



5º CONGRESO FORESTAL
ESPAÑOL

5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

REF.: 5CFE01-002

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009
ISBN: 978-84-936854-6-1
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Asociación espacial de especies leñosas dominantes a lo largo de gradientes ambientales: estudio de la regeneración de un bosque mediterráneo continental

ELENA GRANDA¹, FERNANDO VALLADARES^{1,2}, ADRIÁN ESCUDERO², MARCELINO DE LA CRUZ³, TERESA E. GIMENO¹, SILVIA MATESANZ¹, BEATRIZ PÍAS¹, DAVID LÓPEZ¹

¹ Departamento de Fisiología y Ecología Vegetal. Centro de Ciencias Medioambientales - CSIC. Serrano 115 Dpdo., 28006 Madrid.

² Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología, E.S.C.E.T. Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles, Madrid.

³ Departamento de Biología Vegetal, E. U. I. T. Agrícola, Univ. Politécnica de Madrid, 28040, Madrid.

Resumen

Los fenómenos de competencia y facilitación entre plantas presentan importantes variaciones según la etapa de vida y fisiología de las especies que interactúan, dependiendo además del estrés abiótico e interacciones indirectas. Dada la importancia del análisis espacial en el entendimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, hemos llevado a cabo un estudio descriptivo en localidades contrastadas de bosque mediterráneo continental en el Parque Natural del Alto Tajo (Guadalajara). Se ha registrado el clima de cada localidad y los patrones espaciales de individuos de las cuatro especies dominantes (*Quercus ilex* subsp. *ballota*, *Quercus faginea*, *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* y *Juniperus thurifera*). Los propósitos son: determinar patrones de agregación, repulsión o distribución al azar; establecer si dicha distribución está relacionada espacialmente con las características de cada localidad e identificar si los patrones muestran diferencias entre especies. Los resultados indican grandes diferencias entre las cuatro especies. Encontramos que en conjunto, la frecuencia de juveniles era mayor bajo la protección de otros individuos, existiendo diferencias según las especies beneficiarias y benefactoras, y tipo de bosque considerado. Las explicaciones varían desde la facilitación mediada por la mejora en las condiciones microclimáticas hasta una interacción positiva debida al efecto percha o protección frente a los herbívoros. Se discuten las implicaciones de estos resultados para la regeneración natural.

Palabras clave

Interacciones, reclutamiento, *Juniperus thurifera* L., *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, *Quercus faginea* Lam., *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf) Samp.

1. Introducción

El hecho de que las interacciones inter e intraespecíficas entre plantas son fenómenos complejos que engloban tanto componentes positivos como negativos está ampliamente reconocido (Holmgren et al., 1997; Brooker et al., 2008). El balance entre unas y otras determina el efecto global. Sin embargo, los mecanismos que tienen lugar en los procesos de facilitación y competencia no siempre están claros, y suele resultar difícil precisar cual es el que más afecta a las plantas protegidas y determina el balance de la interacción. La complejidad varía según la etapa de vida de las especies que interactúan (Pugnaire et al., 1996; Miriti, 2006), las fisiologías propias de cada especie (Holmgren et al., 1997), interacciones indirectas con otros vecinos (Kunstler et al., 2006), y según la intensidad del estrés abiótico experimentado (Bertness y Callaway, 1994).



En ambientes estresantes, la facilitación es un fenómeno común (Callaway, 1995; Callaway et al., 2002). Árboles y arbustos juegan un papel fundamental en el reclutamiento de las plántulas de especies mediterráneas ya que pueden cambiar las condiciones microclimáticas y edáficas (Pugnaire et al., 1996). Sin embargo, no siempre se ha encontrado un efecto facilitador del dosel (Dullinger et al., 2005) debido, entre otros factores, a que el rendimiento de los juveniles bajo la sombra de especies leñosas mediterráneas difieren en sus estrategias para optimizar el uso de los recursos (Sánchez-Gómez et al., 2007). La sombra es una forma de estrés que limita la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas, pero puede ser beneficiosa en ecosistemas áridos al reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición que las plantas exhiben en las zonas abiertas (Valladares y Pearcy, 1997). Así, el conocimiento de la dinámica de regeneración de las especies arbóreas es crucial, no sólo para determinar su dinámica poblacional, sino también para comprender el funcionamiento de todo el sistema y poder entender las respuestas de las especies o comunidades a cambios globales (Klanderud, 2005).

Existen numerosos estudios que hacen referencia a la relación entre los gradientes de estrés abiótico y las interacciones. Holmgren et al. (1997) concluyeron que la limitación por luz era mayor que la limitación por humedad en hábitats méxicos, anulando por tanto los posibles efectos favorables del ligero incremento de humedad bajo los doseles arbóreos. Por el contrario, la limitación por humedad parecía ser más importante en hábitats xéricos que la limitación por luz, de forma que las ligeras disminuciones en la intensidad lumínica eran superadas por un incremento proporcionalmente grande en la humedad del suelo. Otros estudios han demostrado que existen diferencias en las interacciones en un gradiente ambiental (Callaway et al., 2002; Gómez-Aparicio et al., 2004), pero la pregunta de si la facilitación domina en ambientes de mayor estrés (Bertness y Callaway, 1994; Pugnaire y Luque, 2001; Maestre et al., 2003; Gómez-Aparicio et al., 2004), menor estrés (Maestre y Cortina, 2004) o en ambientes con niveles intermedios de estrés (Brooker et al., 2006) todavía no está clara. Una de las hipótesis que proponen Brooker et al. (2008) en una extensa revisión es que la facilitación será importante cuando la severidad medioambiental sea alta pero no extrema.

