

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

FACILITACIÓN DE LAS ESPECIES ALMOHADILLADAS Y CAMBIO GLOBAL EN LAS COMUNIDADES ALPINAS DEL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA

FRANCISCO I. PUGNAIRE¹, CHRISTIAN SCHÖB^{1,2}, NURIA PISTÓN¹, Y
CRISTINA ARMAS^{1,3}

RESUMEN

Las montañas son lugares adecuados para llevar a cabo estudios de cambio global ya que presentan fuertes gradientes altitudinales, suelen ser refugio de flora ya perdida en otras zonas y son escenarios muy sensibles a cambios ambientales. Trabajos realizados en ecosistemas alpinos han indicado que las interacciones entre plantas influyen en la supervivencia y distribución de las especies, particularmente a través de especies leñosas rastreras o almohadilladas.

Durante 3 años hemos realizado diversos trabajos de investigación en el Parque Nacional de Sierra Nevada para estudiar el papel de distintas especies almohadilladas (enebrales-piornales) como especies clave en comunidades alpinas. Hemos analizado la capacidad de estas especies para amortiguar las condiciones climáticas adversas y para moderar los efectos previsibles del cambio climático; también, la importancia que las especies almohadilladas tienen en el mantenimiento de la biodiversidad de las comunidades alpina, así como el tipo de interacción que se establece entre las especies almohadilladas y el resto de especies en función de las condiciones ambientales.

Las especies almohadilladas actúan generalmente como especies facilitadoras en la zona alpina de Sierra Nevada y en otros sistemas montañosos, contribuyendo significativamente a la biodiversidad local. Mediante la creación de nicho, y por su capacidad de amortiguar los extremos climáticos, albergan una gran cantidad de especies en sus copas que con frecuencia tiene consecuencias negativas para el desarrollo de la especie almohadillada. Las variables climáticas relacionadas con el balance hídrico son las que han mostrado una mayor correlación con la riqueza de especies a escala global. En los sistemas alpinos las especies almohadilladas parecen actuar como una «red de seguridad» que sostiene la diversidad en condiciones adversas, lo que puede usarse para mitigar futuros efectos negativos del cambio climático.

Palabras clave: cambio global, conservación de la biodiversidad, ecosistemas alpinos, especies nodriza, especies cojín, facilitación.

1 Estación Experimental de Zonas Áridas, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (EEZA-CSIC). Carretera de Sacramento s/n, 04120 La Cañada, Almería, España. E-mail: fip@eeza.csic.es. N. Pistón: npiston@eeza.csic.es

2 Dirección actual: Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich, Suiza. E-mail: christian.schoeb@ieu.uzh.ch.

3 Dirección actual: Instituto de Ecología y Biodiversidad, Casilla 653, Santiago, and Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 554, La Serena, Chile. E-mail: cris@eeza.csic.es



SUMMARY

Mountains are appropriate places to carry out studies of global change effects on ecosystems. Their steep altitudinal gradients often provide refuge for species lost in other areas. Nevertheless, they are very sensitive to environmental change scenarios. Previous work in alpine ecosystems has indicated that interactions between plants influence the survival and distribution of species, particularly through prostrate woody shrubs or cushion species.

For 3 years we carried out research in the Sierra Nevada National Park to address the role of different cushion species (juniper-broom communities) as keystone species in alpine communities. We analyzed the ability of these cushion species to buffer adverse weather conditions and its ability to mitigate the anticipated effects of climate change. We further revealed their importance in maintaining the biodiversity of alpine communities, as well as the type of interaction established between cushion plants and other species depending on environmental conditions.

Woody species generally act as facilitators in the alpine zone of the Sierra Nevada and other mountain systems worldwide, significantly contributing to local biodiversity. By creating niche space, and their ability to buffer climatic extremes, they host a large number of species in their canopies, which often have negative consequences for cushion development. Climatic variables related to water balance showed a high correlation with species richness globally. In alpine systems cushion species appear to act as a «safety net» that supports diversity in stressful conditions and that can be used to mitigate future adverse effects of climate change.

Key words: alpine ecosystems, biodiversity conservation, cushion species, facilitation, global change, nurse species.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas naturales están actualmente sometidos a unas tasas de cambio sin precedentes y a un conjunto de presiones singulares resultado de la combinación de diversos vectores antropogénicos que inciden en el medio ambiente; entre ellos, la deposición de nitrógeno atmosférico, las invasiones biológicas y los cambios en el uso del suelo (SALA *et al.*, 2000). Se han hecho muchas predicciones de cómo el cambio climático afectará a la distribución de especies y comunidades de plantas. Medidas a largo plazo han documentado cambios substanciales en la composición de las comunidades alpinas relacionadas con el aumento de temperatura (GRABHERR *et al.*, 1994, 2010, WALTHER *et al.*, 2005; IPCC, 2007; PAULI *et al.*, 2007, 2012). Sin embargo, todavía tenemos una capacidad limitada para predecir futuras tasas de cambio en estas comunidades, los meca-

nismos que controlan los cambios, y la variación biogeográfica de los efectos del cambio global.

