelo, se exploró la interacción entre arbustos y anuales tratando de distinguir los mecanismos subyacentes. Se plantearon dos preguntas específicas:

i. ¿Cuál es el efecto neto de un arbusto en la comunidad vegetal bajo su copa? Este efecto incluye las modificaciones directas e indirectas provocadas por el arbusto vivo.

ii. ¿Cuál es la importancia relativa de los cambios permanentes en el suelo bajo arbusto frente a los cambios temporales en el microclima bajo copa?

Se analizaron las respuestas demográficas y funcionales de la comunidad, explorando la productividad y diversidad, así como la respuesta fisiológica de una especie anual utilizada como fitómetro. Este estudio incluyó la eliminación de arbustos junto con manipulaciones artificiales que simulaban efectos del arbusto a corto plazo, y el análisis de las modificaciones a largo plazo en el suelo.

## Métodos

### Sitio de estudio

En enero de 2001 se estableció una parcela de campo en los Llanos de Rueda (37.05° N, 2.22° W, 503 metros de elevación), una llanura a pie de monte situada cerca de Tabernas (Almería), dentro del Parque Natural del Desierto de Tabernas. El área se encuentra bajo clima mediterráneo seco, caracterizado por una precipitación anual muy baja e irregular (promedio 235.4 mm [1967-1997, Lázaro *et al.* 2001]), temperaturas invernales suaves (media de las mínimas en invierno 4.1 °C) y veranos calurosos (media de las máximas en

verano 34.7 °C). Las temperaturas extremas del aire pueden alcanzar 43.5 °C en verano, y con frecuencia valores bajo cero durante los meses más fríos (Instituto Nacional de Meteorología). Los suelos son regosoles cálcicos, con bajo contenido en materia orgánica y baja capacidad de retención de agua (Lucdeme 1989).

La vegetación es una comunidad de matorral dominada por *Hammada articulata* (Chenopodiaceae), aunque otras especies de arbusto como *Helianthemum almeriense*, *Salsola oppositifolia* y *Thymelaea hirsuta*, así como hierbas perennes como *Lygeum spartium* están presentes (Peinado *et al.* 1992). Se encuentran manchas de arbustos con una vegetación rica y abundante bajo las copas en una matriz con escasa cobertura vegetal. Se eligió a *Hammada articulata* (a partir de aquí *Hammada*) como especie de estudio por su dominancia y homogeneidad de tamaño en la zona de estudio. *Hammada* es un arbusto con ramas intrincadas que crece hasta 0.7 m de altura, y con hojas pequeñas y modificadas. Habita en margas salinas y subsalinas en el sudeste de la península ibérica, siempre bajo alta exposición al sol (Castroviejo *et al.* 1990).

### Diseño experimental

Se seleccionaron 56 arbustos de *Hammada* separados al menos dos metros unos de otros, y se registró su altura y dos diámetros (norte - sur y este - oeste). De la distribución de tamaño de estas plantas se seleccionaron 40 individuos alrededor del tamaño medio. Para cada arbusto se generó una orientación al azar donde se localizó un sitio en el claro, un metro distante del borde del arbusto. Se distribuyeron los tratamientos y réplicas al azar (ver más abajo) tanto en los hábitat de arbusto o como de claro.

#### *Efecto de los arbustos vivos sobre las anuales: Efecto Neto*

Se determinó el efecto neto de los arbustos sobre las anuales comparando el funcionamiento de las plantas viviendo bajo las copas naturales de arbustos vivos y viviendo en los claros (n = 10, Figura 1 A). El procedimiento de muestreo y las variables medidas son las mismas que las utilizadas para los efectos del suelo y la copa de arbustos sobre anuales, explicado con detalle más abajo.

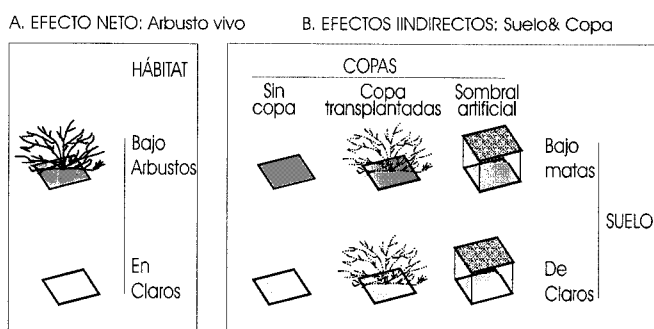
#### *Efecto indirecto de los arbustos sobre las anuales: Suelo y Copa*

El efecto de *Hammada* sobre las anuales será el resultado de las interacciones directas más las modificaciones indirectas del hábitat causadas por el arbusto. Las modificaciones indirectas del hábitat pueden separarse en varios factores, en este experimento se consideraron dos: suelo y copa. El efecto de la copa combina la interceptación de la luz y el refugio que proporciona la estructura física de las ramas. Los cambios en el suelo incluyen modificaciones químicas y físicas, así como el efecto sobre la distribución y acumulación de semillas. Por lo tanto, nos centramos en los mecanismos indirectos de modificación del hábitat, considerando cambios a largo plazo en las propiedades del suelo y alteraciones a corto plazo en la luz y estructura del suelo.

Para determinar el efecto indirecto de los arbustos en las anuales se diseñó un experi-

mento factorial con dos tipos de suelo y tres tratamientos de copa. Los tipos de suelo fueron: i) suelos en los claros, y ii) suelos de debajo de la copa de *Hammada*, donde se eliminó el efecto directo de los arbustos cortando las copas a nivel del suelo y tratando el tronco restante inyectando 20 ml de ácido 4-amino-3,5,6-trichloro-picolinic + ácido 2,4-dichlorophenoxyacetic ("Tordon101", Dow AgroSciences LLC) dos veces en enero de 2001. A partir de aquí 'suelo de arbusto' se refiere al suelo que estaba bajo la copa de un arbusto vivo hasta que el experimento comenzó. Tanto en suelo de arbusto como en suelo de claro, se establecieron tres tipos de tratamiento de copa:

- a) sin copa: tanto arbusto eliminado como suelo de claro,
- b) sombra artificial: utilizando tela de sombrero (55 % PAR) en marcos metálicos de 40 cm x 40 cm, y 30 cm de altura fijados tanto en claros como en suelo de arbusto,
- c) copa transplantada: efecto combinado de la sombra y el refugio de las ramas, fijando copas muertas en ambos tipos de suelo.



**Figura 1.** Diseño experimental para determinar el efecto neto de los arbusto vivos en la comunidad de anuales comparado a los claros (A), y el efecto indirecto de las modificaciones en el suelo y la copa originadas por el arbusto (B).

El diseño se muestra en la Figura 1 B. Para estandarizar los procedimientos y minimizar los efectos potenciales de las raíces y tallos muertos, en cada sitio (n = 10 x 6) se estable-

ció un cuadrado de muestreo de 40 x 40 cm, con los lados dirigidos a los puntos cardinales y cuando estaba presente, el tronco remanente localizado en la esquina noroeste. Se utilizó el cuadrado de 20 x 20 cm del sudeste del cuadrado de muestreo como unidad de sub-muestreo, donde se eliminó la cobertura vegetal al inicio del experimento (enero 2001) para determinar la respuesta de los tratamientos en las plantas anuales emergentes de la siguiente estación de crecimiento. Se comprobó que no hubo rebrote de anuales desde esa fecha hasta el inicio de la nueva estación de crecimiento (octubre). El procedimiento y tiempo de muestro fue el mismo para el efecto neto de los arbustos naturales como para el efecto indirecto de los tratamientos experimentales. Las muestras 'en claros' para el efecto neto y las 'sin copa en suelo de claros' para el efecto indirecto fueron las mismas unidades de muestreo.

#### *Respuesta de las plantas anuales*

Para estimar tanto el efecto neto como el indirecto del suelo y la copa en la comunidad de anuales tras un año de tratamientos experimentales, se midió la productividad y diversidad (índice  $H'$  de Shannon-Wiener) en las unidades de sub-muestreo ( $n = 10$ ). En enero de 2002 se recogió toda la vegetación aérea,

se identificaron las especies y se contó el número de individuos por especies. La biomasa de las plantas se secó durante 72 horas a 70 °C y después se pesó.

Para evaluar la respuesta específica a los tratamientos se utilizó la especie anual *Erodium botrys* como fitómetro porque era la única especie que ocurre tanto en hábitat en los claros como bajo los arbustos. Sin embargo, *Erodium* era más frecuente bajo las copas de arbustos vivos que en los claros (50 % frente a 10 % de aparición en cada hábitat,  $\chi_1^2 = 5.33$ ,  $P = 0.02$ ), lo que puede denotar la facilitación del reclutamiento y/o una supervivencia más alta en los hábitat bajo copa. Aunque el comportamiento fisiológico de *Erodium* puede no representar la respuesta de la comunidad de anuales, en este trabajo se considera que su estudio puede aportar evidencias sobre los mecanismos funcionales que determinan la interacción.

La respuesta fisiológica de *Erodium* a los hábitats y tratamientos se midió entre los días 23 y 25 de enero de 2002. Se seleccionaron 7 individuos de *Erodium* de cada hábitat y tratamiento para realizar las medidas fisiológicas. Se midió, al alba y al medio día, el potencial hídrico de la hoja con un cámara de presión (Skye Instruments, Powys, UK) y la

eficiencia del fotosistema II ( $F_v/F_m$  tras 30' de adaptación a la oscuridad) con un fluorómetro de inducción de la clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK). Medidas preliminares habían mostrado que los picos de las tasas fotosintéticas de *Erodium* se producen a media mañana (9:00-10:00 GMT). Por lo tanto, las tasas máximas de fotosíntesis y conductancia de la hoja se midieron entre las 9:00 y las 10:00 GMT con un analizador de gases por infrarrojos (LCi; Analytical Development Company Ltd, Hoddesdon, UK). El área de la hoja incluida en la cámara del analizador se escaneó y la imagen digital resultante se midió (Midebmp software, R. Ordiales; Almería, Spain). Cada medida de eficiencia fotoquímica ( $F_v/F_m$ ) e intercambio gaseoso se replicó dos veces para cada planta, y estos valores fueron promediados, mientras que para las medidas de potencial hídrico se utilizó una réplica por planta.

El efecto neto de los arbustos en las anuales se comparó mediante test de la  $t$  de Student. Los efectos del suelo y la copa se analizaron mediante ANOVA de doble vía, con el tipo de suelo y el tratamiento de copa como factores. Cuando las fuentes de variación fueron estadísticamente significativas, las medias se compararon con test de Scheffé. La biomasa de anuales se transformó mediante raíz cua-

drada ( $x' = \sqrt{x} + \sqrt{x+1}$ ) antes del análisis para alcanzar los criterios de normalidad y homocedasticidad (Zar 1984). Los resultados se presentan como medias  $\pm 1$  error estándar. Los datos se analizaron utilizando el paquete estadístico Data Desk -v 6.0 (Data Description 1996).

#### *Características del microclima y del suelo*

Durante dos semanas de climatología similar en enero de 2002 se midió la temperatura del aire ( $n = 2$ ) y la humedad relativa del aire ( $n = 1$ ) bajo arbustos vivos y en los claros. Las medidas se tomaron con sensores conectados a almacenadores de datos (HOBO, Onset computer, Bourne, Massachusetts). Los sensores están protegidos de la radiación con un estuche ventilado, pero no estamos completamente seguros de si este estuche permite la completa homogeneización del aire entre los microhábitats. Por lo tanto, a lo que nos referiremos por 'temperatura del aire' puede estar influenciado por la temperatura del estuche del sensor en sí mismo. Sin embargo, consideramos que esta temperatura refleja las condiciones de las plantas en los diferentes microhábitats.

Los niveles de luz a medio día se midieron bajo los microhábitats y tratamientos ( $n = 3$ )

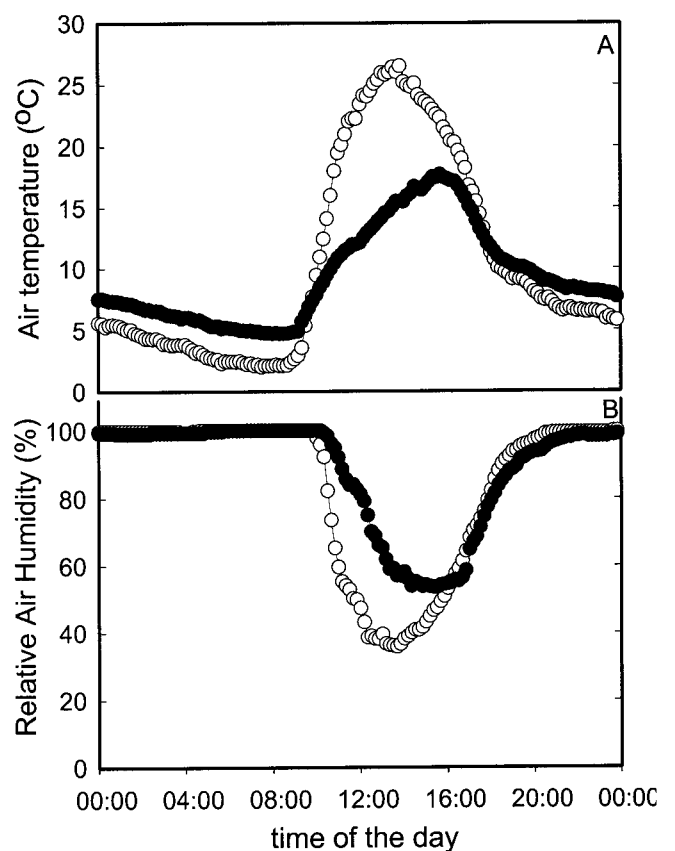
con un sensor de luz PAR (Analytical Development Company, Hoddesdon, UK), promediando cinco medidas instantáneas en puntos al azar bajo cada sitio entre las 11:30 y las 12:30 GMT en un día claro de marzo de 2002.

Para evaluar las propiedades del suelo bajo los distintos microhábitats y tratamientos, se recogió un cilindro de suelo de 10 cm de largo y 5 cm de diámetro de un lugar adyacente a cada sitio de muestro ( $n = 10$ ) en enero de 2002, se secó al aire en el laboratorio y se tamizó ( $< 2$  mm). El pH y la conductividad eléctrica del suelo se analizaron por el método de la pasta saturada (Porta Casanellas *et al.* 1986) con un pHmetro y un conductivímetro (Crison Instruments S.A). La materia orgánica del suelo se estimó mediante el método de digestión húmeda (Porta Casanellas *et al.* 1986). El fósforo disponible se extrajo según el método de Watanabe y Olsen (1965), y se midió por colorimetría con un espectrofotómetro (Bausch & Lomb, Rochester, New York).

## Resultados

### *Características del microclima y del suelo*

En enero, el microclima bajo los arbustos de *Hammada* estuvo amortiguado respecto a los claros. La temperatura del aire fue más alta durante la noche y más baja durante el día bajo los arbustos que en los claros, y durante la mayor parte del día, la humedad relativa se mantuvo más alta bajo los arbustos que en los



**Figure 2.** Temperatura del aire (A) y humedad relativa (B) bajo las copas de arbustos de *Hammada* (símbolos negros) y en los claros (símbolos blancos), durante dos semanas de climatología similar en enero de 2002 en una llanura del desierto de Tabernas (Almería). Los valores son medias de valores diarios,  $n = 2$  sitios por hábitat para las temperaturas y  $n = 1$  sitio por hábitat para la humedad.