Dentro de una comunidad la importancia relativa de las interacciones, tanto positivas como negativas, es probablemente específica de cada combinación de especies individuales. Los efectos específicos de especie (tanto positivos como negativos) promovidos por interacciones directas (e.g. interacciones mediadas por micorrizas, alelopatías) o indirectas (atracción de polinizadores, atracción de herbívoros) son comunes en la naturaleza (Callaway, 1998) y pueden crear relaciones menos predecibles entre la habilidad facilitadora, tolerancia al estrés y habilidad competitiva.

2. Objetivos

El principal objetivo de este trabajo consiste en comparar la relación espacial inter e intraespecífica de cuatro especies (*Juniperus thurifera* L., *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, *Quercus faginea* Lam. y *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf) Samp.) que coexisten en los bosques mediterráneos continentales de la Península Ibérica viendo modificada su dominancia y composición demográfica según diversos gradientes abióticos. La presencia de las cuatro formaciones dominadas por cada una de estas especies en el Parque Natural del Alto Tajo, supone una buena oportunidad para estudiar la biología de sus poblaciones, su dinámica actual y predecir posibles impactos sobre estos sistemas.

3. Metodología

3.1. Zona de estudio

La zona de estudio está localizada en el Parque Natural del Alto Tajo (Guadalajara, Castilla-La Mancha, España, 40° 40' 51" N, 02° 04' 31" W). La altitud mínima y máxima es 706 y 1881 m s.n.m. respectivamente. El clima es de tipo mediterráneo continental, con una precipitación anual media de 500 mm y una pronunciada sequía estival. El rasgo más distintivo es lo extremo del clima, con veranos muy secos y calurosos e inviernos muy fríos. Los contrastes térmicos son muy fuertes tanto durante el día como a lo largo del año. Las medias de las temperaturas máximas y mínimas diarias en enero y en agosto son 8,2 °C y -3,5 °C, y 28,5 °C y 10,3 °C respectivamente (Agencia Estatal de Meteorología). El sustrato es calizo y los suelos están poco desarrollados, aflorando con frecuencia la roca madre.

Elegimos para el estudio cuatro formaciones dominantes en el Parque Natural: pinares de laricio (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) que ocupan las zonas de mayor altitud de orientación norte; las formaciones dominadas por *Quercus faginea* o quejigares que aparecen intercalados en áreas extensas de pinar o sabinar cuando el microclima es más benigno o cuando el suelo gana en profundidad y capacidad de retención de agua; bosquetes de encinas (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) que se asientan en las laderas de solana y, ocupando las parameras calizas expuestas al viento con suelo más pedregoso, los sabinares albares (*Juniperus thurifera*). Existen numerosas zonas de contacto donde las especies se mezclan y coexisten con especies arbustivas como el enebro (*Juniperus communis*), sabina mora (*Juniperus phoenicea*), boj (*Buxus sempervirens*), gayuba (*Arctostaphylos uva-ursi*), matorrales de labiadas (*Rosmarinus*, *Thymus*, *Lavandula*) y genista (*Genista scorpius*).

3.2. Diseño experimental y muestreo

3.2.1. Asociación espacial

Se establecieron parcelas de 50 x 2 m en dirección perpendicular a la pendiente máxima. El muestreo se realizó en un total 17 parcelas, 5 de las cuales correspondían a pinares, 4 a sabinares, 4 a quejigares y 4 a encinares. En ellas se registraron todos los individuos de las cuatro especies objeto de estudio, así como su altura para la posterior clasificación de los mismos en adultos y juveniles (mayores y menores de 1m respectivamente). La localización de cada ejemplar fue también anotada, indicando si se encontraban en claros o bajo la proyección de la copa de alguna especie.

3.2.2. Datos microclimáticos

Tenemos instaladas cuatro HOBO Weather Stations en orientaciones sur, norte, noreste y páramo correspondientes a formaciones de encinar, pinar, quejigar y sabinar respectivamente. Todas las estaciones tienen sensores de temperatura y humedad relativa del aire y del suelo, registrando las medidas en intervalos de una hora.

3.3. Análisis de datos categóricos mediante gráficos en mosaico o “mosaic plots”

La representación en mosaicos (Friendly, 1994, 1999) es un método gráfico para la visualización de tablas de contingencia de n-vías para la construcción de modelos que expliquen las asociaciones entre sus variables. Elaboramos tablas de contingencia que

resumen la frecuencia de individuos en claros o bajo la proyección de la copa de distintas especies (*Juniperus thurifera*, *Pinus nigra*, *Quercus faginea*, *Quercus ilex* u otras especies leñosas), según la clase de edad (adultos vs juveniles), en distintos tipos de bosque (sabinar, pinar, quejigar y encinar). Analizamos las tablas ajustando un modelo de independencia mutua log-lineal (Agresti, 1992). Las desviaciones de las frecuencias esperadas del modelo fueron representadas con gráficos tipo “mosaico” (Friendly, 1994). Los análisis se llevaron a cabo usando el software R (R Development Core Team, 2007).