Las interacciones planta-planta son una parte principal de los mecanismos que gobiernan la respuesta de las especies y comunidades vegetales a los cambios ambientales (BROOKER 2006). Cada vez hay más evidencia de que tanto la competencia como la facilitación juegan un papel primordial como moldeadores de los impactos generados en los ecosistemas por la deposición de nitrógeno atmosférico (CHAPIN *et al.*, 1995, BRET-HARTE *et al.*, 2004, KLANDERUD y TOTLAND, 2005), el aumento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico (MAESTRE y REYNOLDS, 2006), el cambio climático (SHEVTSOVA *et al.*, 1997, WIPF *et al.*, 2006) y las invasiones de especies no nativas (VILÀ *et al.*, 2004, SIMBERLOFF, 2006, MITCHELL *et al.*, 2006). Sin embargo, aún no está claro el papel de las interacciones planta-planta bajo unas nuevas condi-



ciones ambientales, ni cómo las interacciones se verán alteradas en respuesta a estos cambios (BROOKER *et al.*, 2008). En este contexto, es preciso esclarecer la relación entre las interacciones entre plantas y los gradientes ambientales, la importancia de la especificidad de esas interacciones y cuál es su influencia en el funcionamiento y estructura de las comunidades vegetales (CALLAWAY y HOWARD, 2007; BROOKER *et al.*, 2008; MICHALET *et al.*, 2014).

Las montañas, y dentro de éstas las zonas alpinas, son lugares adecuados para llevar a cabo iniciativas de investigación relacionadas con los fenómenos de cambio global, ya que presentan gradientes altitudinales que reproducen cambios similares a los que ocurren a lo largo de gradientes latitudinales, de forma más rápida y a una escala espacial menor; además, son escenarios muy sensibles a cambios ambientales debido a la fragilidad del equilibrio entre los componentes del sistema natural. Estas comunidades alpinas se encuentran entre las más vulnerables al cambio global (GUISAN y THEURILLAT, 2000; ACIA, 2004) y por ello están siendo objeto especial de estudio.

Diversos trabajos en ecosistemas alpinos indican que las interacciones entre especies pueden alterar profundamente la distribución de plantas en estos ambientes. Por ejemplo, CHOLER *et al.*, (2001), CALLAWAY *et al.*, (2002), CAVIERES y

BADANO (2009) y CAVIERES *et al.*, (2006, 2014) han mostrado que la facilitación entre especies – es decir, *el efecto beneficioso de una especie sobre el estado y persistencia de otras especies en la comunidad*– es crucial para el mantenimiento de la biodiversidad, pudiendo llegar a determinar la estructura de la misma (KIKVIDZE *et al.*, 2005, PESCADOR *et al.*, 2014). Entre estas especies facilitadoras son de especial interés las perennes, tolerantes al estrés y con formas almohadilladas (pulvinulares). Con este tipo de copa las plantas exponen una mínima superficie con un volumen máximo, de manera que se protegen contra el frío en el período invernal y reducen la pérdida de agua en verano (LORITE, 2001). Un caso particular lo constituyen las denominadas plantas cojín, que presentan un hábito de crecimiento muy compacto, con una copa muy tupida pegada al sustrato y una superficie con escasas prominencias (Figura 1). Las copas de estas especies suelen funcionar como un refugio donde se cobijan otras plantas de diversas especies, más pequeñas y sensibles al estrés.