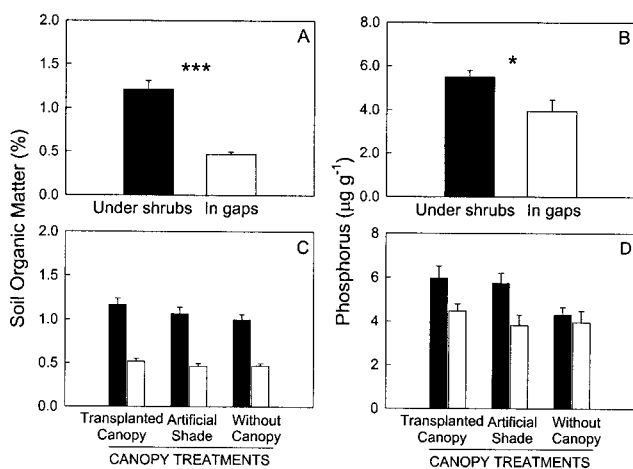
**Tabla 1.** Temperaturas del aire en marzo de 2002 bajo los diferentes tipos de suelo y tratamientos de copa. Los valores son medias ( $\pm 1$  ES) de seis días de climatología promedio con una réplica por tratamiento.

	Suelo de arbusto			Suelo de claros		
	<i>Sin Copa</i>	<i>Copa Transplantada</i>	<i>Sombra Artificial</i>	<i>Sin Copa</i>	<i>Copa Transplantada</i>	<i>Sombra Artificial</i>
Media (°C)	16.8 $\pm$ 1.2	15.1 $\pm$ 0.9	15.7 $\pm$ 0.9	16.6 $\pm$ 1.2	15.1 $\pm$ 0.8	15.5 $\pm$ 0.9
Máxima (°C)	41.4 $\pm$ 2.9	27.3 $\pm$ 1.4	30.9 $\pm$ 1.7	36.0 $\pm$ 1.6	26.9 $\pm$ 1.1	29.4 $\pm$ 1.2
Mínima (°C)	5.7 $\pm$ 0.9	8.3 $\pm$ 0.9	7.5 $\pm$ 0.8	6.6 $\pm$ 0.9	8.6 $\pm$ 0.8	7.4 $\pm$ 0.9

claros (Figura 2). En los tratamientos de copa en marzo, la temperatura máxima fue alrededor de 10 grados más alta en sitios expuestos que en los sitios bajo sombra artificial o copa transplantada (Tabla 1). La temperatura mínima de las medias fue más alta bajo copas

transplantadas que en sitios expuestos, mientras que en la temperatura bajo sombra artificial fue intermedia entre ambas (Tabla 1).

El nivel de radiación PAR al medio día bajo las copas de arbustos de *Hammada* ( $1025.4 \pm 173.8 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fue alrededor del 50 % del que llegaba en los claros ( $1933.6 \pm 22.8 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $t = 5.2$ ,  $P < 0.05$ ). La radiación bajo las copas experimentales (sombra artificial:  $745.2 \pm 77.8$  y copas transplantadas:  $844.1 \pm 53.5 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) simuló la luz del ambiente bajo arbustos y no difirió significativamente entre copas naturales o experimentales ( $F_2 = 1.46$ ,  $P = 0.24$ ).



**Figura 3.** Materia orgánica del suelo (A & C) y fósforo disponible (B & D) mostrando el efecto neto de los arbustos de *Hammada* (barras negras) respecto a los claros (barras blancas) (test  $t$  de Student, \* $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ), y el efecto de las copas artificiales y suelos de arbusto (barras negras) frente a suelos de claro (barras blancas). Las barras son medias  $\pm 1$  ES,  $n = 10$ .

Los suelos en el área de estudio fueron en general poco fértiles, y el efecto de los arbustos en el suelo fue muy positivo. La materia orgánica del suelo y el fósforo disponible



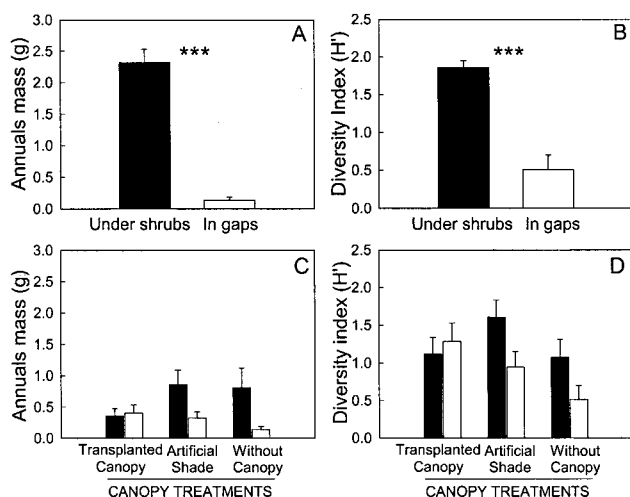
**Tabla 2.** Biomasa de anuales y índice H' de diversidad (Shanon-Wiener): análisis estadístico del efecto de los arbustos de *Hammada* (Student *t*-test) y de los efectos indirectos del suelo y de la copa (ANOVA) sobre la comunidad de anuales.

	Efecto del Ar- busto	Efecto del Suelo y de la Copa		
	Bajo Arbustos vs. en Claros	Tipo de Suelo	Tratamiento de Copa	Suelo x Copa
	<i>t</i> <sub>18</sub>	<i>F</i> <sub>1</sub>	<i>F</i> <sub>2</sub>	<i>F</i> <sub>2</sub>
Biomasa de anuales	<b>10.32***</b>	<b>6.98**</b>	0.72 <sup>n.s.</sup>	2.23 <sup>n.s.</sup>
Diversidad	<b>6.50***</b>	<b>3.76<sup>+</sup></b>	2.72 <sup>x</sup>	2.07 <sup>n.s.</sup>

n.s. = no significativo, <sup>x</sup> p=0.075, <sup>+</sup> p=0.057, \* p<0.05, \*\* p<0.01, \*\*\*p<0.001

fueron más altos bajo arbustos que en los claros (Figura 3A & B). La conductividad eléctrica del suelo fue más baja debajo de los arbustos que en los claros, aunque esta diferen-

cia no fue estadísticamente significativa ( $0.71 \pm 0.05$  vs.  $1.12 \pm 0.45$  dS m<sup>-1</sup>,  $t = 0.89$ ,  $P = 0.4$ ). Los suelos eran alcalinos, y el pH del suelo fue similar entre ambos microhábitats ( $8.41 \pm 0.11$  vs.  $8.32 \pm 0.07$ ,  $t = 0.71$ ,  $P = 0.5$ ).



**Figura 4.** Biomasa aérea de anuales (A & C) e índice H' de diversidad de Shanon-Wiener (B & D) mostrando el efecto neto de los arbustos de *Hammada* (barras negras) respecto a los claros (barras blancas) (Student *t*-tests, \*\*\* p < 0.001), y el efecto de las copas artificiales y suelos de arbusto (barras negras) frente a suelos de claro (barras blancas). Las barras son medias + 1 ES, n = 10. Estadísticos en la Tabla 2.

La materia orgánica del suelo fue más alta en suelo de matorral ( $F_{1,54} = 177.1$ ,  $P < 0.0001$ ), y los tratamientos de copa no afectaron a la materia orgánica (Figura 3C). El fósforo disponible fue más alto en los suelos de matorral que en los suelos de claro ( $F_{1,56} = 13.6$ ,  $P = 0.0005$ ), y los sitios sin copa mostraron valores más bajos que los sitios cubiertos ( $F_{2,56} = 3.7$ ,  $P = 0.03$ , Figure 3D). La conductividad eléctrica del suelo fue más baja en los suelos de matorral que en los de claro ( $0.84 \pm 0.06$  frente a  $1.45 \pm 0.26$  dS m<sup>-1</sup>,  $F_{1,54} = 5.73$ ,  $P = 0.02$ ), sin efecto de las copas artificiales. Los tratamientos no afectaron al pH del suelo (datos no mostrados).

**Tabla 3.** Potencial hídrico, eficiencia fotoquímica y tasas de intercambio gaseoso de la especie *Erodium botrys*: análisis estadístico del efecto de los arbustos de *Hammada* (Student *t*-test) y de los efectos indirectos del suelo y de la copa (ANOVA) sobre esta especie anual.

	Efecto del Ar- busto	Efecto del Suelo y de la Copa		
	Bajo Arbustos vs. en Claros	Tipo de Suelo	Tratamiento de Copa	Suelo x Copa
	$t_{13}$	$F_1$	$F_2$	$F_2$
$\Psi_1$ al alba	<b>-3.32**</b>	1.17 <sup>n.s.</sup>	0.36 <sup>n.s.</sup>	0.93 <sup>n.s.</sup>
$\Psi_1$ al medio día	0.28 <sup>n.s.</sup>	<b>10.50**</b>	2.11 <sup>n.s.</sup>	2.47 <sup>n.s.</sup>
Fv/Fm al alba	<b>4.59***</b>	1.34 <sup>n.s.</sup>	1.95 <sup>n.s.</sup>	0.02 <sup>n.s.</sup>
Fv/Fm al medio día	<b>2.27**</b>	0.44 <sup>n.s.</sup>	<b>4.34*</b>	2.10 <sup>n.s.</sup>
Tasa fotosint. max.	<b>-2.72*</b>	<b>7.43**</b>	<b>4.77*</b>	0.30 <sup>n.s.</sup>
Conductancia foliar	<b>-4.35***</b>	<b>4.87*</b>	1.61 <sup>n.s.</sup>	1.24 <sup>n.s.</sup>

n.s. = no significativo, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$

*Efecto de los arbustos vivos sobre las anuales: Efecto Neto*

Los arbustos de *Hammada* mostraron un efecto significativamente positivo sobre la biomasa aérea y diversidad de anuales bajo sus copas. La biomasa de anuales bajo arbustos fue ~16 veces más alta que en los claros (Figura 4A). La masa individual media de las plantas anuales (estimada como promedio de todas las especies) fue también más alta bajo arbustos que en los claros ( $58.4 \pm 9.6$  frente a  $19.8 \pm 4.4$  mg,  $t = 3.6$ ,  $P = 0.003$ ). Se identificaron un total de 34 especies de plantas en el sitio de estudio en enero de 2002 (ver Apéndice). El índice de diversidad Shannon-Wiener difirió ampliamente entre

microhábitat de arbustos y claros, este último mostrando menos de un tercio de la diversidad encontrada bajo arbustos (Figura 4B).

*Efecto indirecto de los arbustos sobre las anuales: Suelo y Copa*

La producción de anuales estuvo afectada positivamente por los suelos de arbustos, mientras que los tratamientos de copa artificial no mostraron un efecto significativo (Figura 4A, Tabla 2). La interacción entre los efectos del suelo y de la copa no fue significativa, lo que indica que el suelo tuvo una mayor influencia sobre la producción de biomasa que la copa, y que este efecto fue consistente entre los diferentes tratamientos de copa (aunque la producción de anuales fue

muy similar para ambos tipos de suelo bajo copa transplantada). El mismo efecto fue evidente en la masa individual de las plantas anuales: la biomasa media fue más alta en los suelos de arbustos que en los suelos de claro ( $42.3 \pm 6.3$  frente  $22.9 \pm 4.4$  mg,  $F = 5.6$ ,  $P = 0.02$ ), sin en efecto significativo de las copas ni interacción entre los factores.

La diversidad estuvo marginalmente afectada por el tipo de suelo y el tratamiento de copa (Figura 4D, Tabla 2). El efecto del suelo de arbusto en la diversidad de especies fue casi significativamente positivo. Los sitios sin copa mostraron un índice de diversidad más bajo que los sitios cubiertos, un efecto positivo de la sombra y las copas que fue sólo marginalmente significativo (Figura 4D, Tabla 2).

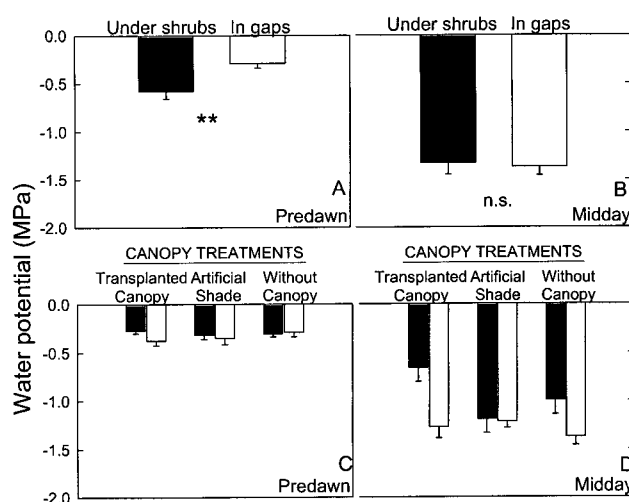
*Efecto de los arbustos sobre Erodium: Efecto Neto*

El efecto neto de los arbustos de *Hammada* sobre *Erodium* fue diferente entre variables fisiológicas. El potencial hídrico foliar al alba fue más alto para plantas viviendo en claros que para plantas bajo arbustos, al medio día, sin embargo, el estado hídrico de las plantas fue similar en ambos ambientes (Figura 5 A & B, Tabla 3). Vivir bajo arbustos tu-

vo un efecto positivo sobre la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ( $F_v/F_m$  tras 30' de oscuridad) de las plantas de *Erodium*, que fue más alto tanto al alba como al medio día (Figura 6 A & B, Tabla 3). Por el contrario, las plantas de *Erodium* bajo arbustos mostraron tasas fotosintéticas y conductancias máximas más bajas que en los claros (Figura 7 A & B, Tabla 3).

*Efectos indirectos de los arbustos sobre Erodium: Suelo y Copa*

El potencial hídrico foliar ( $\Psi_l$ ) de *Erodium* no estuvo afectado por el tipo de suelo o el tra-

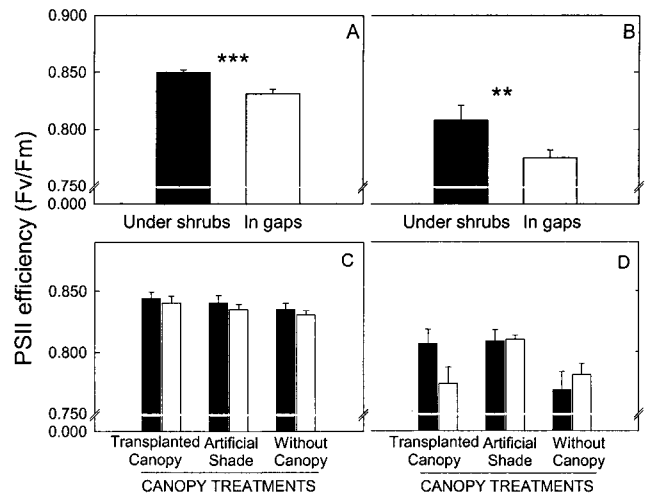


**Figure 5.** Potencial hídrico de la hoja al alba (A & C) y al medio día (B & D) de *Erodium botrys* bajo arbustos de *Hammada* (barras negras) y en claros (barras blancas) (Student *t*-tests, \*\*  $p < 0.01$ ), y el efecto de las copas artificiales y suelos de arbusto (barras negras) frente a suelos de claro (barras blancas). Las barras son medias + 1 ES,  $n = 7$ . Estadísticos en la Tabla 3.