4. Resultados

4.1. Condiciones climáticas durante el período de estudio

Los datos climáticos para cada tipo de bosque revelan que existe una marcada oscilación estacional tanto en la temperatura del aire como en la del suelo. La temperatura media del aire fue muy similar en los distintos tipos de bosque considerados. Las diferencias entre tipos de bosque son más notables en el caso de las temperaturas del suelo (Figura 1), siendo los encinares los que presentan una temperatura media mayor, seguidos de quejigares, sabinares y pinares. Respecto a la humedad del aire y del suelo, es el quejigar el que tiene una media mayor en ambos casos en comparación con resto de formaciones.

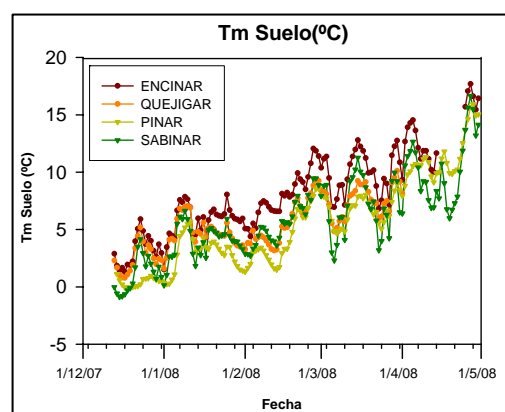


Figura 1. Temperaturas medias diarias del suelo para encinar, quejigar, pinar y sabinar medidas entre el 13 de diciembre de 2007 y el 30 de abril de 2008

4.2. Estructura de la vegetación

Los cuatro tipos bosques presentaron notables diferencias en la dominancia de especies (Fig. 2). Sin embargo, en todos ellos podemos observar que la abundancia de juveniles fue mayor que la de adultos. Cabe destacar que las cuatro especies estuvieron presentes en los cuatro tipos de bosque, exceptuando *Pinus nigra* en sabinar. Esto sugiere que debe existir un gradiente de factores bióticos o abióticos que favorezca en mayor o menor grado la regeneración de determinadas especies, dando lugar a dichas diferencias en la dominancia.

4.3. Frecuencia de individuos según su clase de edad, localización y tipo de bosque

La frecuencia de adultos y juveniles de cada una de las especies muestreadas fue dependiente de su localización (en claros o bajo el dosel de otro árbol o arbusto) y del tipo de bosque para cada una de las especies. Las razones de probabilidades (*likelihood-ratio*) G^2 , con 38 grados de libertad, vienen indicadas en la Tabla 1.

Tabla 1. Resultados del análisis de independencia mediante un test de razón de probabilidades (Likelihood Ratio Test). Valores de $p < 0,05$ indican dependencia de las variables incluidas en el modelo.

Especie	Modelo de independencia	gl	G^2	p
<i>J.thurifera</i>	[Clase de edad][Localización][Tipo de bosque]	38	120,4538	$7,11e^{-09}$
<i>P.nigra</i>	[Clase de edad][Localización][Tipo de bosque]	38	168,1573	$4,44e^{-10}$
<i>Q.faginea</i>	[Clase de edad][Localización][Tipo de bosque]	38	344,2190	$5,68e^{-08}$
<i>Q.ilex</i>	[Clase de edad][Localización][Tipo de bosque]	38	735,0080	$1,14e^{-07}$

En la representación en mosaicos el área de cada rectángulo es proporcional a la frecuencia de la celda correspondiente a la tabla de contingencia (Tabla 2). Las desviaciones de las frecuencias esperadas se representan por distintos contornos y sombras, dependiendo de los valores de los residuales estandarizados. Los patrones de sombreado para los rectángulos están basados en los residuos estandarizados que exceden los valores de 2 y 4 en valor absoluto, y corresponden a niveles de significación de 0,05 y 0,0001 respectivamente (Friendly, 1999). Las celdas sombreadas son aquellas en las que los residuales difieren significativamente de los residuos estándar normales bajo el modelo ajustado (en nuestro caso, el modelo de independencia entre predictores), e indican que la frecuencia de individuos no es independiente de los predictores empleados. Se interpretan los valores positivos (líneas continuas) como celdas cuya frecuencia observada es sustancialmente mayor de lo que se encontraría en caso de independencia (desviación positiva en relación a las frecuencias esperadas) y valores negativos (líneas discontinuas) indican celdas que se dan con menor frecuencia que bajo independencia (desviación negativa en relación a las frecuencias esperadas).