Estas plantas, denominadas genéricamente como ‘nodriza’, brindan también protección frente a los herbívoros debido a la presencia de copas coriáceas y/o espinosas (CALLAWAY *et al.*, 2002, ZAMORA *et al.*, 2004, BARAZA *et al.*, 2007); porque creciendo en las copas, las plantas reducen la exposición a vientos desecantes típicos de la zona alpina y disminuyen pérdidas por transpiración,

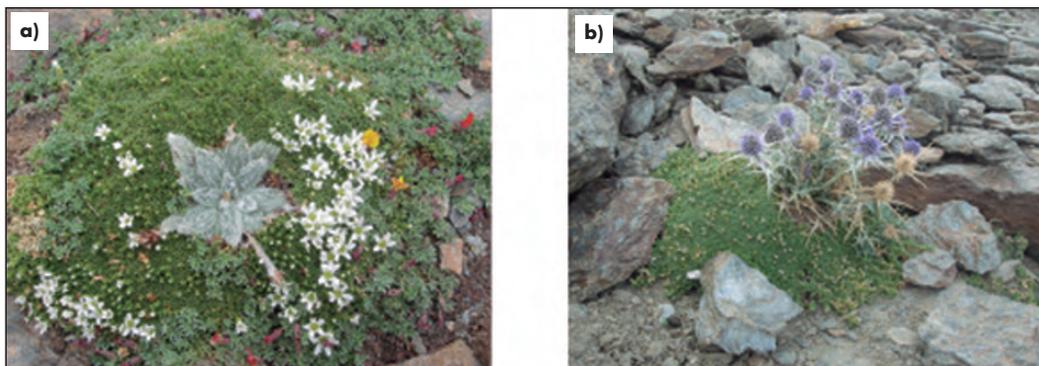


Figura 1. (a) *Plantago nivalis* y *Lotus corniculatus* ssp. *glacialis* creciendo en la copa de un individuo en floración de *Arenaria tetraquetra* a 3000 m de altura en Sierra Nevada; (b) *Eryngium glaciale* creciendo en la copa de *A. tetraquetra* (Fotos C. Schöb).

Figure 1. (a) *Plantago nivalis* and *Lotus corniculatus* ssp. *glacialis* growing within an *Arenaria tetraquetra* individual in blossom at 3000 m elevation in Sierra Nevada, Spain; (b) *Eryngium glaciale* inside *A. tetraquetra* (Photo credit C. Schöb).



PUGNAIRE, F. I. Y COLS.

«Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global»

beneficiándose de un microambiente con una mayor humedad relativa (KÖRNER 2003, CAVIERES *et al.*, 2006); por último, porque las copas de estas especies amortiguan los extremos –máximos y mínimos– de temperatura (ARROYO *et al.*, 2003, KÖRNER, 2003), mejorando las condiciones para otras especies e incrementando considerablemente su probabilidad de supervivencia en un ambiente tan hostil (BADANO y CAVIERES 2006, CAVIERES *et al.*, 2006). Por ejemplo, BADANO *et al.*, (2006), BADANO y CAVIERES (2006) y CAVIERES *et al.*, (2009) describieron los notables efectos positivos de las plantas cojín sobre la riqueza y diversidad de las comunidades de alta montaña en los Andes chilenos, un patrón confirmado posteriormente a nivel global en zonas alpinas de todo el mundo (CAVIERES *et al.*, 2014). Estos efectos positivos se deben principalmente al aumento en la disponibilidad de agua para las plantas facilitadas y, sobre todo, al amortiguamiento de las temperaturas extremas por las copas de las plantas almohadilladas. La intensidad e importancia de estos efectos dependen de la especie facilitadora y del clima local, que hacen que algunas especies se encuentren únicamente dentro del ambiente creado por estas plantas. Por eso, los efectos ecológicos de las plantas almohadilladas pueden ser importantes a nivel de comunidad; una importancia que puede verse incrementada en el futuro por el aumento generalizado de las temperaturas y, en el caso de sistemas montañosos como el de Sierra Nevada, por la previsible disminución de las precipitaciones (IPCC 2007).

Por lo general, el grado de severidad ambiental en las montañas aumenta con la altura, debido a las menores temperaturas y la mayor radiación. Sin embargo, en montañas con escasa precipitación como Sierra Nevada, los Andes o el Tíbet, se presenta un fenómeno de estrés hídrico que no se ve en otros sistemas montañosos más húmedos como los Alpes o las Montañas Rocosas. Tanto es así que en estas montañas relativamente secas el estrés puede ser más acusado en cotas más bajas, ya que cerca de la cumbre la temperatura en verano se suaviza, y el deshielo se produce más tarde, lo que en conjunto proporciona una mayor disponibilidad de agua para las plantas (PUGNAIRE *et al.*, 2002, CAVIERES *et al.*,

2006). Mientras que en las montañas de las que hay más datos, del centro de Europa o de EEUU, el factor fundamental de estrés es la temperatura, en las montañas secas hay dos gradientes de estrés opuestos, uno de temperatura y otro de humedad (Figura 2), que son raramente considerados en los modelos de dinámica de los ecosistemas montañosos y que es necesario comprender y tener en cuenta para una mejor gestión y conservación. Estos gradientes influyen también en la disponibilidad de nutrientes, al afectar las tasas de descomposición y mineralización de la materia orgánica (SCHINNER 1982, SEASTEDT *et al.*, 2001, SÁNCHEZ-MARAÑÓN *et al.*, 2002).