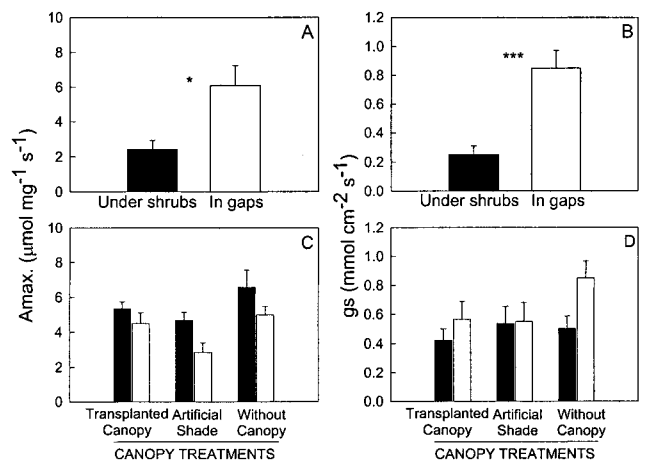
tamiento de copa al alba, pero al medio día las plantas viviendo en suelo de claros mostraron potenciales más bajos que las plantas en suelo de arbusto, con las copas artificiales no afectando el  $\Psi_1$  (Figura 5 C & D, Tabla 3). La eficiencia fotoquímica del PS II (Fv/Fm) al alba no mostró un efecto significativo del tipo de suelo o el tratamiento de copa (Figura 6 C, Tabla 3). Al medio día, no obstante, Fv/Fm fue influido por el tratamiento de copa independientemente del tipo de suelo, ya que los individuos de *Erodium* viviendo bajo sombra artificial en ambos tipos de suelo mostraron un Fv/Fm más alto en relación a las plantas viviendo en los sitios sin copa (Figura 6 D, Tabla 3).

El efecto general del suelo de arbusto fue positivo en la tasa máxima fotosintética, que también estuvo influida por el tratamiento de copa, siendo la tasa de asimilación más alta en sitios sin cubierta en ambos tipos de suelo (Figura 7 C, Tabla 3). La conductancia de la hoja fue más alta para *Erodium* en suelo de claro, pero no estuvo influida por el tratamiento de copa (Figura 7 D, Tabla 3). La tabla 4 sintetiza el efecto de los arbustos, del suelo y de la copa en la comunidad de anuales y en la fisiología de *Erodium*.

## Discusión



**Figure 6.** Eficiencia fotoquímica al alba (A & C) y al medio día (B & D) de *Erodium botrys* bajo arbustos de *Hammada* (barras negras) y en claros (barras blancas) (Student *t*-tests, \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ), y el efecto de las copas artificiales y suelos de arbusto (barras negras) frente a suelos de claro (barras blancas). Las barras son medias + 1 ES,  $n = 7$ . Estadísticos en la Tabla 3.



**Figura 7.** Tasa fotosintética máxima (A & C) y conductancia foliar (B & D) de *Erodium botrys* bajo arbustos de *Hammada* (barras negras) y en claros (barras blancas) (Student *t*-tests, \*  $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ), y el efecto de las copas artificiales y suelos de arbusto (barras negras) frente a suelos de claro (barras blancas). Las barras son medias + 1 ES,  $n = 7$ . Estadísticos en la Tabla 3.

Los resultados de este estudio muestran un importante efecto positivo de los arbustos de *Hammada* en la biomasa y diversidad de la comunidad de anuales, un efecto que parece estar más influido por la mejora en las condiciones del suelo que en los cambios que las copas provocan en el microclima. La respuesta funcional de la especie anual *Erodium botrys*, aunque compleja y variable entre rasgos fisiológicos, también sugirió que el enriquecimiento del suelo representa un mecanismo principal de facilitación para esta especie.

### ***Comunidad de anuales***

El efecto facilitador de los arbustos o árboles sobre la biomasa de anuales bajo sus copas ha sido observado con frecuencia en sitios donde las condiciones son adversas para el crecimiento de las plantas (Weltzin & Coughenour 1990, Kikvidze & Nakhutsrishvili 1998). El aumento de la diversidad bajo arbustos parece una consecuencia substancial de esta facilitación en sistemas naturales, con implicaciones importantes para la estructura y funcionamiento de la comunidad (Pugnaire *et al.* 1996b, Callaway *et al.* 2000, Kikvidze *et al.* 2001).

Los resultados de productividad y diversidad de nuestro experimento sugieren que los cambios en el suelo son responsables de esta influencia positiva, mientras que la copa por sí misma (sombra más refugio) no tuvo efectos tan importantes. El aumento de la fertilidad del suelo bajo arbustos o árboles ha sido ampliamente señalado en ecosistemas tipo sabana, donde la heterogeneidad de recursos está ligada al funcionamiento de las plantas y donde los efectos de los arbustos permanecen largo tiempo (García-Moya & McKell 1970, Vetaas 1992, Gallardo *et al.* 2000, Marañón *et al.* 2002). El aumento de la producción de biomasa bajo las copas con el aumento de fósforo y materia orgánica en el suelo ha sido citado con frecuencia en hábitats de suelos pobres (Belsky 1994, Pugnaire *et al.* 1996a, Shunway 2000); nuestros resultados añaden la bajada de la salinidad a estos efectos beneficiosos. La salinidad del suelo fue un 40 % más baja en los suelos influenciados por arbustos, y tras un año de experimentación, no fue afectado por la sombra, a pesar de la reducción potencial de la evaporación superficial (Bertness & Hacker 1994). La reducción de la salinidad en los suelos de arbustos puede estar relacionada con el rápido drenaje de sales en suelos de arbustos (Callaway 1994) o por la habilidad potencial de los arbusto de acumular sales en órganos de reserva (Sen &

**Tabla 4.** Síntesis de los efectos significativos netos e indirectos de los arbustos de *Hammada* en la productividad y diversidad de la comunidad de anuales, y en la fisiología de *Erodium botrys*. Los signos positivos indican beneficios del arbusto vivo (*efecto neto*), de los cambios permanentes en la calidad el suelo (*efecto del suelo*) y de los cambios temporales en el microclima (*efecto de la copa*).

	<b>Efecto Neto</b>	<b>Efecto Indirecto</b>	
	<b>Efecto del Arbusto</b>	<b>Suelo</b>	<b>Copa</b>
<b>Biomasa aérea de anuales</b>	+	+	0
<b>Índice H' de diversidad</b>	+	+	0
<i>Fisiología de Erodium botrys:</i>			
Potencial hídrico al alba	—	0	0
Potencial hídrico al medio día	0	+	0
Eficiencia fotoquímica al alba	+	0	0
Eficiencia fotoquímica al medio día	+	0	+
Tasa fotosintética máxima	—	+	—
Tasa de conductancia foliar	+	+	0
Materia orgánica en el suelo	+	+	0
Fósforo disponible en suelo	+	+	0
Salinidad del suelo	+	+	0

Rajpurohit 1982). En este sistema de baja fertilidad, un incremento en fósforo y materia orgánica, más el descenso en la salinidad puede tener efectos positivos amplificados en la producción de biomasa. Así, la mejora del suelo parece ser un mecanismo principal de facilitación.

Los cambios permanentes en el suelo están también influidos por las estructuras de las copas. Las copas atrapan los sedimentos

transportados por el viento (Moro *et al.* 1997), retienen la hojarasca y los restos vegetales y animales bajo las ramas (de Soyza *et al.* 1997), y actúan como sitios de nucleación y acumulación de semillas (Aguiar & Sala 1994, Verdú & García-Fayos 1996, Pugnaire & Lazaro 2000). Por lo tanto, el incremento en biomasa y diversidad en los suelos de arbusto están también indirectamente influidos por el efecto a largo plazo de las estructuras físicas de la copa.

El efecto a corto plazo de los tratamientos de copa tras un año experimental no fue significativo en la biomasa o diversidad de anuales: los sitios con copas transplantadas, sombra artificial o sin copa mostraron el mismo patrón. Estos resultados sugieren que, a pesar de la amortiguación de las condiciones microclimáticas en sitios cubiertos, las copas no benefician a la comunidad de anuales en el momento de máximo crecimiento, y que la protección de los herbívoros por las copas no fue importante en nuestra área de estudio. La reducción de la radiación en sitios cubiertos (~ 55% de los niveles de PAR) parece que no influyó en la producción vegetal, como se ha visto en otros sistemas donde la atenuación de la luz es no lo suficientemente severa como para limitar el crecimiento de las plantas (Belsky 1994). Este pequeño efecto de las copas contrasta con el efecto positivo de la sombra y el refugio mostrado en otros sistemas áridos y semiáridos (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Moro *et al.* 1997, Weltzin & McPherson 1999), aunque efectos neutros o negativos de la sombra en la vegetación bajo copas también han sido observados (van Auken & Bush 1997, Forseth *et al.* 2001). Este efecto contradictorio puede explicarse por las diferencias en interceptación de luz bajo distintos tipos de copas, que pueden os-

cilar entre el 25 y el 90 % en diferentes tipos de comunidades de sabanas (Marañón *et al.* 2002). El efecto neutro que nosotros encontramos puede relacionarse con la reducción moderada de los niveles de PAR bajo las copas de *Hammada* y al patrón estacional de crecimiento en anuales: en nuestra área de estudio, la mayoría de las anuales se desarrollan y reproducen antes de que el estrés hídrico se haga importante, y por tanto, antes de que la sombra pueda tener efectos positivos en la atenuación de las condiciones climáticas extremas.

El efecto neto de los arbustos sobre la biomasa de anuales fue mayor que el efecto separado de los cambios permanentes en el suelo y los cambios temporales de la copa (Figura 4 A & C). Esto sugiere que la competencia con el arbusto no fue importante para la comunidad de plantas bajo las copas, y puede también denotar características de *Hammada* que benefician adicionalmente a las plantas bajo su copa. Estos mecanismos pueden estar relacionados con los hongos y microorganismos del suelo, que en otros sistemas semiáridos son mantenidos por otra especie de *Hammada* (Sarig *et al.* 1994), y que son indicados con frecuencia como potenciadores del establecimiento y crecimiento de las plantas

(Singh *et al.* 1989, van der Heijden *et al.* 1998, Callaway *et al.* 2001).

### ***Funcionamiento de Erodium***

En este trabajo se exploró la fisiología de *Erodium* en un intento de conocer algunos aspectos de los mecanismos de interacción entre arbustos y anuales, aunque reconociendo que la respuesta específica de esta especie puede no relacionarse claramente con la comunidad completa de anuales.

El estado hídrico de *Erodium* no mejoró por vivir junto a arbustos de *Hammada*. Al alba, los valores más bajos de  $\Psi_1$  pueden indicar competencia por el agua entre los arbustos y *Erodium*, un efecto que no fue evidente al medio día (Figuras 5A-B), quizás porque la competencia se compensó con la menor demanda transpirativa bajo los arbustos (como sugirieron los resultados de conductancia foliar, Figura 7 B). Además, los potenciales hídricos a medio día de *Erodium* estuvieron positivamente influidos por los suelos de arbusto en todos los tratamientos de copa (Figura 5D). La capacidad de retención de agua en los suelos de arbusto puede mejorar debido a cambios en la porosidad y la densidad aparente del suelo, lo que ha sido observado como efectos a largo plazo de árboles y ar-

bustos (Joffre & Rambal 1988, Pugnaire *et al.* 1996a). Las copas artificiales no tuvieron efecto en la disponibilidad de agua, lo que contrasta con la visión de la sombra en los desiertos como un factor reduciendo el estrés hídrico (Valiente Banuet & Ezcurra 1991), pero coincide con estudios que muestran que la sombra no es beneficiosa para la fisiología de especies viviendo bajo condiciones de sequía (Valladares & Pearcy 2002).

La eficiencia fotoquímica ( $F_v/F_m$ ) fue más alta para las plantas de *Erodium* viviendo bajo arbustos que en los claros, tanto al alba como al medio día (Figuras 6 A & B). Las copas artificiales mostraron este efecto positivo al medio día, sugiriendo que las copas pueden contribuir al aumento de la eficiencia fotoquímica mediante la reducción de los niveles de luz y de las temperaturas extremas (Howel *et al.* 2002), especialmente durante el invierno, cuando las noches frías seguidas de alta irradiación en los claros provocan con frecuencia fotoinhibición (Nunez & Bowman 1986, Ball 1994, Martínez-Ferri *et al.* 2002). Sin embargo, las plantas sin cobertura con estrés fotoquímico más alto mostraron también una tasa de ganancia de carbono ~ 50 % más alta que las plantas bajo arbustos. No está claro si los niveles de estrés fotoquímico afectan la productividad en gran medida, ya



que las pérdidas por fotoinhibición representan para algunas arbustos mediterráneos alrededor del 5 % del total de ganancia de carbono (Percy & Valladares 1999, Werner *et al.* 2000).

La tasa fotosintética máxima fue más alta en plantas de *Erodium* en los claros que en plantas bajo arbustos de *Hammada* (Figura 5A). En contraste con el efecto de los arbustos vivos, el efecto separado del suelo de arbusto fue positivo para la tasa fotosintética, mientras que la sombra tuvo efectos negativos para la ganancia de carbono. Se sabe que el enriquecimiento del suelo aumenta la capacidad fotosintética de las plantas bajo condiciones variadas (Wright *et al.* 1999), pero el papel de una sombra neutra (40-60% PAR) es más controvertido. Forseth *et al.* (2001) mostraron el efecto negativo de la sombra sobre la capacidad fotosintética de una hierba perenne de desierto, mientras que para otras plantas bajo condiciones de sequía, se ha visto que la sombra aumenta la tasa de asimilación de carbono (Holmgren 2000, Shunway 2001).

La conductancia de la hoja al vapor de agua en las plantas de *Erodium* fue más alta cuando vivían en los claros que bajo arbustos (Figura 7B). Para las plantas de *Erodium* bajo

tratamientos experimentales, la tasa de conductancia fue más alta en los suelos de claros, mientras que la sombra o la estructura de la copa no influyó en la pérdida de vapor de agua. La relación entre las tasas de asimilación y conductancia apunta a una mayor eficiencia en el uso del agua para las plantas viviendo en los suelos de arbusto. Estudios sobre el comportamiento de las plantas bajo distintas condiciones de fertilidad del suelo y precipitación muestran que, bajo condiciones de sequía, las plantas aumentan la eficiencia en el uso del agua, aparentemente mediante la inversión en enzimas fotosintéticas y alcanzando una mayor concentración interna de CO<sub>2</sub> a una menor conductancia de la hoja (Wright *et al.* 1999). Si los mismos factores tienen lugar en la comunidad de *Hammada* estudiada, las plantas viviendo bajo arbustos, en un suelo más fértil, podrían alcanzar una mayor eficiencia en el uso del agua al tener una concentración más alta de enzimas fotosintéticas. De esta forma indirecta, los arbustos pueden beneficiar las relaciones hídricas de las plantas bajo las copas vía el enriquecimiento en nutrientes del suelo.

## Conclusiones

El presente estudio muestra un efecto positivo importante de los arbustos de *Hammada*

tanto en la productividad como en la diversidad de la comunidad de plantas anuales. Bajo arbustos hubo un mayor número de individuos y también individuos más grandes, ambos factores contribuyendo a la mayor biomasa encontrada en este microhábitat. Los cambios permanentes en los suelos de arbustos causaron beneficios importantes para las plantas bajo copa, mientras que los cambios temporales debidos a la sombra y la estructura de la copa no causaron efectos significativos en las anuales invernales. La facilitación de la comunidad de anuales bajo *Hammada* incluye posiblemente la acumulación de semillas, mayor supervivencia de plántulas, y la mejora del funcionamiento de las plantas debido al aumento de la fertilidad y mejora de la estructura física del suelo.