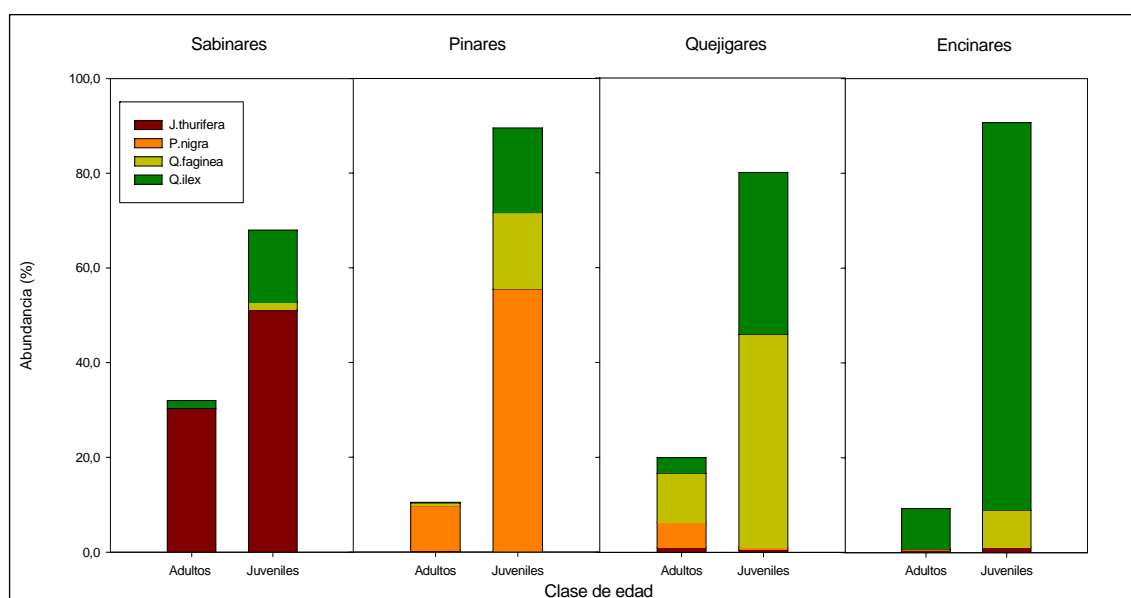


Figura 2. Abundancia de individuos juveniles y adultos de *Juniperus thurifera*, *Pinus nigra*, *Quercus faginea* y *Quercus ilex* en cada tipo de bosque (sabinar, pinar, quejigar y encinar).

***Juniperus thurifera* (Fig. 3A):** en sabinares había significativamente menos juveniles de *Juniperus thurifera* en claros de lo esperado ($\alpha=0,05$). La mayoría se encuentran bajo la proyección de la copa de otras sabinas y de especies arbustivas (principalmente *Genista scorpius* y *Juniperus phoenicea*) en sabinar ($\alpha=0,05$). Menos frecuentemente pero con diferencias significativas encontramos más juveniles de sabina albar en pinar y quejigar bajo *Pinus nigra* y en encinar bajo *Quercus ilex* y otras especies (*Buxus sempervirens* y *Juniperus phoenicea*) de lo esperado ($\alpha=0,05$). ***Pinus nigra ssp. salzmannii* (Fig. 3B):** los juveniles de pino fueron significativamente menos frecuentes ($\alpha=0,05$) en claros y más frecuentes ($\alpha=0,05$) bajo *Pinus nigra* en los pinares. En los quejigares había menor número de juveniles de pino bajo *Quercus faginea* de lo esperado ($\alpha=0,05$). En el caso de ***Quercus faginea* (Fig. 3C)** los análisis indican que los juveniles en quejigar se encuentran significativamente con menor frecuencia ($\alpha=0,05$) en claros de lo que sería esperable bajo la hipótesis de independencia. Así, en estas formaciones encontramos que la frecuencia de los juveniles es

significativamente mayor bajo quejigos ($\alpha=0,0001$). En pinares predominan los juveniles de *Quercus faginea* bajo *Pinus nigra* ($\alpha=0,0001$), mientras que existe una menor frecuencia de lo que sería esperable bajo la protección de los quejigos ($\alpha=0,0001$). En encinares y sabinares la frecuencia de juveniles de esta especie es mayor bajo el dosel de encinas y sabinas ($\alpha=0,0001$ y $0,05$), respectivamente. ***Quercus ilex subsp. ballota* (Fig. 3D)**: la mayor frecuencia de juveniles se encontró en encinar bajo el dosel de otras encinas ($\alpha=0,05$), y fue significativamente menor ($\alpha=0,0001$) de lo esperado al abrigo de los pinos en estas mismas formaciones. En pinares las encinas se encontraron con mayor frecuencia ($0,0001$) bajo pinos y otras especies, principalmente *Buxus sempervirens*. Por otro lado, los juveniles de *Quercus ilex* estaban localizados bajo el dosel de *Pinus nigra* y *Quercus faginea* en quejigares con mayor frecuencia de lo esperado ($\alpha=0,05$ y $0,0001$ respectivamente). Cabe destacar que en los sabinares sólo es significativa la mayor frecuencia de juveniles de encina bajo *Juniperus thurifera*, con un nivel de significación de $0,0001$.

Tabla 2. Tablas de contingencia que resumen las frecuencias observadas de los juveniles de las cuatro especies según el tipo de bosque y la localización (en claros, bajo el dosel de *Juniperus thurifera*, *Pinus nigra*, *Quercus faginea*, *Quercus ilex* u otras especies leñosas)

Juveniles											
<i>J. thurifera</i>	Tipo de bosque					<i>Q. faginea</i>	Tipo de bosque				
Localización	Sabinar	Pinar	Quejigar	Encinar	Total	Localización	Sabinar	Pinar	Quejigar	Encinar	Total
Claro	26	0	0	2	28	Claro	2	19	22	18	61
<i>J. thurifera</i>	37	0	1	0	38	<i>J. thurifera</i>	1	6	17	0	24
<i>P. nigra</i>	0	1	1	0	2	<i>P. nigra</i>	0	74	49	0	123
<i>Q. faginea</i>	0	0	0	0	0	<i>Q. faginea</i>	0	1	58	0	59
<i>Q. ilex</i>	4	0	0	3	7	<i>Q. ilex</i>	0	0	15	36	51
Otras	24	0	0	4	28	Otras	0	14	17	9	40
Total	91	1	2	9	103	Total	3	114	178	63	358
<i>P. nigra</i>	Tipo de bosque					<i>Q. ilex</i>	Tipo de bosque				
Localización	Sabinar	Pinar	Quejigar	Encinar	Total	Localización	Sabinar	Pinar	Quejigar	Encinar	Total
Claro	0	74	0	0	74	Claro	4	22	9	222	257
<i>J. thurifera</i>	0	2	0	0	2	<i>J. thurifera</i>	3	1	2	0	6
<i>P. nigra</i>	0	291	2	0	293	<i>P. nigra</i>	0	73	25	1	99
<i>Q. faginea</i>	0	2	0	0	2	<i>Q. faginea</i>	0	2	27	0	29
<i>Q. ilex</i>	0	0	0	0	0	<i>Q. ilex</i>	18	0	72	358	448
Otras	0	22	0	0	22	Otras	2	28	0	77	107
Total	0	391	2	0	393	Total	27	126	135	658	946

5. Discusión

5.1. ¿Son más frecuentes los juveniles bajo la sombra de otros individuos?

Los juveniles de las cuatro especies se encontraron con una frecuencia significativamente menor en claros, ya fuese en sabinar, pinar, quejigar o encinar. Creemos que estos resultados se explican en parte a que la distribución espacial de los juveniles está determinada por la lluvia de semillas que a su vez depende, en gran medida, de la dispersión. Además, es posible que el dosel de árboles y arbustos esté favoreciendo el establecimiento de los juveniles a través de otra serie de procesos que se comentarán en los siguientes apartados de la discusión. Esto coincidiría con los resultados de Callaway (1995), Pugnaire et al. (1996) y Callaway et al. (2002), según los cuales concluyen que la facilitación es un fenómeno

común. Los adultos se encontraron más frecuentemente de lo esperado en claros que bajo el abrigo de la copa de otros individuos, posiblemente relacionado con cambios en los requerimientos y tolerancias de los juveniles en comparación con los adultos. Ya Alliende y Harper en 1989 afirmaron que los juveniles de especies longevas frecuentemente se encuentran en hábitats distintos de aquellos en los que se encuentran los adultos. Otros autores como Miriti (2006) han descrito cambios ontogenéticos.

Existe por tanto una tendencia muy significativa para la agregación espacial de juveniles con adultos de todas las especies, siendo dichas agregaciones dependientes en muchos casos del tipo de bosque y especie que ofrezca protección.

5.2. ¿Son las interacciones entre adultos y juveniles distintas para cada especie?

Nuestros resultados no mostraron una clara tendencia de los individuos a establecerse bajo una especie en concreto (Callaway, 1998; Gómez-Aparicio et al., 2005), a excepción de *Pinus nigra*. Por el contrario podemos observar que el reclutamiento de cada una de las cuatro especies está asociado a varias especies en todos los tipos de bosque.

Las plántulas de *Juniperus thurifera* se encontraron en sabinar, encinar, pinar y quejigar bajo el dosel de todas las especies muestreadas, excepto de *Quercus faginea*. La mayor parte de los juveniles de esta especie estaban protegidos por otros individuos de sabina o matorral y no en claros. Estos resultados son contrarios a aquellos de Strand et al., (2007) en los que observaron inhibición entre individuos de la misma especie (*Juniperus occidentalis*) a distancias menores de 15 m, atribuyéndolo a una posible competencia por el agua y otros recursos. Sin embargo, estudios elaborados a partir de muestreos a una menor escala, como el que aquí se presenta, muestran que el reclutamiento de sabina albar se ve favorecido por el efecto de otras sabinas y especies arbustivas como *Genista scorpius* y *Juniperus phoenicea*. Es posible que la mayor frecuencia de juveniles de sabina se deba al uso de las ramas como percha por aves frugívoras, tal y como sugieren Santos et al., 1999, Montesinos et al., 2007. En la Figura 3A podemos apreciar que la frecuencia de juveniles de sabina también fue significativamente mayor de lo esperado creciendo al abrigo de individuos de *Quercus ilex* y especies arbustivas (*Buxus sempervirens* principalmente) en encinar y bajo *Pinus nigra* en pinar y en quejigar. Por lo tanto podemos pensar que existe un efecto positivo por parte del dosel que no es específico de especie.