La respuesta funcional de la especie anual *Erodium botrys* a la interacción con *Hammada* no explicó la facilitación de las anuales por este arbusto. Las relaciones hídricas de *Erodium* no mejoraron bajo arbustos, y sus tasas máximas de ganancia de carbono fueron más bajas bajo arbustos que en los claros. Por otro lado, *Erodium* tuvo una eficiencia fotoquímica más alta y menor tasa de conductancia cuando vivía asociado con *Hammada*. Las copas experimentales tuvieron un efecto positivo pequeño en la eficiencia fotoquímica,

al mismo tiempo que un efecto negativo sobre las tasas de asimilación. Los suelos de arbusto tuvieron un efecto positivo más evidente en las relaciones hídricas a medio día, tasas fotosintéticas y control estomático. Esto puede apuntar al enriquecimiento del suelo como un factor beneficioso para el funcionamiento de *Erodium* bajo arbustos, aunque su mayor ocurrencia en este microhábitat sugiere que esto se relaciona más con la mayor germinación y establecimiento que al mejor funcionamiento fisiológico.

En general, parece que la facilitación de las anuales por los arbustos en este ecosistema del desierto de Tabernas está más influenciada por las mejoras en la fertilidad del suelo que por las copas atenuando la luz y el microclima.

## Referencias

- Aguiar, M. R. & Sala, O. E. (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, **70**, 26-34.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S. & Jackson, R.B. (2001) Water and tree-understory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology*, **82**, 33-49.

- Ball, M. C. (1994) The role of photoinhibition during tree seedling establishment at low temperatures. *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*. (eds. N. R. Baker & J. R. Bowyer), pp: 365-376, BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Barnes, P.W. & Archer, S.R. (1996) Influence of an overstory tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia*, **105**, 493-500.
- Belsky, A. J. (1994) Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922-932.
- Bertness, M.D. & Hacker, S.D. (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, **144**, 363-372.
- Briones O., Montaña, C. & Ezcurra, E. (1998) Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia*, **116**, 365-372.
- Brown, J.H., Whitham, T. G., Ernest, S. K. M. & Gehring, C. A. (2001) Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science*, **293**, 643-650.
- Callaway R.M., Nadkarni, N.M. & Mahall, B.E. (1991) Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology*, **72**, 1484-1499.
- Callaway, R. M. & Pugnaire, F. I. (1999) Facilitation in plant communities. *Handbook of Functional Plant Ecology*. eds. Pugnaire F. I. & Valladares F. pp: 623-648, Marcel Dekker Inc., New York.
- Callaway, R. M., Kikvidze, Z. & Kikodze, D. (2000) Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos*, **89**, 275-282.
- Callaway, R. M., Newingham, B., Zabinski, C. A. & Mahall, B. E. (2001) Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters*, **4**, 429-433.
- Callaway, R.M. (1994) Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology*, **75**, 681-686.

- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The botanical review*, **61**, 306-349.
- Castroviejo, S., Laínz, M., López González, Montserrat, P., Muñoz Garmendia, Paiva, J. & Villar, L, eds. (1990) *Flora Ibérica*, vol II. CSIC, Madrid.
- Collins, B. & Wein, G. (2000) Stem elongation response to neighbour shade in sprawling and upright *Polygonum* species. *Annals of Botany*, **86**, 739-744.
- Crawley, M. J. & May, R. M. (1987) Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *Journal of Theoretical Biology*, **125**, 475-489.
- Dawson, T. E. (1993) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**, 565-574.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J. & Jeltsch, F. (1999) Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments*, **41**, 61-78.
- Facelli, J.M. & Brock, D.J. (2000) Patch dynamics in arid lands: localized effects of *Acacia papyrocarpa* on soils and vegetation of open woodlands of south Australia. *Ecography*, **23**, 479-491.
- Forseth, I.N., Wait, D.A. & 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.
- Gallardo A., Rodríguez-Saucedo J.J., Covelo F. & Fernández-Alés R. (2000) Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil*, **222**, 71-82.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. & Castro J. (2000) Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, **95**, 31-38.
- García-Moya E. & McKell C.M. (1970) Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, **51**, 81-88.
- Greenlee, J.T. & Callaway, R.M. (1996) Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *American Naturalist*, **148**, 386-396.

- Haase P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. & Incoll, L.D. (1996) Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 527-534.
- Harmon, M.E. & Franklin, J.F. (1989) Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, **70**, 48-59.
- Hobbie, S. (1992) The effect of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 336-339.
- Holmgren, M. (2000) Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos*, **90**, 67-78.
- Holzappel, C. & Mahall, B.E. (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology*, **80**, 1747-1761.
- Howell, C.J., Kelly, D. & Turnbull, M.H. (2002) Moa ghosts exorcised? New Zealand's divaricate shrubs avoid photo-inhibition. *Functional Ecology*, **16**, 232-240.
- Joffre R. & Rambal S. (1988) Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica*, **9**, 405-422.
- Kikvidze Z., Khetsuriani, L., Kikodze, D. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and interference in subalpine meadows of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 833-838.
- Kikvidze, Z. & Nakhutsrishvili, G. (1998) Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 261-265.
- Lázaro, R., Rodrigo, F.S., Gutierrez Carretero, L., Domingo, F. & 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.
- Levine, J.M. (2000) Complex interactions in a streamside plant community. *Ecology*, **81**, 3431-3444.
- Loik, M.E. & Holl, K.D. (2001) Photosynthetic responses of tree seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia*, **127**, 40-50.
- Lucdeme, Proyecto. (1989) Mapa de Suelo Tabernas-1030. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, CSIC.
- Ludwig F., de Kroon H., Prins H.H.T. & Berendse F. (2001) Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East

- African savanna. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 579-588.
- Marañón T., Pugnaire F.I. & Callaway R.M. (2002) Oak trees and herbaceous plants in Mediterranean oak savannas: facilitation and interference relationships. In: Mediterranean Oak Ecosystems (eds Rambal S., Mooney H.A. & Joffre S.) Springer Verlag, Berlin.
- Montaña, C. (1992) The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, **80**, 315-327.
- Moro, M.J., Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefabregas, J. (1997) Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional Ecology*, **11**, 425-431.
- Mulder C.P.H., Uliassi D.D. & Doak D.F. (2001) Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 6704-6708.
- Nobel, P.S. (1984) Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia*, **62**, 310-317.
- Nunez, M. & Bowman, D.M.J.S. (1986). Nocturnal cooling in a high altitude stand of *Eucalyptus delegatensis* as related to stand density. *Australian Forest Research*, **16**, 185-197.
- Peinado, M., Alcaraz, F. & Martínez-Parra, J.M. (1992) *Vegetation of Southeastern Spain*. J. Cramer, Berlin Stuttgart.
- Porta Casanellas, J., López-Acevedo Reguerin, M. & Rodríguez Ochoa, R. (1986). Técnicas y experimentos en edafología. Lleida: Col·legi Oficial D'Enginyers Agrònoms.
- Pugnaire F.I. & Lazaro R. (2000) Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany*, **86**, 807-813.
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefabregas J., Cueto M., Clark S.C. & Incoli L.D. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, **76**, 455-464.
- Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, **93**, 42-49.

- Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. (1996a). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, **77**, 1420-1426.
- Ridenour, W.M. & Callaway, R.M. (2002) The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native buchgrass. *Oecologia*, **126**, 444-450.
- Roughgarden, J. & Diamond, J. (1986) The role of species interactions in community ecology. *Community Ecology*. eds. Diamond, J. & Case, T.J., pp: 333-343, Harper & Row Publishers Inc., New York.
- Sarig S., Barness, G. & Steinberger, Y. (1994) Annual plant growth and soil characteristics under desert halophyte canopy. *Acta Oecologica*, **15**, 521-527.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 517-544.
- Sen, D.N. & Rajpurohit, K.S. (1982) *Contributions to the ecology of halophytes*. Dr. W. Junk Publisher, The Hague.
- Shumway S.W. (2000) Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, **124**, 138-148.
- Singh, J.S., Raghubanshi, A.S., Singh, R.S. & Srivastava, S.C. (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, **338**, 499-500.
- Tiedemann, A.R. & Klemmedson, J.O. (1986) Long-term effects of Mesquite removal on soil characteristics: I. Nutrients and bulk density. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **50**, 472-475.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Valiente Banuet, A. & Ezcurra, E. (1991) 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.
- Valladares F. & Pearcy R.W. (1999) The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia*, **121**, 171-182.
- Valladares F. & Pearcy R.W. (2002) Drought can be more critical in the shade than in the

- sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 749-759.
- van Auken, O.W. & Bush, J.K. (1997) Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology*, **78**, 1222-1229.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**, 69-72.
- Vasek, F.C. & Lund, L.J. (1980) Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave Desert dry lake. *Ecology*, **61**: 1013-1028.
- Verdú, M. & García-Fayos, P. (1996) Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology*, **10**, 275-280.
- Vetaas, O.R. (1992) Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 337-344.
- Wedin, D. & Tilman, D. (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, **63**, 199-229.
- Weltzin, J.F. & Coughenour, M.B. (1990) Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 325-334.
- Weltzin, J.F. & McPherson, G.R. (1999) Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs*, **69**, 513-534.
- 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.
- Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low- rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**, 423-434.
- Zar, J.H. (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.



## Apéndice

Especies presentes en la zona de estudio en enero de 2002

<i>Artemisia barrelieri</i>	<i>Koelpinia linearis</i>
<i>Asphodelus fistulosus</i>	<i>Launaea fragilis</i>
<i>Asteriscus acuaticus</i>	<i>Leysera leyseroides</i>
<i>Astragalus stella</i>	<i>Linum strictum</i>
<i>Astragalus</i> sp.	<i>Lophochloa pumila</i>
<i>Bromus rubens</i>	<i>Medicago laciniata</i>
<i>Calendula tripterocarpa</i>	<i>Medicago littoralis</i>
<i>Carrichtera annua</i>	<i>Neastostema apulum</i>
<i>Crassula tillaea</i>	<i>Ononis sicula</i>
<i>Diplotaxis virgata</i>	<i>Paronichya</i> sp1.
<i>Erodium botrys</i>	<i>Paronichya</i> sp2.
<i>Euphorbia</i> sp1.	<i>Phagnalon saxatile</i>
<i>Euphorbia</i> sp2.	<i>Plantago coronopus</i>
<i>Filago fuscescens</i>	<i>Plantago ovata</i>
<i>Filago pyramidata</i>	<i>Reichardia tinginata</i>
<i>Gramineae</i> sp.	<i>Silene ramossisima</i>
<i>Ifloga spicata</i>	<i>Sonchus tenerrimu</i>

### LA INTERACCIÓN MUTUALISTA ENTRE DOS ESPECIES DE ARBUSTO EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO

#### Resumen

Las interacciones mutualistas entre plantas superiores han sido escasamente estudiadas en ecología de las comunidades. Sin embargo, el actual reconocimiento de la facilitación como una fuerza importante que estructura las comunidades (junto a la competencia), sugiere que la existencia de mutualismo entre plantas ha sido, como otras relaciones positivas, ignorada históricamente. No obstante, en cierto tipo de ambientes estresantes algunas especies modifican las condiciones a su alrededor, de forma que puede ser común que dos plantas coexistan y cada una modifique el medio de distinta forma. Si la modificación originada por cada especie beneficia a su vecino, entonces podría desarrollarse una relación mutualista. En una comunidad semiárida del SE peninsular hemos investigado la relación entre dos especies de arbustos de forma y tamaño similar. Nuestra hipótesis es que la asociación espacial entre *Maytenus senegalensis* y *Whitania frutescens* es una interacción que representa un beneficio para al menos uno de los vecinos. Explícitamente probamos tres proposiciones.

- i La distribución espacial de *Maytenus* y *Whitania* representa una agregación de las dos especies en todos sus estadios de vida. Para esto analizamos el patrón de puntos bivariantes mediante la función  $K$  de Ripley.
- ii Cada especie puede afectar a su vecino de forma distinta, y este efecto condicionará el resultado de la interacción. Así, medimos la respuesta fisiológica de cada especie en un experimento de eliminación de copas de la especie vecina.
- iii La especie comestible, *Whitania*, se beneficia de la protección frente a herbívoros que proporcionan las copas pinchadas de *Maytenus*. Estimamos este efecto comparando el crecimiento de plantas de *Whitania* con y sin protección.

Los resultados muestran que *Maytenus* y *Whitania* están fuerte y significativamente agregados en todos los estadios de su vida. Las plantas de *Maytenus* a las que se eliminaron las copas vecinas de *Whitania* mostraron, en primavera, potenciales hídricos más negativos y eficiencia fotoquímica

ca (Fv/Fm) más baja que las que vivían junto a *Whitania*. *Whitania* no mostró una respuesta significativa a la eliminación de las copas vecinas de *Maytenus*. Sin embargo, las plantas de *Whitania* creciendo con protección mostraron ramas más largas, con más biomasa y mayor número de brotes nuevos que las que crecieron sin protección. Por tanto, la agregación entre las especies indica una interacción positiva en la que *Whitania* mejora las condiciones hídricas y de estrés de *Maytenus*, mientras que ésta especie no afecta a la fisiología de *Whitania*. Por otro lado, *Whitania* se beneficia de la protección frente a la herbivoría que proporciona *Maytenus*. Así, emerge una interacción entre *Maytenus* y *Whitania* que se puede considerar mutualista, ya que *Whitania* beneficia directamente a *Maytenus*, y ésta especie a su vez beneficia indirectamente a *Whitania*. En este ecosistema, las interacciones positivas entre plantas generan una gran influencia en la estructura de la comunidad, a pesar de que la competencia entre dos arbustos similares sea, a priori, potencialmente importante. La interdependencia entre plantas parece ser, pues, una característica generalizada en comunidades sometidas a condiciones adversas, donde predominan interacciones positivas de muy distinto tipo.

### Introducción

Las interacciones positivas entre plantas parecen ser más comunes de lo que se ha pensado hasta ahora (Callaway 1995, Callaway & Pugnaire 1999, Stachowicz 2001). Existen muchos ejemplos de plantas que facilitan el crecimiento de sus vecinos en comunidades muy diversas y bajo diferentes climas, desde desiertos (Went 1942, Franco & Nobel 1988) a la región ártica (Brooker & Callaghan 1999). Los efectos positivos de los árboles y arbustos de la sabana sobre las plantas bajo su copa ilustraron con frecuencia la facilitación asimétrica de plantas dominantes sobre su vegetación asociada en

ambientes estresantes (Vetaas 1992, Schole & Archer 1999). En estos y otros casos las interacciones positivas implican pares de especies asimétricas, tanto en tamaño como en forma de crecimiento o grupo funcional.

Las interacciones positivas tienen más relevancia en ambientes difíciles, bajo un estrés fisiológico (por ejemplo, temperaturas extremas o sequía: Pugnaire *et al.* 1996, Callaway *et al.* 2002), estrés físico (por ejemplo, substratos inestables: Bruno 2000), o estrés biótico (por ejemplo, herbivoría: Callaway *et al.* 2000). Ya que las plantas son capaces de aliviar numerosos tipos de estrés, es posible que las plantas

simultáneamente ejerzan diversos efectos sobre otras plantas (Stachowicz 2001). Las plantas pueden mejorar las condiciones locales, como por ejemplo aumentando el contenido de agua en capas superficiales del suelo mediante la elevación de agua de capas más profundas (Dawson 1993); la sombra mejora las temperaturas extremas y reduce la evapotranspiración y la fotoinhibición durante el cierre estomático (Valiente-Banuet & Escorra 1991, Callaway & Pugnaire 1999), los suelos bajo las copas con frecuencia están enriquecidos en nutrientes (Vetaas 1992, Callaway *et al.* 1991, Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996), y la copa crea refugios frente a la herbivoría (Atsatt & O'Dowd 1976, Hay 1986). Por tanto, una situación en la que dos plantas vecinas coexistan y cada una modifique el ambiente en diferente forma puede que no sea excepcional. Si la modificación del hábitat que cada especie lleva a cabo resulta en un beneficio para los dos vecinos, entonces se desarrolla una interacción mutualista, aunque sea involuntaria.