No se encontraron significativamente más juveniles de *Pinus nigra* bajo los adultos de otra especie (Fig. 3B). Esta relación sólo se encontró en pinares, por lo cual parece que son las condiciones microclimáticas particulares de estos bosques las que favorecen el reclutamiento. Estos efectos del dosel en regiones mediterráneas han servido como ejemplo de facilitación en estudios con distintas especies de *Pinus* (Zavala y Zea, 2004). Sin embargo, existen también varios trabajos que afirman lo contrario. El trabajo llevado a cabo por Pugnaire et al. (2004) reveló una menor supervivencia de plántulas de especies leñosas mediterráneas en la sombra de pinares de carrasco (*Pinus halepensis*) que a pleno sol. Por otro lado, existen trabajos que coinciden con nuestros resultados. Tíscar (2003) analizó la influencia de diversos factores en el proceso de regeneración natural de un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. Los resultados de este trabajo mostraron que los regenerados buscaban la protección de los pies adultos, mientras que evitaban los claros amplios y completamente desarbolados.



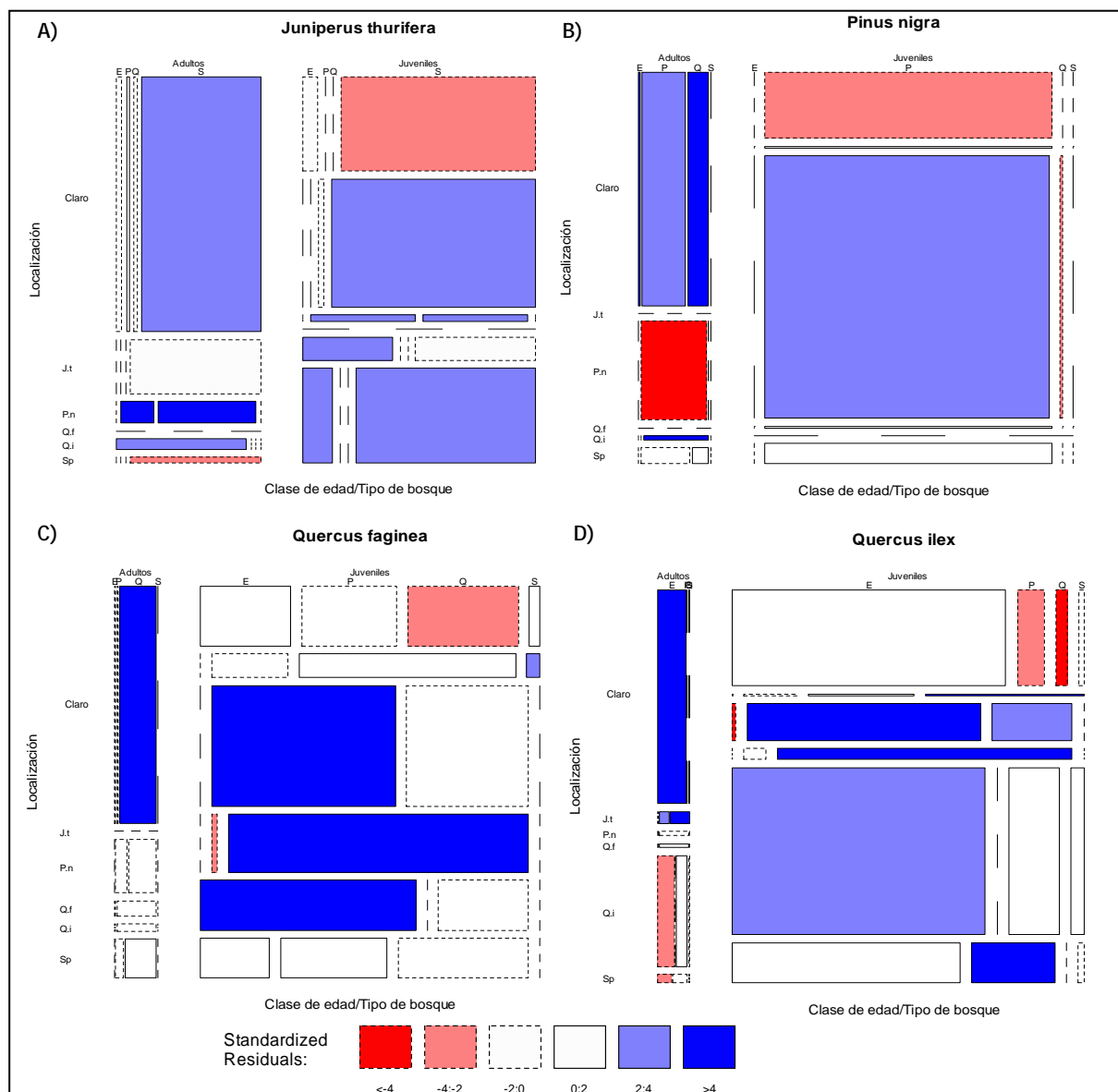


Figura 3. Mosaicos de tres vías para las variables [Clase de edad], [Localización] y [Tipo de bosque] para las especies (A) *Juniperus thurifera*, (B) *Pinus nigra*, (C) *Quercus faginea*, (D) *Quercus ilex*. El área de cada rectángulo es proporcional a la frecuencia de la correspondiente tabla de contingencia. Los residuales estandarizados del modelo de independencia log-linear se muestran mediante el sombreado y el contorno. Las líneas continuas y discontinuas indican respectivamente desviaciones positivas y negativas de las frecuencias esperadas. Las sombras más oscuras (residuales mayores de 4 en valor absoluto) y las más claras (residuales entre 2 y 4 en valor absoluto) de cada color (azul y rojo) indican desviaciones significativas, correspondientes a niveles de significación de 0,0001 y 0,05 respectivamente. Clases de edad = Adultos vs Juveniles; tipo de bosque = E (encinar), P (pinar), Q (quejigar), S (sabinar); localización de los individuos muestreados = claro, J.t (bajo la proyección de la copa de *Juniperus thurifera*), P.n (*Pinus nigra*), Q.f (*Quercus faginea*), Q.i (*Quercus ilex*), sp (bajo el dosel de otras especies leñosas; ver en Tabla 1 las especies leñosas presentes en cada tipo de bosque).

Los quejigos juveniles se hallaron con mayor frecuencia de lo esperado bajo encinas, pinos, quejigos y sabinas en encinar, pinar, quejigar y sabinar respectivamente (Fig. 3C). Estos resultados muestran que no existe una asociación específica de especie. Por ello podemos pensar que las condiciones bajo el dosel de las cuatro especies favorecen la humedad edáfica y por tanto el reclutamiento de los quejigos. No obstante, según los ambientes puede haber una menor humedad bajo los doseles arbóreos por una mayor interceptación de agua de lluvia y toma directa a través de las raíces (Valladares y Percy, 2002). Dado que carecemos de datos que comparen la humedad edáfica bajo los doseles y en los claros, no podemos saber si esta es la responsable de las diferencias en la frecuencia del

reclutamiento según el tipo de cobertura. La radiación durante el verano en ambientes mediterráneos es normalmente excesiva, causando fotoinhibición de la fotosíntesis en muchas especies (Valladares et al., 2004). Una posible explicación puede ser que la sombra producida por el dosel de los árboles favorezca la respuesta de las plántulas por la reducción de la radiación en comparación con los claros (pero ver Sánchez-Gómez et al., 2006).