El mutualismo se da cuando los dos organismos de distintas especies que interactúan se benefician de la relación. El mutualismo interespecífico es una de las interacciones más importantes y ampliamente estudiadas en ecología (Hoeksema & Bruna 2000), aunque habitualmente se aborda de una forma unilateral, cen-

trándose en sólo uno de los organismos y sin cuantificar el efecto beneficioso que tiene para ambos (Bronstein 1994). Las interacciones mutualistas entre plantas han sido raramente descritas (Pugnaire *et al.* 1996), quizá a causa del escaso interés general sobre las interacciones positivas.

Varios factores sugieren que el mutualismo entre plantas superiores puede ser menos raro de lo que se piensa. En primer lugar, el estudio del mutualismo se ha centrado casi exclusivamente en las relaciones entre plantas y animales [más del 90% de los artículos revisados en Bronstein (1994)]; también, porque las interacciones positivas entre plantas no han recibido una atención suficiente hasta fechas relativamente recientes (Callaway 1995), y generalmente se ha investigado el efecto de la interacción sólo para uno de los organismos afectados (pero ver Pugnaire *et al.* 1996, Holzapfel & Mahall 1999). No obstante, Pugnaire *et al.* (1996) describieron un 'mutualismo facultativo' entre un arbusto, *Retama sphaerocarpa*, y la herbácea perenne *Marrubium vulgare* basado en la mejora de los nutrientes del suelo y de la disponibilidad de agua. Este representa un caso de interacción en el que el efecto positivo es recíproco entre plantas superiores, no habiéndose descrito relaciones similares entre plantas del mismo tipo. La ampliación de los conoci-

mientos sobre las interacciones positivas entre plantas y la evaluación del efecto para los organismos que intervienen debe contribuir a apreciar mejor la importancia que estas interacciones tienen en la estructura de las comunidades vegetales.

En este capítulo se describe la interacción entre dos arbustos similares en tamaño pertenecientes a especies distintas que interactúan estrechamente en comunidades semiáridas del SE de la Península Ibérica. Estas comunidades están formadas por manchas de vegetación ('islas de fertilidad' en el sentido de García-Moya & McKell 1970), donde arbustos de *Maytenus senegalensis* y *Whitania frutescens* crecen en estrecha interacción. Se formuló la hipótesis de que la asociación espacial de los dos arbustos sería el resultado de una interacción positiva entre ambas especies, que representaría un beneficio para al menos una de las especies. Para examinar esta idea se probaron tres proposiciones:

- i. La distribución espacial de *Maytenus* y *Whitania* representa una agregación significativa de los dos arbustos a lo largo de todo su ciclo de vida.
- ii. Cada especie puede tener un efecto diferente sobre su vecino, lo que condicionaría el resultado de la interacción
- iii. La especie más comestible, *Whitania*, afectada comúnmente por los ramoneadores, se beneficiaría de la protección ofrecida por las plantas vecinas de *Maytenus*.

Para alcanzar estos objetivos se analizó el patrón de distribución espacial de las dos especies, se llevó a cabo una manipulación experimental del ecosistema, y se estudió el efecto de la herbivoría sobre plantas de *Whitania*.

## Métodos

### *Sitio de estudio*

En el invierno de 1998 se estableció un sitio de estudio en un matorral 'artinera' en El Ejido (36° 48.72' N, 2° 47.30' O, 155 m altitud), Almería. Las 'artineras' son comunidades de *Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell. subsp. *europaeus* (Celastraceae) que se distribuyen exclusivamente en áreas costeras del sudeste de España y norte de Marruecos. Las 'artineras' en El Ejido constituyen la mejor población de esta especie y que crea aquí un ecosistema singular. El clima en el área es semiárido mediterráneo, con una estación seca pronunciada de junio a

septiembre sin casi precipitación durante la mayoría de los años. En la estación meteorológica más cercana (aeropuerto de Almería, 35 km al este) la precipitación media anual es de 204 mm y la temperatura media es 18.5°C, con enero (temperatura media de 12.5°C) y agosto (temperatura media 26.0°C) como el mes más frío y más cálido respectivamente (1968-1990, Spanish Instituto Nacional de Meteorología). Los suelos son regosoles calcáricos y cambisoles, los que configuran un sustrato mixto arcilloso con roca madre cálcica.

La región representaba hasta recientemente el área de distribución máxima de esta formación vegetal endémica, pero en los últimos 20 años la agricultura intensiva bajo plástico con escasa planificación ha propiciado la casi desaparición de las 'artineras'. Desde 1957 a 1994 el área ocupada disminuyó en un 91.5 %, y este ecosistema está ahora seriamente amenazado de extinción (Mota *et al.* 1996).

En el área de estudio, los arbustos dominantes *Maytenus senegalensis* and *Whitania frutescens* (Solanaceae) aparecen frecuentemente en agregados de vegetación. Muchas especies de plantas ocurren en estas manchas de vegetación, desde arbustos (hasta 13 especies, incluyendo *Asparagus albus*, *Lycium intricatum*, y *Rhamnus lycioides*) a hierbas (*Asphodelus mi-*

*nor*, *Ballota hirsuta*, *Caralluma europaea*, and *Rubia peregrina*), mientras que el espacio entre manchas está apenas cubierto con vegetación.

*Maytenus senegalensis* (*Maytenus* desde aquí) es un arbusto pinchudo de hasta 3 metros de altura, con hojas perennes coriáceas una intrincada copa esférica. *Whitania frutescens* (*Whitania* desde aquí) crece hasta 2.5 metros y tiene hojas finas que se caen antes de la estación seca. El ramoneo de ganado es frecuente en el área, y los individuos expuestos de *Whitania* son ramoneados preferentemente, mostrando copas de forma alterada.

#### *Análisis espacial*

En octubre de 1999 se establecieron tres parcelas de 50 m x 50 m en la zona de estudio. Las coordenadas del centro estimado de cada individuo de *Maytenus* y *Whitania* más alto de 10 cm se registró con una precisión de 5 cm. Los individuos fueron clasificados en dos clases de tamaño según su diámetro máximo ( $\leq 0.5$  m o  $> 0.5$  m).

El patrón de distribución espacial se analizó utilizando la función de la K de Ripley (Ripley 1976, Haase 1995), que se considera por lo general la mejor técnica para el análisis bivariante del patrón de puntos (Dale 1999). La función K considera cada planta el punto central de un

círculo de radio  $t$ , contando el número de puntos encontrados en el círculo. Se utilizó un procedimiento para corregir el efecto de los bordes (Getis and Franklin 1987, modificado por Haase 1995) que proporciona resultados adecuados para distancias hasta la mitad del lado más corto de la parcela (Haase 1995). Si la distribución de los puntos es de Poisson al azar, el valor esperado de la función acumulada  $K(t)$  equivale a  $\pi t^2$ , i.e. el área del círculo de radio  $t$ , lo que da una figura lineal de  $\sqrt{K(t)}$  frente a  $t$ . Para una interpretación más fácil, se representa el estadístico derivado  $\sqrt{K(t) / \pi} - t$  que se representa generalmente así porque esta expresión tiene un valor esperado de 0 para cualquier valor de  $t$  cuando el patrón es de Poisson al azar (Sharpe 1991).

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial se probó mediante reposicionamiento al azar de todos los puntos en la parcela, y después analizando el patrón generado según la técnica explicada más arriba. Para la significación estadística, se usaron los valores de los límites en las colas del 2.5% de las 1000 aleatorizaciones (media  $\pm$  1.96 DE) para intervalos de confianza del 95%. Si la desviación del estadístico muestreado del valor esperado 0 es significativamente positiva, se asume que los puntos muestreados están agregados, mientras que una desviación significativamente negativa sugiere

un patrón regular (uniforme) (Diggle 1983). Si el estadístico muestreado se encuentra dentro de los límites del intervalo de confianza para cualquier  $t$ , entonces no se puede rechazar la hipótesis de aleatoriedad espacial. La representación de  $\sqrt{K(t) / \pi} - t$  frente a  $t$  revela los patrones espaciales a los varios valores de la distancia  $t$ . Valores positivos indican agregación, mientras que los negativos indican regularidad.

La hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa se probó para las dos especies, *Maytenus* y *Whitania*, con un procedimiento modificado para el análisis de la distribución del patrón bivalente, y el análisis estadístico de los datos se realizó con el programa SPPA (Haase 1997).

#### *Efecto específico de los vecinos*

Para investigar el efecto específico de *Maytenus* y *Whitania* en cada uno, en febrero de 1998 se estableció un experimento de eliminación en el que se dejó a cada especie o bien viviendo con su vecino o bien aislado. Se eligieron 18 manchas de un tamaño aproximadamente igual, y se eliminó la vegetación hasta dejar a cada especie aislada en 6 de estas manchas, y a ambas especies en otras 6. Los rebrotes de las plantas no estudiadas se eliminaron con frecuencia.

Dos años después de la eliminación se determinó el efecto del vecino midiendo variables fisiológicas en 2000, al principio de la estación de crecimiento en invierno (4-5 de febrero) y en el momento de máximo crecimiento en primavera (30-31 de marzo). La respuesta fisiológica a los tratamientos se determinó mediante medidas, al alba y al medio día, de los potenciales hídricos de los tallos con una cámara de presión (Skye Instruments, Powys, UK) y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm tras 30' de adaptación a la oscuridad) con un fluorímetro de inducción de clorofila (PEA; Hansatech, Kings Lynn, UK).

#### *Determinación de la herbivoría*

El ramoneo por ungulados es frecuente en el área y sus efectos en las plantas fue evidente en el sitio de estudio para las especies sin protección (espinas o tallos pinchudos). Se determinó el efecto natural del ramoneo en plantas de *Whitania* viviendo en el sitio de estudio mediante el muestreo al final de la estación de crecimiento, en mayo de 2001, en un intento de capturar el efecto de la herbivoría después del efecto potencial de la compensación por crecimiento (Agrawal 2000). Se eligieron 20 plantas de *Whitania* viviendo bajo ramas pinchudas y otras 20 plantas pareadas de *Whitania* viviendo

sin protección. Todos los individuos fueron de tamaño similar. En cada plantas se cosechó la rama más alta (para mantener un tamaño homogéneo). Se midió el diámetro de la rama en la base con un calibre digital, y la longitud total con una precisión de milímetros, y se registró el número de brotes nuevos. En el laboratorio se separaron las hojas de los tallos, y el material vegetal se secó a 70°C durante 72 horas y después se pesó.

#### *Análisis de nutrientes*

Se determinó el contenido en nutrientes de hojas de *Maytenus* y *Whitania* viviendo aislados o en asociación en manchas de vegetación. Hojas de orientación y posición similar en la copa se recogieron en el invierno de 1999, se secaron a 70°C y se analizaron para nitrógeno y fósforo utilizando técnicas de Kjeldahl y colorimetría, respectivamente (Porta Casanellas *et al.* 1986).

#### *Análisis estadístico*

Los datos se analizaron con el paquete estadístico STATISTICA-v 5.5 (StatSoft, Inc. 1999). Debido a la heteroscedasticidad de algunos resultados, los datos se analizaron mediante test de U Mann Whitney tests. Los datos de potencial hídrico y eficiencia fotoquímica del fotosistema II se analizaron para diferencias entre



fechas (invierno frente a primavera), y después para el efecto de los vecinos en cada fecha. Los valores en el texto y las figuras representan medias  $\pm 1$  error estándar (ES).

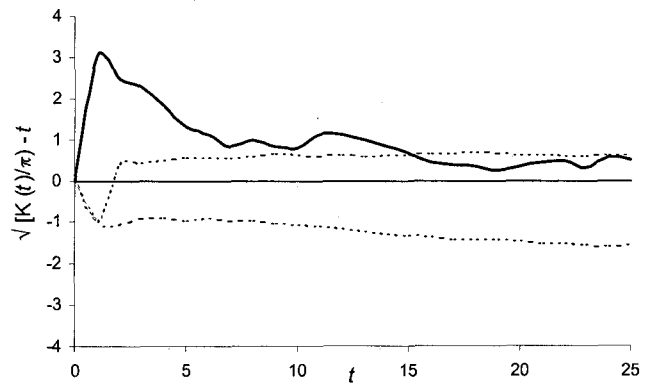
## Resultados

### Análisis espacial

En las tres parcelas seleccionadas la función de la  $K$  de Ripley evidenció una fuerte y estadísticamente significativa asociación positiva entre los arbustos de *Maytenus* y *Whitania*, para distancias entre 1 y 15 metros (Figura 1).

### Efecto específico de los vecinos

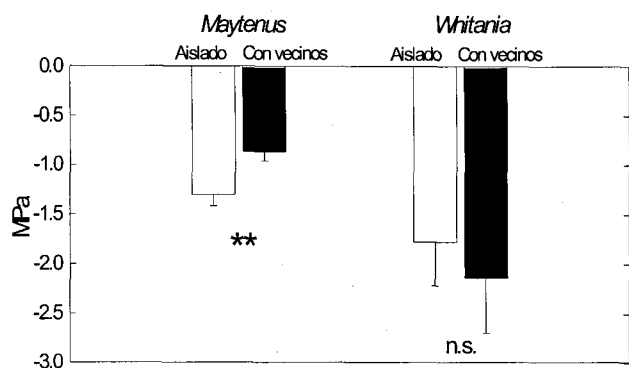
El efecto de los vecinos fue diferente dependiendo de la especie considerada, y la respuesta específica cambió con la estación. Los potenciales hídricos mostraron un descenso estadísticamente significativo de invierno a verano en ambas especies al alba (*Maytenus*:  $\Psi_{\text{invierno}} = -0.63 \pm 0.08$  MPa vs.  $\Psi_{\text{primavera}} = -1.11 \pm 0.10$  MPa,  $U = 6.5$ ,  $Z_l = 2.8$ ,  $p = 0.0045$ , *Whitania*:  $\Psi_{\text{invierno}} = -0.66 \pm 0.05$  MPa vs.  $\Psi_{\text{primavera}} = -1.92 \pm 0.33$  MPa,  $U = 0.0$ ,  $Z_l = 3.6$ ,  $p = 0.0004$ ), y para *Whitania* a medio día (*Whitania*:  $\Psi_{\text{invierno}} = -1.36 \pm 0.72$  MPa vs.  $\Psi_{\text{primavera}} = -3.20 \pm 0.44$  MPa,  $U = 3.0$ ,  $Z_l = 3.5$ ,  $p = 0.0005$ , *Maytenus*:  $\Psi_{\text{invierno}} = -1.77 \pm 0.12$  MPa vs.  $\Psi_{\text{primavera}} = -1.60$



**Figura 1.** Análisis espacial de segundo orden del patrón de distribución de *Maytenus senegalensis* y *Whitania frutescens* en una 'artinera' en El Ejido (Almería). La representación de  $\sqrt{K(t)/\pi} - t$  frente a  $t$  revela patrones espaciales a varios valores de la distancia de los vecinos  $t$ . Los valores positivos indican agregación, mientras los negativos significan regularidad. Las líneas de puntos dan los intervalos de confianza para el 95% de aleatoriedad espacial completa (resultado de 1000 randomizaciones). Los datos representan las medias de las tres parcelas de estudio.

$\pm 0.26$  MPa,  $U = 54.0$ ,  $Z_l = 0.0$ ,  $p = 1.0$ ). Cuando el agua estaba disponible en invierno, ni *Maytenus* ni *Whitania* difirieron en el potencial hídrico de sus tallos o en la eficiencia fotoquímica (Fv/Fm adaptado 30' a oscuridad) estando aislados en con la otra especie como vecino.

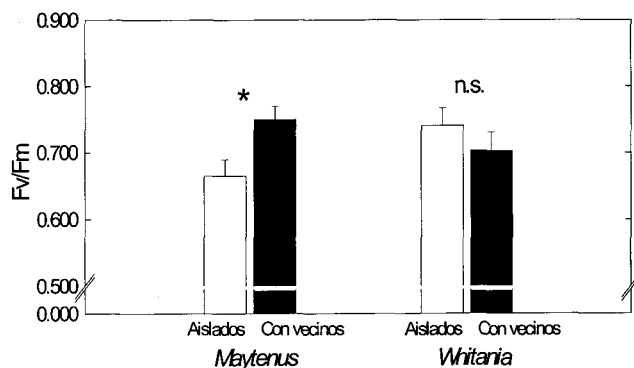
En primavera, mientras las variables fisiológicas de *Whitania* permanecieron sin influencia por la presencia de *Maytenus*, los potenciales hídricos al alba y al medio día de los arbustos de *Maytenus* fueron más altos para las plantas viviendo en asociación con *Whitania* que cuando vivían aislados (al alba: Figura 2, al medio día, *Maytenus*:  $\Psi_{\text{aislado}} = -2.14 \pm 0.22$  MPa vs.



**Figura 2.** Potencial hídrico al alba de arbustos de *Maytenus* y *Whitania* en primavera. Las barras blancas representan individuos aislados, y las barras negras individuos con vecinos.  $N = 4-6$  arbustos. Las barras muestran medias  $\pm 1$  ES, los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas  $** p < 0.01$  (U Mann Whitney test para *Maytenus*:  $U = 0.0$ ,  $Z_1 = 2.45$ ,  $p = 0.01$ , y para *Whitania*:  $U = 8.0$ ,  $Z_1 = -0.85$ ,  $p = 0.39$ ).

$\Psi_{\text{con } Whitania} = -1.17 \pm 0.34$  MPa,  $U = 3.0$ ,  $Z_1 = 1.71$ ,  $p = 0.086$ , a medio día *Whitania*:  $\Psi_{\text{aislado}} = -2.76 \pm 0.03$  MPa vs.  $\Psi_{\text{con } Maytenus} = -3.46 \pm 0.70$  MPa,  $U = 6.0$ ,  $Z_1 = -0.45$ ,  $p = 0.65$ ).

La eficiencia fotoquímica al alba ( $F_v/F_m$  adaptado 30' a oscuridad) en primavera fue también más alta para los arbustos de *Maytenus* acompañados de *Whitania* (Figura 3), pero no al medio día (*Maytenus*:  $F_v/F_{m\text{aislado}} = 0.646 \pm 0.022$  MPa vs.  $F_v/F_{m\text{con } Whitania} = 0.673 \pm 0.035$  MPa,  $U = 8.0$ ,  $Z_1 = 0.49$ ,  $p = 0.62$ ). Las plantas de *Whitania* viviendo en ambas situaciones no difirieron en  $F_v/F_m$  (al alba: Figura 3, a medio día:  $F_v/F_{m\text{aislado}} = 0.693 \pm 0.047$  MPa vs.  $F_v/F_{m\text{con } Maytenus} = 0.720 \pm 0.046$  MPa,  $U = 12.0$ ,  $Z_1 = -0.77$ ,  $p = 0.58$ ). En general, los datos muestran que no hay efecto de los vecinos

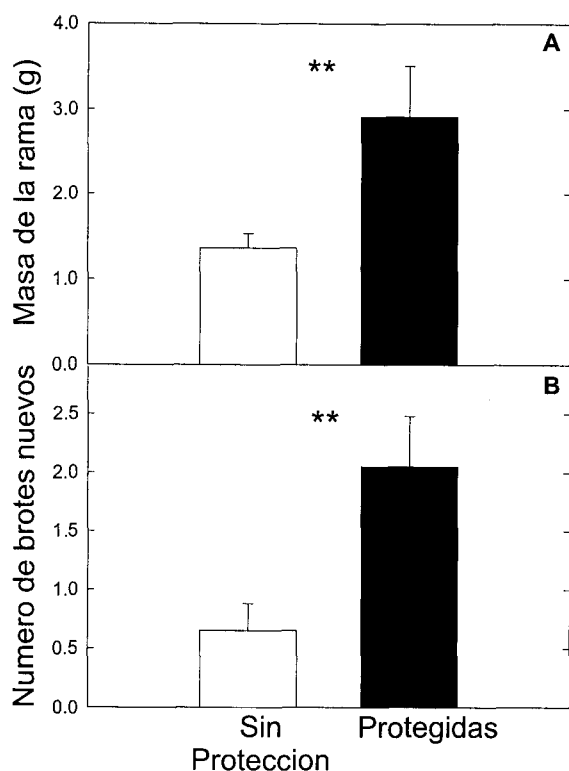


**Figure 3.** Eficiencia fotoquímica del fotosistema II de arbustos de *Maytenus* y *Whitania* shrubs en primavera. Las barras blancas representan individuos aislados, y las barras negras individuos con vecinos.  $N = 6$  arbustos. Las barras muestran medias  $\pm 1$  ES, los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas  $* p < 0.05$  (U Mann Whitney test para *Maytenus*:  $U = 4.0$ ,  $Z_1 = 2.0$ ,  $p = 0.045$ , y para *Whitania*:  $U = 8.0$ ,  $Z_1 = -0.49$ ,  $p = 0.62$ ).

en invierno, mientras que en primavera *Maytenus* se beneficia de la asociación con *Whitania*.

### Herbivoría

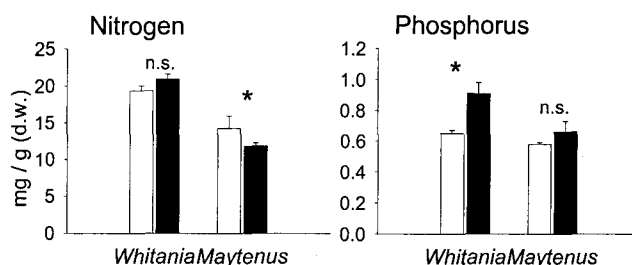
Las plantas de *Whitania* estuvieron muy afectadas por el ramoneo. Las ramas protegidas fueron más largas ( $24.66 \pm 2.04$  cm vs.  $16.64 \pm 1.08$  cm,  $U = 92.5$ ,  $Z_1 = 2.91$ ,  $p < 0.01$ ), tuvieron mayor biomasa total (Figura 4 A), y produjeron un mayor número de brotes nuevos que las ramas sin protección (Figura 4 B). Las diferencias en el diámetro de la rama en la base no fueron estadísticamente significativas ( $5.34 \pm 0.38$  mm protegidas vs.  $6.20 \pm 0.35$  mm sin protección,  $U = 151.50$ ,  $Z_1 = -1.31$ ,  $p = 0.19$ ). Las diferencias en la biomasa total de rama en-



**Figura 4.** Masa seca de ramas (A) y número de brotes nuevos por rama (B) de plantas de *Whitania* sin protección y protegidas por arbustos pinchudos.  $N = 20$  plantas de *Whitania*. Las barras muestran medias  $\pm 1$  ES, los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas \*\*  $p < 0.01$ ., U Mann Whitney test.

tre plantas protegidas y sin protección se debieron principalmente a la diferencia en la masa de hojas ( $0.68 \pm 0.10$  g vs.  $0.18 \pm 0.03$  g respectivamente,  $U = 37.0$ ,  $Z_1 = 4.41$ ,  $p < 0.0001$ ) porque la masa de los tallos leñosos fue más similar entre plantas protegidas y sin protección ( $2.24 \pm 0.51$  g vs.  $1.57 \pm 0.42$  g,  $U = 159.0$ ,  $Z = 1.11$ ,  $p = 0.27$ ).

#### Contenido de N y P foliar



**Figura 5.** Contenido de nitrógeno y fósforo en las hojas de arbustos de *Whitania* y *Maytenus* creciendo en asociación (barras negras) y aislados (barras blancas).  $N = 3$  arbustos. Las barras muestran medias  $\pm 1$  ES, los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas \*  $p < 0.05$ , U Mann Whitney test.

Las hojas de los arbustos *Whitania* no mostraron diferencias en el contenido en nitrógeno entre plantas viviendo aisladas o en manchas, pero el contenido foliar de fósforo fue más alto en las plantas viviendo en manchas (Figura 5). Por el contrario, el contenido en nitrógeno en hojas de *Maytenus* fue más alto para las plantas viviendo aisladas, mientras que el fósforo no difirió estadísticamente entre hábitats (Figura 5).

#### Discusión

Nuestros resultados sugieren una interacción mutuamente beneficiosa entre dos especies de arbusto de forma de vida y tamaño similar. *Maytenus* se benefició de la presencia de *Whitania* por la mejora de las relaciones hídricas y de las condiciones de estrés, como mostraron el potencial hídrico y la eficiencia fotoquímica durante el momento de máximo crecimiento.

*Whitania* se benefició indirectamente de la protección frente a la herbivoría que proporcionaron las ramas pinchudas de *Maytenus*.

Los datos de fisiología y herbivoría muestran que la agregación espacial observada entre *Maytenus* y *Whitania* puede ser el resultado de la mejora del funcionamiento de las plantas viviendo en asociación. La agregación de las especies de plantas en manchas de vegetación es un patrón notable en regiones áridas y semiáridas, considerada con frecuencia como una indicación de la interacción positiva entre las plantas agregadas (Went 1942, Haase *et al.* 1996, Aguiar & Sala 1999, Eccles *et al.* 1999). Nuestros resultados apoyan esta idea, ya que la agregación de las especies se relaciona con el efecto positivo entre especies vecinas.

Los potenciales hídricos de ambas especies decaen significativamente de invierno a primavera, evidenciando el descenso en la disponibilidad de agua según se acerca el verano. En primavera, en el momento de máximo crecimiento, las relaciones hídricas y la eficiencia fotoquímica al alba de *Maytenus* mejoraron con la presencia de *Whitania* (Figuras 2 y 3), a pesar de la mayor biomasa transpirante en las agregaciones control. La fisiología de *Whitania*, sin embargo, no fue afectada por la presencia de *Maytenus*. Se sabe que la mejora del estado hí-

drico y fotoquímico tiene un impacto importante en el funcionamiento general de las plantas (Ehleringer *et al.* 1999, Novoplansky & Goldberg 2001), lo que lleva con frecuencia a una mayor eficacia biológica ('fitness') (Lechowicz 1984, Herrera 1991).

En este ecosistema, los arbustos de *Whitania* mostraron potenciales hídricos más bajos que los de *Maytenus*, lo que puede indicar una mayor habilidad para extraer agua del suelo seco (Ehleringer *et al.* 1999), y una demanda transpirativa potencialmente más grande (como una planta de hoja caduca con hojas finas y grandes) (Eamus 1999). Nuestros datos sugieren que los arbustos de *Whitania* pueden poner agua accesible para *Maytenus*, en una redistribución que podría realizarse mediante varios mecanismos, ya que las raíces de *Whitania* pueden tener acceso a agua subterránea, explorar un volumen de suelo más grande, o tener una mayor habilidad para extraer agua del suelo. Dawson (1993) describió la elevación de agua por arces (*Acer saccharum*), lo que mejoró los potenciales hídricos y el crecimiento de otras especies vecinas. La redistribución del agua por las raíces ha sido mostrado recientemente como un proceso potencialmente importante para el ecosistema (Cadwell *et al.* 1998, Horton & Hart 1998), que en nuestro caso puede ayudar a explicar la mejora de las re-

laciones hídricas de una especie cuando vive con un vecino potencialmente competidor.

En la comunidad estudiada en este trabajo, los arbustos protegidos mostraron ramas más largas y un mayor número de brotes nuevos (Figura 4), mostrando que *Whitania* es una planta de hoja caduca con hojas finas y una alta concentración de nitrógeno, muy comestible. De hecho, las plantas de *Whitania* viviendo sin protección mantuvieron sólo sobre el 25 % de la masa de hojas que tenían las plantas protegidas por ramas pinchudas de *Maytenus*. La eliminación por ramoneo de una proporción significativa de la masa fotosintética en una planta de hoja caduca parece ser muy perjudicial (Peinetti *et al.* 2001). Por lo tanto, la protección frente a los herbívoros parece ser un mecanismo importante de interacción positiva entre plantas, como se ha observado en diferentes especies de muchos ecosistemas (McNaughton 1978, Mulder & Ruess 1998, Callaway & Pugnaire 1999).

Las interacciones entre plantas tienen múltiples formas de actuación, y no siempre en la misma dirección. Por ejemplo, el nitrógeno parece ser relativamente menos disponible para *Maytenus* viviendo en manchas, ya que el contenido en N foliar fue más alto para las plantas aisladas. Por el contrario, los hábitats en manchas tuvieron

un efecto positivo sobre el contenido de P en las hojas de *Whitania*, y marginalmente en las hojas de *Maytenus*, lo que sugiere que la disponibilidad de P es mayor en las manchas. Con frecuencia se encuentra una mayor disponibilidad de P donde la colonización de micorrizas está favorecida (Read 1999), lo que puede representar, por tanto, un mecanismo adicional de facilitación para las plantas en agregados.

En resumen, *Maytenus* se benefició de mejores relaciones hídricas y eficiencia fotoquímica cuando vivía junto a *Whitania*, mientras *Whitania* se benefició de la protección de la herbivoría proporcionada por *Maytenus*. Además, ambas especies pueden estar facilitándose mutuamente mediante el enriquecimiento del suelo con nutrientes. Sugerimos que la interacción entre *Maytenus* y *Whitania* es un mutualismo no intencionado, ya que *Whitania* beneficia directamente a *Maytenus*, quien a su vez, beneficia indirectamente a *Whitania*. En este ecosistema, las interacciones positivas planta-planta parecen una fuerza importante estructurando la comunidad, a pesar de la competencia potencial. La facilitación (interacción positiva unidireccional) ha sido referida como una interacción ubicua en las comunidades vegetales, pero hay razones para considerar a las interacciones positivas bidireccionales como fuerzas comunes también.

## Referencias

- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends on Ecology and Evolution* 14, 273-277.
- Atsatt P.R. & O'Dowd D.J. 1976. Plant defense guilds. *Nature* 193, 24-29.
- Bronstein J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* 69, 31-51.
- 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.
- Bruno, J. F. 2000. Whole-community facilitation through substrate stabilization by the intertidal grass *Spartina alterniflora*. *Ecology* 81, 1179-1192.
- Caldwell M.M., Dawson T.E. & Richards J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113, 151-161.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The botanical review* 61, 306-349.
- Callaway R.M., Nadkarni N.M. & Mahall B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72, 1484-1499.
- Callaway, R. M. & Pugnaire, F. I. 1999. Facilitation in plant communities. In *Handbook of Functional Plant Ecology*. ed. Pugnaire F. I. & Valladares F. New York: Marcel Dekker Inc., pp: 623-648.
- Callaway, R.M., Kikvidze, Z., Kikodze D. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89, 275-282.
- Chapin F.S.I., Walker L.R., Fastie C.L. & Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64, 149-175.
- Dale, M. R. T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge: University Press.
- Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95, 565-574.