Las plántulas de *Quercus ilex* se encontraron en todas las formaciones (Fig. 3D) sin mostrar una clara tendencia a la agregación con una especie determinada. Su mayor frecuencia bajo los adultos de encina es probablemente debido a la lluvia de semillas, pero teniendo en cuenta que la frecuencia de estas plántulas es significativamente mayor bajo pinos, quejigos, sabinas y arbustos según el bosque considerado, podemos pensar que existen otros mecanismos implicados. Zavala y Zea en 2004 encontraron que los pinos adultos reducían el estrés hídrico bajo su dosel por una alta disminución de la radiación, facilitando el establecimiento de las plántulas de encina. Además, es ampliamente conocido que la regeneración de las encinas depende en gran medida de la dispersión de las bellotas (Pulido y Díaz, 2005). Sugerimos que la mayor frecuencia de plántulas de encina bajo el dosel de otros individuos en relación a los claros, no se debe a la facilitación por amortiguación de las temperaturas ya que las plántulas de esta especie tienen una gran tolerancia térmica tanto al frío como al calor (Gimeno et al. 2009), sino que es debida a la protección frente a la sequía, herbívoros y mayor acumulación de semillas gracias a los dispersores.

5.3. ¿Determina el nivel de estrés abiótico las interacciones netas planta-planta?

Mientras que numerosos estudios han comprobado que a niveles de estrés mayores la facilitación es la interacción dominante (Maestre et al., 2003; Gómez-Aparicio, 2004), nuestros resultados no parecen indicar grandes diferencias en las interacciones entre tipos de bosque. Esperábamos que bosques con temperaturas más moderadas y humedad atmosférica y edáfica mayor como los quejigares, presentasen una mayor limitación por luz que por humedad, y por tanto tendiesen a establecerse preferiblemente en claros. Por el contrario, esperábamos que en microhábitats más xéricos como los encinares y sabinares la frecuencia de juveniles fuese mayor bajo el dosel de otros individuos. Sin embargo con nuestros datos no pudimos apreciar dichas diferencias. En Maestre et al. (2005) concluyeron que la magnitud del efecto neto de los vecinos, tanto si es positivo como negativo, no es mayor bajo condiciones de mayor estrés, conclusión que está de acuerdo con nuestros resultados.

6. Conclusiones

Nuestro trabajo muestra una tendencia muy significativa para la agregación espacial de juveniles con adultos de todas las especies, confirmando lo difícil de la colonización de espacios abiertos por parte de la vegetación leñosa en los ecosistemas mediterráneos. Sin embargo, se encontraron diferencias entre las especies consideradas, diferencias que se vieron amplificadas al considerar distintas formaciones. Es bien conocido que hay que considerar múltiples factores al examinar la importancia global de los doseles de plantas nodrizas en la estructura de la comunidad vegetal (Callaway y Walter, 1997). Por todo ello, nuestro trabajo observacional debe combinarse con futuros estudios experimentales que permitan explicar la naturaleza condicional y los mecanismos implicados en los efectos facilitadores de los árboles dominantes en los bosques mediterráneos continentales, así como dilucidar el efecto de los gradientes ambientales sobre dichos efectos.