- Diggle, P. J. (1983) Statistical analysis of spatial point patterns. London: Academic Press.
- Eccles, N.S., Esler, K.J., Cowling, R.M. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* 142, 71-85.
- Ehleringer, J. R., Schwinning, S. & Gebauer, R. 1999. Water use in arid land ecosystems. In *Physiological Plant Ecology*. ed: Press, M C., Scholes, J. D., & Barker, M. G. British Ecological Society and Blackwell Science Ltd., pp: 347-366.
- Forseth I.N., Wait D.A. & 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.
- Franco, A. C. & Nobel, P. S. 1988. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870-886.
- Garcia-Moya E. & McKell C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51, 81-88.
- Getis A. & Franklin J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68, 473-477.
- 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, 572-582.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. & Incoll L.D. 1996. Spatial patterns 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. & Incoll L.D. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8, 627-634.
- Hay, M. E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist* 128, 617-641.
- Herrera C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72, 1436-1448.
- Hoeksema J.D. & Bruna E.M. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia* 125, 321-330.

- Holzappel C. & Mahall B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80, 1747-1761.
- Horton J.L. & Hart S.C. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 232-235.
- McNaughton, S. J. 1978. Serengeti ungulates: feeding selectivity influences the effectiveness of plant defense guilds. *Science* 199: 806-807.
- Mota J.F., Peñas J., Castro H., Cabello J. & Guirado J.S. 1996. Agricultural development vs biodiversity conservation: the Mediterranean semiarid vegetation in El Ejido (Almeria, southeastern Spain). *Biodiversity and Conservation* 5, 1597-1617.
- Mulder, C. P. H. & Ruess, R. W. 1998. Effects of herbivory on arrowgrass: interactions between geese, neighboring plants, and abiotic factors. *Ecological Monographs* 68, 275-293.
- Novoplansky A. & Golberg D.E. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* 12, 199-208.
- 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.
- Peinetti H.R., Menezes R.S.C. & Coughenour M.B. 2001. Changes induced by elk browsing in the aboveground biomass production and distribution of willow (*Salix monticola* Bebb): their relationships with plant water, carbon and, nitrogen dynamics. *Oecologia* 127, 334-342.
- Porta Casanellas, J., López-Acevedo Reguerin, M. & Rodríguez Ochoa, R. (1986). Técnicas y experimentos en edafología. Lleida: Col·legi Oficial D'Enginyers Agrònoms.
- Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 1420-1426.
- Read, D. J. 1999. The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. In *Physiological Plant Ecology*. ed: Press, M C., Scholes, J. D., & Barker, M. G. British Ecological Society and Blackwell Science Ltd., pp: 133-152.



- Ripley, B.D. (1976). The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255-266.
- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huenneke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A. & Whitford W.G. 1990. Biological feedback in global desertification. *Science* 247, 1043-1048.
- Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 517-544.
- Sharpe, C. (1991). Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science*, 2, 565-572.
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and structure of ecological communities. *Bioscience* 51, 235-246.
- StatSoft, Inc. (1999). *STATISTICA for Windows*. Tulsa, OK.
- Vetaas O.R. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3, 337-344.
- 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.

## INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

### Discusión general

El estudio sobre la estructura de 7 comunidades arbustivas con distinto grado de estrés ambiental pone de manifiesto la importancia de la facilitación como factor organizador de las comunidades, sobre todo en los ambientes más limitantes. Así, en las comunidades de artos (*Maytenus senegalensis* ssp. *europaea*) en El Ejido y de azufaiños (*Ziziphus lotus*) en Cabo de Gata aparecen las asociaciones positivas de mayor intensidad y los efectos más beneficiosos para las plantas que viven en agregados (Capítulo 1). A partir de estos resultados, en los siguientes Capítulos se analizó con más detalle la naturaleza de las relaciones positivas en varias de las comunidades estudiadas en el Capítulo 1, intentando profundizar en los mecanismos que dirigen estas interacciones y las consecuencias que éstas tienen para las especies de la comunidad. En el Capítulo 2 se muestra que el proceso de creación de 'islas de recursos' por el azufaiño en Torregarcía (P. N. Cabo de Gata - Níjar), y el efecto que estas islas tienen sobre el crecimiento y fisiología de tres especies de arbustos comunes en la zona: *Ballota hirsuta*, *Lycium intricatum* y *Salsola oppositifolia*. Los arbustos de *Ziziphus* modifican dramáticamente las condiciones de su entorno, creando un microclima más benigno, reteniendo un gran volumen de arena, y enriqueciendo el suelo en nutrientes. El efecto de las 'islas' de *Ziziphus* sobre estos arbustos parece ser positivo a largo plazo, pero depende de la variación temporal de las condiciones climáticas. En el año más seco los arbustos viviendo en claros y en islas mostraron igual respuesta, mientras que en el año más húmedo las plantas junto a *Ziziphus* crecieron más y mejoraron su comportamiento fisiológico respecto a las plantas en claros. En general, los resultados sugieren que los mecanismos de interacción son específicos para cada especie, pero que la disponibilidad de agua y nutrientes son factores determinantes.

Las consecuencias que tiene la agregación a *Ziziphus* para *Asparagus albus* se estudiaron en el Capítulo 3, analizando la relación entre la asociación espacial y los procesos ecológicos que subyacen. Los individuos de *Asparagus* se encuentran significativamente agregados a *Ziziphus*, y éstos se bene-

ficiaron en dos estadios vitales. Las plántulas de *Asparagus* sobrevivieron más cuando estaban bajo matas de *Ziziphus*, y los espárragos adultos produjeron más flores, más frutos y más biomasa de semillas cuando vivían en 'islas' de *Ziziphus*. Así, en este estudio, la agregación espacial se relaciona con la facilitación de la especie asociada, tanto en plántulas como en adultos.

Los mecanismos de facilitación de una especie de arbusto sobre la comunidad de anuales se investigó en el Capítulo 4. En el desierto de Tabernas el arbusto *Hammada articulata* favorece el crecimiento de hierbas bajo su copa. En un experimento con eliminación de copas y sustitución por estructuras artificiales, investigamos la importancia de la sombra y del suelo como mecanismos de facilitación. La respuesta de las anuales a la mejora de los suelos bajo copa fue más evidente que el beneficio de la sombra. Durante la época de mayor crecimiento, sin estrés hídrico y con temperaturas moderadas, el enriquecimiento del suelo tuvo un efecto más importante que la sombra en el aumento de la producción de plantas anuales. Pero existen efectos positivos adicionales de los arbustos, que hacen que la productividad bajo matas vivas sea mucho mayor que bajo los efectos del suelo o la sombra por separado.

Una vez que se vio la importancia de la facilitación en ambientes semiáridos, en el Capítulo 5 se investigó la existencia de facilitación de 'bidireccional' entre arbustos, es decir, que dos especies interactúen de forma mutualista. En las artineras de El Ejido, dos especies están fuertemente asociadas: *Maytenus senegalensis* y *Whitania frutescens*. Se analizó la respuesta fisiológica de cada especie a la eliminación de la copa de su vecino: en primavera, *Maytenus* tiene mejores relaciones hídricas y niveles de estrés más bajos cuando vive junto a *Whitania*. La respuesta fisiológica de *Whitania* no se ve significativamente afectada por la presencia de *Maytenus*, pero sus ramas son más largas, tienen más biomasa de hojas y producen más brotes nuevos cuando el arbusto vive protegido bajo las ramas pinchudas de *Maytenus*. Así, *Whitania* beneficia directamente a *Maytenus* mejorando sus condiciones hídricas y de estrés, y éste a su vez beneficia indirectamente a *Whitania* protegiéndola frente a la herbivoría. Esta interacción puede considerarse como mutualista al ser positiva en doble sentido. Ahora que la facilitación se ve como proceso común entre plantas, hay razones para considerar también el mutualismo junto a las demás interacciones estudiadas en comunidades vegetales.

Los resultados confirman la importancia de la facilitación en ambientes estresantes como interacción que determina la organización y funcionamiento de las especies en comunidades. Ciertas especies de arbusto del SE peninsular modifican su entorno, lo que condiciona el éxito y funcionamiento de numerosas plantas vecinas. El enriquecimiento de las suelos bajo copas parece uno de los mecanismos más importantes de facilitación en estos ambientes, aunque la disponibilidad de agua, la protección frente a los herbívoros y la mejora de las condiciones microclimáticas influyen también en la respuesta de plantas vecinas. Estos mecanismos varían temporalmente siguiendo fluctuaciones en las condiciones abióticas del medio. Además, los mecanismos son específicos de cada especie, y cada una responde de modo propio según sus características funcionales.

La agregación espacial entre plantas, típica de sitios áridos y semiáridos, está relacionada con las relaciones positivas entre ellas. En todos los casos estudiados, una agregación espacial significó la facilitación de las plantas vecinas. Las plantas agregadas mostraron algún beneficio de esta situación, ya fuera mayor crecimiento, mejores condiciones fisiológicas o mayor eficacia biológica que las plantas en claros.

## INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

### Conclusiones

La **facilitación** es un factor principal en la **estructura de las comunidades vegetales** en ambientes extremos, donde algunas especies dominantes tienen una función crítica en el mantenimiento de la productividad y la diversidad. Así, cuando el ambiente es adverso, la aparición de una especie benefactora dominante en una mancha de vegetación aumenta de forma importante la diversidad de las especies con relación al espacio circundante.

La **interdependencia entre especies** es una característica de las comunidades vegetales en ambientes extremos. Muchas especies ven limitado su desarrollo cuando se encuentran aisladas en los claros. Las relaciones positivas entre las especies determinan el éxito de las mismas, ya que pueden afectar al establecimiento de plántulas, al crecimiento y fisiología de las plantas adultas, y por último, a su reproducción y eficacia biológica. A través de estos procesos, la **facilitación** influye en la dinámica de las comunidades y condiciona la dependencia entre las especies.

La **distribución espacial en machas de vegetación** típica de ecosistemas bajo condiciones limitantes está relacionada con la heterogeneidad espacial de recursos originada por especies creadoras de 'islas de recursos'. Estas especies actúan como 'ingenieros del ecosistema' creando 'islas' donde el medio cambia drásticamente: el suelo es más fértil y de mejor estructura física, las condiciones climáticas son más moderadas, y se favorece la protección frente a la herbivoría. Mediante estos cambios espaciales de naturaleza biológica, agregación espacial y **facilitación** están estrechamente relacionadas.

Los **mecanismos de facilitación** son de naturaleza compleja y sutil, y por lo general, son específicos para cada especie. El aumento de la fertilidad del suelo es uno de los mecanismos más conspicuo en

los ecosistemas estudiados. Una mayor disponibilidad de nutrientes en un ambiente muy poco fértil parece potenciar el éxito y eficacia del funcionamiento de las plantas en 'islas' y aumentar la capacidad de amortiguación frente a otras condiciones limitantes. Además de la mejora del suelo, la protección frente a los herbívoros, y, en menor medida, la moderación de las condiciones climáticas son mecanismos que determinan el efecto positivo de la agregación entre especies.

La **fluctuación temporal de las condiciones climáticas** influye en gran medida en la intensidad y signo de la interacción entre arbustos en 'islas de fertilidad'. El balance de la interacción sigue las oscilaciones climáticas entre dos años. Si las oscilaciones a más largo plazo determinan este balance, entonces la dinámica de las comunidades estará dirigida por estas fluctuaciones. El seguimiento a largo plazo de las interacciones será necesario para entender y predecir el funcionamiento de las comunidades vegetales en situaciones climáticas futuras.

La **facilitación** es la **interacción predominante en ambientes adversos**, semiáridos y de alta montaña, donde las especies se benefician de vivir en agregados multiespecíficos. Estas relaciones positivas son variadas en cuanto su direccionalidad y al tipo de plantas implicadas. Se da **facilitación unidireccional** entre arbustos y plantas anuales, **bidireccional** entre dos arbustos de porte similar, y **multidireccional** entre arbustos de distinto tamaño y estructura. Así, las interacciones positivas, desde **facilitación** a **mutualismo**, son ubicuas en ecosistemas limitantes.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* **70**: 26-34.
- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends on Ecology and Evolution* **14**: 273-277.
- Anderson L.J., Brumbaugh M.S. & Jackson R.B. 2001. Water and tree-understory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology* **82**: 33-49.
- Atsatt P.R. & O'Dowd D.J. 1976. Plant defense guilds. *Nature* **193**: 24-29.
- Ball M.C. 1994. The role of photoinhibition during tree seedling establishment at low temperatures. En: N.R. Baker & J.R. Bowyer (eds.) *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*. pp: 365-376, BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Barnes P.W. & Archer S.R. 1996. Influence of an overstory tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia* **105**: 493-500.
- Belsky A.J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**: 922-932.
- Bertness M.D. & Callaway R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends on Ecology and Evolution* **9**: 191-193
- Bertness M.D. & 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. & Hacker S.D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* **144**: 363-372.

- Briones O., Montaña C. & Ezcurra E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* **116**: 365-372.
- Bronstein J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* **69**: 31-51.
- 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.
- Brown J.H., Whitham T.G., Ernest S.K.M. & Gehring C.A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science* **293**: 643-650.
- Bruno J.F. 2000. Whole-community facilitation through substrate stabilization by the intertidal grass *Spartina alterniflora*. *Ecology* **81**: 1179-1192.
- Burd M. 1994. Batemans's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* **60**: 83-139.
- Caldwell M.M., Dawson T.E. & Richards J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* **113**: 151-161.
- Callaway R.M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology* **75**: 681-686.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* **61**: 306-349.
- Callaway R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* **112**: 143-149.
- Callaway R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* **82**: 202-207.
- 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. & 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. & Schlesinger W.H. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* **77**: 2130-2141.
- Callaway R.M., Kikvidze Z. & Kikodze D. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* **89**: 275-282.
- Callaway R.M., Nadkarni, N.M. & Mahall, B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* **72**: 1484-1499.
- Callaway R.M., Newingham B., Zabinski C.A. & Mahall B.E. 2001. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters* **4**: 429-433.
- Callaway RM, Pugnaire FI 1999. Facilitation in plant communities. En: Pugnaire F.I. & Valladares F. (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pp 623-648. Marcel Dekker Inc., New York.
- Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**: 1958-1965.
- Cardinale B.J., Palmer M.A. & Collins S.L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* **415**: 426-429.
- Case T.J. & Sidell R. 1983. Pattern and chance in the structure of model and natural communities. *Evolution* **37**: 832-849.
- Castillo F.J., Penel C. & Greppin H. 1984. Peroxidase release induced by ozone in *Sedum album* leaves. Involvement of  $\text{Ca}^{2+}$ . *Plant Physiology* **74**: 846-851.
- Castroviejo S., Laínz M., López González, Montserrat P., Muñoz Garmendia, Paiva J. & Villar L, eds. 1990. Flora Ibérica, vol II. CSIC, Madrid.

- Collins B. & Wein G. 2000 Stem elongation response to neighbour shade in sprawling and upright *Polygonum* species. *Annals of Botany* **86**: 739-744.
- Crawley M.J. & May R.M. 1987. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *Journal of Theoretical Biology* **125**: 475-489.
- Czárán T. & Bartha S. 1992. Spatiotemporal dynamic models of plant population and communities. *Trends on Ecology and Evolution* **7**: 38-42.
- Chacon P., 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.
- Chapin F.S.I., Walker L.R., Fastie C.L. & Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* **64**: 149-175.
- Chapin III F.S., Schulze, E.D. & Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 423-447.
- Dale, M.R.T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press.
- Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* **95**: 565-574.
- Dawson T.E. & Ehleringer J.R. 1991. Ecological correlates of seed mass variation in *Phoradendron juniperinum* a xylem-tapping mistletoe. *Oecologia* **85**: 332-342.
- Dean W.R.J., Milton S.J. & Jeltsch F. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments* **41**: 61-78.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities. En: Cody M.L. & Diamond J.M (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Diamond J.M. & Gilpin M. E. 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrence on islands. *Oecologia* **52**: 64-74.
- Diggle, P. J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. London: Academic Press.
- Domingo F., Villagarcía L., Brenner A.J. & Puigdefabregas J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* **95**: 67-84.
- Dougill A.J. & Thomas A.D. 2002. Nebkha dunes in the Molopo Basin, South Africa and Botswana: formation controls and their validity as indicators of soil degradation. *Journal of Arid Environment* **50**: 413-428.
- Drake J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist* **137**: 1-26.
- Eccles N.S., Esler K.J. & Cowling R.M. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* **142**: 71-85.
- Eccles N., Lamont B., Esler K. & Lamont H. 2001. Relative importance of clumped vs. experimentally isolated plants in a South African winter-rainfall desert community. *Plant Ecology* **155**: 219-227.
- Egerton J.J.G., Banks J.C.G., Gibson A., Cunningham R.B., Ball M.C. 2000. Facilitation of seedling establishment: Reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology* **81**: 1437-1449
- Ehleringer J. R., Schwinning S. & Gebauer R. 1999. Water use in arid land ecosystems. En Press M. C., Scholes J. D. & Barker M. G. (eds) *Physiological Plant Ecology*, pp: 347-366. British Ecological Society & Blackwell Science Ltd., London.
- Facelli J.M. & Brock D.J. 2000. Patch dynamics in arid lands: localized effects of *Acacia papyrocarpa* on soils and vegetation of open woodlands of south Australia. *Ecography* **23**: 479-491.

- Field C.B. & Mooney H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish T.J. (ed.) *On the plant form and function*, pp. 25-55. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forseth I.N., Wait D.A. & 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.
- Franco A. C. & Nobel P. S. 1988. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- Gallardo A., Rodríguez-Saucedo J.J., Covelo F. & Fernández-Alés R. 2000. Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil* **222**: 71-82.
- Gallardo A. & Schlesinger W.H. 1995. Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* **28**: 55-68.
- García D., Zamora R., Hodar J.A., Gómez J.M. & Castro J. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* **95**: 31-38.
- García-Moya E. & McKell C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* **51**: 81-88.
- Getis A. & Franklin J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* **68**: 473-477.
- Gilpin M.E. & Diamond J.M. 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia* **52**: 75-84.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**: 7-26.

- Golberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J. & Stewart-Oaten A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* **80**: 1118-1131.
- Gotelli N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**: 2606-2621.
- Greenlee J.T. & 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. 1979. Plant strategies and vegetation. Wiley, Chichester
- Gunster, A. 1993. Does the timing and intensity of rain events affect resource allocation in serotinous desert plants? *Acta Oecologia* **14**: 153-159.
- 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**: 572-582.
- Haase P., Pugnaire F.I., Clark S.C. & Incoll L.D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* **7**: 527-534.
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (1997) Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* **8**: 627-634
- Harmon, M.E. & Franklin, J.F. (1989) Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* **70**: 48-59.
- Harvey P.H., Colwell R., Silvertown J. & May R.M. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **14**: 189-211.
- Hay, M. E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist* **128**: 617-641.

- Herrera C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* **72**: 1436-1448.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist* **140**: 421-446.
- Herrera CM 2000. Individual differences in progeny viability in *Lavandula latifolia*: a long-term field study. *Ecology* **81**: 3036-3047
- Hobbie S. 1992 The effect of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 336-339.
- Hoeksema J.D. & Bruna E.M. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia* **125**: 321-330.
- Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* **90**: 67-78.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**: 1966-1975.
- Holzappel C. & Mahall B.E. (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* **80**: 1747-1761.
- Horton J.L. & Hart S.C. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 232-235.
- Howard T.G. & Goldberg D.E. 2001. Competitive response hierarchies for germination growth and survival and their influence on abundance. *Ecology* **82**: 979-990
- Howell C.J., Kelly D. & Turnbull M.H. 2002. Moa ghosts exorcised? New Zealand's divaricate shrubs avoid photoinhibition. *Functional Ecology* **16**: 232-240.
- Huber O. 1986. La vegetación de la cuenca del río Caroní. *Interciencia* **11**: 301-310.

- Huber O. 1995. Vegetation. En: Berry P.E., Holst B.K. & Yatskevych K. (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. I: Introduction*, pp. 97-160. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Timber Press, Portland, Oregon.
- Joffre R. & Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* **9**: 405-422.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**: 373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78**: 1946-1957.
- Jonsson B.G. 2001. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia* **127**: 309-313.
- Keddy P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164.
- Kikvidze Z., Khetsuriani L., Kikodze D. & Callaway R.M. 2001. Facilitation and interference in subalpine meadows of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* **12**: 833-838.
- Kikvidze Z. & Nakhutsrishvili G. 1998. Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science* **9**: 261-265.
- Killian C. 1945. Un cas très particulier d'humification au désert, due à l'activité des micro-organismes dans le sol des nebka. *Revue Canadienne de Biologie* **4**: 3-36.
- 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.
- Lajtha K. & Whitford W.G. 1989. The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia* **80**: 341-348.

- Lázaro R., Rodrigo F.S., Gutierrez Carretero L., Domingo F. & 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.
- Le Houerou H.N. 1986. Hot deserts and arid shrubland. En: Everari M. & Goodall D.W. (eds) *Ecosystems of the World. vol. 12B*, pp. 130-131.
- 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.
- Levine J.M. 2000: Complex interactions in a streamside plant community. *Ecology* **81**: 3431-3444.
- Loik M.E. & Holl K.D. 2001. Photosynthetic responses of tree seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia* **127**: 40-50.
- Loo S.E., Mac Nally R. & Quinn G.P. 2002. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. *Oecologia* **132**: 118-124.
- LUCDEME, Proyecto. 1989. Mapa de Suelo Tabernas-1030. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, CSIC.
- Ludwig F., de Kroon H., Prins H.H.T. & Berendse F. 2001. Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. *Journal of Vegetation Science* **12**: 579-588.
- Marañón T., Pugnaire F.I. & Callaway R.M. 2002. Oak trees and herbaceous plants in Mediterranean oak savannas: facilitation and interference relationships. En: Rambal S., Mooney H.A. & Joffre S. (eds) *Mediterranean Oak Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- Markham J.M. & Chanway C.P. 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* **10**: 548-549.



- Martínez-Meza E. & Whitford W.G. 1996. Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan Desert shrubs. *Journal of Arid Environment* **32**: 271-287.
- McAuliffe J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* **131**: 459-490.
- McNaughton S. J. 1978. Serengeti ungulates: feeding selectivity influences the effectiveness of plant defense guilds. *Science* **199**: 806-807.
- Montaña C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* **80**: 315-327
- Morin P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science Inc., Massachusetts.
- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. 1997. Mechanism of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* **20**: 175-184.
- Mota J.F., Peñas J., Castro H., Cabello J. & Guirado J.S. 1996. Agricultural development vs. biodiversity conservation: the Mediterranean semiarid vegetation in El Ejido (Almería, southeastern Spain). *Biodiversity and Conservation* **5**: 1597-1617.
- Mulder C. P. H. & Ruess R. W. 1998. Effects of herbivory on arrowgrass: interactions between geese, neighboring plants, and abiotic factors. *Ecological Monographs* **68**: 275-293.
- Mulder C.P.H., Uliassi D.D. & Doak D.F. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 6704-6708.
- Nobel, P.S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* **62**: 310-317.

- Nogales M., Delgado J.D., Medina F.M. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* fruits: a case of indirect dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* **86**: 866-871.
- Novoplansky A. & Golberg D.E. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* **12**: 199-208.
- Nunez M. & Bowman D.M.J.S. 1986. Nocturnal cooling in a high altitude stand of *Eucalyptus delegatensis* as related to stand density. *Australian Forest Research* **16**: 185-197.
- Peinado M., Alcará, F. & Martínez-Parra J.M. 1992. Vegetation of Southeastern Spain. J. Cramer, Berlin Stuttgart.
- Peinetti H.R., Menezes R.S.C. & Coughenour M.B. 2001. Changes induced by elk browsing in the aboveground biomass production and distribution of willow (*Salix monticola* Bebb): their relationships with plant water, carbon, and nitrogen dynamics. *Oecologia* **127**: 334-342.
- Peltzer D.A. & Köchy M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* **89**: 519-527.
- Polis, G.A. 1991. Desert communities an overview of patterns and processes. En: Polis G. (ed.) *The ecology of desert communities*, pp. 1-26. The University of Arizona Press, Tucson.
- Porta Casanellas J., López-Acevedo Reguerin M. & Rodríguez Ochoa R. 1986. Técnicas y experimentos en edafología. Lleida: Col·legi Oficial D'Enginyers Agrònoms.
- Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**: 1420-1426.
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefabregas J., Cueto M., Clark S.C. & Incoll L.D. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* **76**: 455-464.
- Pugnaire F.I. & Lázaro R. 2000. Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* **86**: 807-813.

- Pugnaire F.I. & Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* **93**: 42-49.
- Read D. J. 1999. The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. En: Press M C., Scholes J. D., & Barker M. G. (eds) *Physiological Plant Ecology*, pp: 133-152. British Ecological Society and Blackwell Science Ltd., London.
- Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., Soyza de A.G. & Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* **69**: 69-106.
- Ridenour W.M. & Callaway R.M. 2002. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native buchgrass. *Oecologia* **126**: 444-450.
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability* **13**: 255-266.
- Roughgarden, J. & Diamond, J. 1986. The role of species interactions in community ecology. En: Diamond J. & Case T.J. (eds) *Community Ecology*, pp: 333-343. Harper & Row Publishers Inc., New York.
- 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
- Sarig S., Barnes, G. & Steinberger, Y. 1994. Annual plant growth and soil characteristics under desert halophyte canopy. *Acta Oecologica* **15**: 521-527.
- 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**: 364-374.
- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huennke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A., Whitford W.G. 1990. Biological feedback in global desertification. *Science* **247**: 1043-1048
- Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 517-544.

- Sen D.N. & Rajpurohit K.S. 1982. Contributions to the ecology of halophytes. Dr. W. Junk Publisher, The Hague.
- Sharpe C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* **2**: 565-572
- Shmida A. & Ellner S. 1984. Coexistence of plant-species with similar niches. *Vegetatio* **58**: 29-55
- Shumway S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* **12**: 138-148
- Silvertown J. & Wilson J.B. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* **2**: 409-417.
- Singh J.S., Raghubanshi A.S., Singh R.S. & Srivastava, S.C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**: 499-500.
- Sneath P.H.A. & Sokal R.R. 1973. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. WH Freeman Co., San Francisco.
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and structure of ecological communities. *Bioscience* **51**: 235-246.
- Steinberg E.K. & Kareiva P. 1997. Challenges and opportunities for empirical evaluation of 'Spatial Theory' En: Tilman D. & Kareiva P. (eds) *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, pp 318-332. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 253-279
- Stoll P. & Prati D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* **82**: 319-327

- Stone L. & Robert A. 1990. The Checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **xx**: 74-79.
- Tengberg A. & Chen D. 1998. A comparative analysis of nebkhas in central Tunisia and northern Burkina Faso. *Geomorphology* **22**: 181-192.
- Tewksbury J.J., Lloyd J.D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale stress gradients and benefactor size. *Oecologia* **127**: 425-434
- Tiedemann, A.R. & Klemmedson, J.O. 1986. Long-term effects of Mesquite removal on soil characteristics: I. Nutrients and bulk density. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **50**: 472-475.
- Tielbörger K. & 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. & 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.
- Tofts R. & Silvertown J. 2002. Community assembly from the local species pool: an experimental study using congeneric species pairs. *Journal of Ecology* **90**: 385-393.
- Traveset A., Riera N. & Mas R.E. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* **15**: 669-675.
- Underwood, A.J. 1997. Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. & Vazquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15-20.
- Valiente Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. 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.

- Valladares F. & Pearcy R.W. 1999 The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* **121**: 171-182.
- Valladares F. & Pearcy R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* **25**: 749-759.
- van Auken, O.W. & Bush, J.K. 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* **78**: 1222-1229.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69-72.
- Vasek F.C. & Lund L.J. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a on a Mojave desert dry lake. *Ecology* **61**: 1013-1028.
- Venable DL 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist* **140**: 287-304
- Verdú M. & García-Fayos P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* **10**: 275-280.
- Vetaas O.R. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* **3**: 337-344.
- Wardle D.A., Barker G.M., Bonner K.I. & 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. & Olsen S.R. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO<sub>3</sub> extracts from soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **29**: 677-678.

- Wedin D. & Tilman D. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* **63**: 199-229.
- Weiner J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. En: Lovett Doust J., Lovett Doust L. (eds) *Plant Reproductive Ecology Patterns and Strategies*, pp 228-245. Oxford University Press, New York,
- Weltzin J.F. & Coughenour M.B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science* **1**: 325-334.
- Weltzin J.F. & McPherson G.R. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* **69**: 513-534.
- 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.
- Whitford W.G. 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, London.
- Whitford W.G. & Ettershank G. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology* **4**: 689-696.
- Whittam T.S. & Siegel-Causey D. 1981. Species incidence functions and Alaskan seabird colonies. *Journal of Biogeography* **xx**: 421-425.
- Wilson D.S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philos T Roy Soc B* **353**: 199-205
- Wilson J.B. 1987. Methods for detecting non-randomness in species co-occurrences: a contribution. *Oecologia* **xx**: 579-582.
- Wilson J.B. 1988. Community structure in the flora of islands in lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Ecology* **xx**:1030-1042.
- Wilson J.B. & Agnew A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* **23**: 263-336.

- Wilson J.B., Gitay H. & Agnew A.D.Q. 1987. Does niche limitation exist? *Functional Ecology* **1**: 391-397.
- Wilson J.B., James R.E., Newman J.E. & Myers T.E. 1992. Rock pool algae: species composition determined by chance? *Oecologia* **91**: 150-152.
- Wilson J.B. & Roxburgh S.H. 2001. Intrinsic guild structure: determination from competition experiments. *Oikos* **92**: 189-192.
- Wilson J.B., Sykes M.T. & Peet R.K. 1995. Time and space in the community structure of a species-rich limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* **6**: 729-740.
- Wilson J.B. & Whittaker R.J. 1995. Assembly rules demonstrated in a saltmarsh community. *Journal of Ecology* **83**: 801-807.
- Winn A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* **69**: 1537-1544
- Wright I.J., Reich P.B. & Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low- rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* **15**: 423-434.
- Zar J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.



# UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes  
en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de  
D. Reyes TIRADO FERNANDEZ  
titulada Interacciones punitivas entre plantas: mecanismos y consecuencias

acordó otorgarle la calificación de Sobranante "cum laude" por  
meritum.

Sevilla, 21 de Octubre 2003

El Vocál,

Rocio F. L. H.

EL PRESIDENTE

El Vocál,

[Signature]

El Secretario,

[Signature]

El Vocál,

[Signature]

El Doctorado,

[Signature]

UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672180