7. Agradecimientos

Agradecemos a la Dirección y a los Agentes Forestales del Parque Natural del Alto Tajo las facilidades y ayuda prestada durante el trabajo de campo. Estos estudios se están llevando a cabo en el marco del proyecto ECOCLIM (CGL2007-66066-C04-02) y gracias a una beca de Formación de Personal Investigador, ambas ayudas subvencionadas por el Ministerio de Educación y Ciencia.

8. Bibliografía

AGENCIA ESTATAL DE METEOROLOGÍA; 2009. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino (<http://www.aemet.es>).

AGRESTI, A.; 1992. A survey of exact inference for contingency tables. *Statistical Science*, 7(1): 131-177.

ALLIENDE, M.C.; HARPER, J.L.; 1989. Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex and age structure of a population of *Salix cinerea*. *Journal of Ecology*, 77: 1029– 1047.

BERTNESS, M.D.; CALLAWAY, R.; 1994. Positive interactions in communities. *Tree*, 9(5): 191-193.

BROOKER, R.W.; MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.M.; LORTIE, C.L.; CAVIERES, L.A.; KUNSTLER, G.; LIANCOURT, P.; TIELBÖRGER, K.; TRAVIS, J.M.J.; ANTHELME, F.; ARMAS, C.; COLL, L.; CORCKET, E.; DELZON, S.; FOREY, E.; KIKVIDZE, Z.; OLOFSSON, J.; PUGNAIRE, F.; QUIROZ, C.L.; SACCONI, P.; SCHIFFERS, K.; SEIFAN, M.; TOUZARD, B.; MICHALET, R.; 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.

BROOKER, R.W.; SCOTT, D.; PALMER, S.C.F.; SWAINE, E.; 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology*, 94: 637-645.

CALLAWAY, R. M.; 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61: 306-349.

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.; PAOLINO, 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.

DULLINGER, S.; DIRNBÖCK, T.; KÖCK, R.; HOCHBICHLER, E.; ENGLISCH, T.; SAUBERER, N.; GRABHERR, G.; 2005. Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology*, 93: 948–957.

FRIENDLY, M.; 1994. Mosaic displays for multi-way contingency tables. *Journal of the American Statistical Association*, 89:190-200.



FRIENDLY, M.; 1999. Extending Mosaic Displays: Marginal, Condicional and Partial Views of Categorical Data. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 8(3): 373-395.

GIMENO, T.E.; VALLADARES, F.; ESCUDERO, A.; 2009. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology* 29 87-98.

GÓMEZ-APARICIO, L.; VALLADARES, F.; ZAMORA, R.; QUERO, J.L.; 2005. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*, 28: 757-768.

GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J.M.; HÓDAR, J.A.; CASTRO, J.; BARAZA, J.; 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Appl.*, 14:1128–1138.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M.A.; 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.

KLANDERUD, K.; 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*, 93 : 127–137.

KUNSTLER, G.; THOMAS, C.; BOUCHAUD, M.; JACQUES L.; 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17:379-388.

MAESTRE, F. T.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J.; 2003. Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84:3186–3197.

MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F.; REYNOLDS, J.F.; 2005. Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93: 748–757.

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

MARAÑÓN, T.; CAMARERO, J.J.; CASTRO, J.; DÍAZ, M.; ESPELTA, J.M.; HAMPE, A.; JORDANO, P.; VALLADARES, F.; VERDÚ, M.; ZAMORA, R.; 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: VALLADARES, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.

MIRITI, M. N.; 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94: 973–979.

MONTESINOS, D.; VERDÚ, M.; GARCÍA-FAYOS, P.; 2007. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree. *Journal of Vegetation Science*, 18 (2): 271–280.

- PUGNAIRE, F. I.; ARMAS, C.; VALLADARES, F.; 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15: 85-92.
- PUGNAIRE, F.I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J.; 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5): 1420-1426.
- PUGNAIRE, F.I. ; LUQUE, M.; 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93:42-49.
- PULIDO, F.J.; DÍAZ, M.; 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience*, 12: 92-102.
- SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M.A.; 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170:795-806.
- SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; ZAVALA, M.A.; VALLADARES, F.; 2007. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Ann. For. Sci.*, 65: 311.
- SANTOS, T.; TELLERÍA, J.L.; VIRGÓS, E.; 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography*, 22: 193-204.
- STRAND, E.K.; ROBINSON, A.P.; BUNTING, S.C.; 2007. Spatial patterns on the sagebrush steppe/Western juniper ecotone. *Plant Ecology*, 190:159-173.
- TÍSCAR OLIVER, P.A.; 2003. Condicionantes y limitaciones de la regeneración natural en un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.*, 12(2): 55-64.
- VALLADARES, F.; PEARCY, R.W.; 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, 20: 25-36.
- VALLADARES, F.; 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.
- VALLADARES, F.; ARANDA, I.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- ZAVALA, M.A.; ZEA, E.; 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology*, 171: 197-207.