No obstante, el progresivo calentamiento del clima reduce las limitaciones fisiológicas y aumenta la disponibilidad de nutrientes en el suelo en zonas alpinas (CHAPIN *et al.*, 1995), aumentando la productividad y acelerando las tasas de crecimiento de ciertas especies mientras que otras, adaptadas a las condiciones específicas de alta montaña, pueden disminuir (BRET-HARTE *et al.*, 2004; KLANDERUD y TOTLAND, 2005). Los cambios de clima local y de la tasa de crecimiento pueden afectar a las interacciones entre especies y alterar las relaciones de dominancia, de modo que especies situadas en cotas más bajas pueden desplazar por competencia a especies que actualmente se encuentran en cotas más altas (BRET-HARTE *et al.*, 2004; KLANDERUD y TOTLAND, 2005). Estos procesos pueden forzar la contracción rápida del rango geográfico de ciertas especies alpinas, con consecuencias importantes para la conservación de estas comunidades, que contienen con frecuencia especies endémicas o raras.

En el Proyecto de investigación que hemos desarrollado en el PN de Sierra Nevada nos propusimos estudiar el papel de distintas especies leñosas almohadilladas como especies clave para la supervivencia de las comunidades alpinas nevadenses. Hemos analizado la capacidad de estas especies para mejorar las condiciones climáticas y su capacidad de amortiguar los previsible efectos del cambio global en la zona -calentamiento de la atmósfera y disminución de la disponibilidad hídrica. También hemos estudiado la



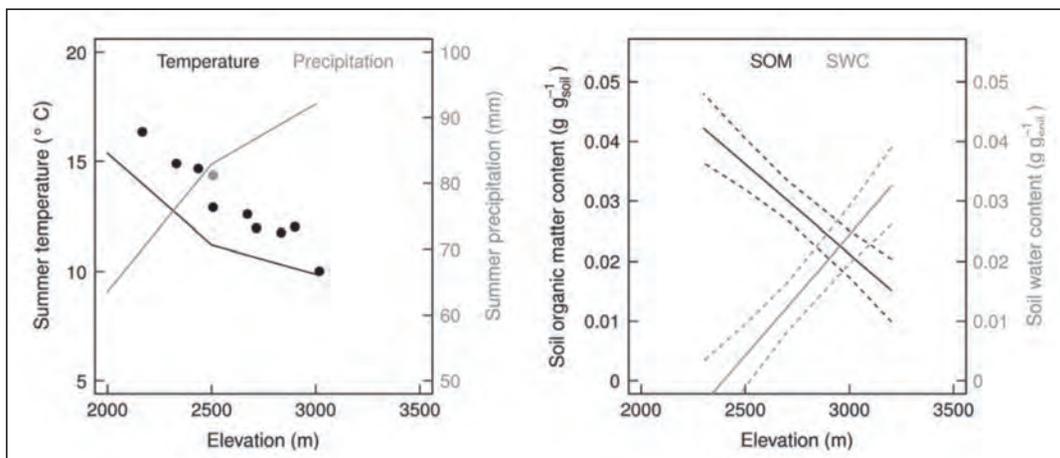


Figure 2. Gradientes climáticos opuestos en las montañas secas (a) mostrados como la temperatura media de verano (negro) y la precipitación media de verano (gris; Delgado Calvo-Flores et al 1988) que van en paralelo a dos gradientes de recursos (b) consistentes en la materia orgánica del suelo (SOM, en negro) y el contenido en agua del suelo (SWC, en gris) en áreas abiertas. Las líneas para SOM y SWC en (b) son medias (líneas continuas) y el intervalo de confianza del 95% (líneas discontinuas) de un modelo de regresión lineal generalizado ($n = 38$). Los puntos en (a) representan la temperatura media del verano (en negro) y la precipitación de verano (gris; sólo 1 dato disponible) medidos en diferentes sitios de nuestro área de estudio [Fuentes: Ministerio Medio Ambiente, Madrid (1975-1989); Cetursa Sierra Nevada SA, Pradollano (1999, 2000, 2004, 2005); Instituto de Astrofísica de Andalucía, Granada (2005-2008, 2010)]. (Tomado de SCHÖB *et al.*, 2013a.)

Figure 2. The two opposing climatic gradients in dry mountains (a) consisting of summer (June-September) mean temperature (black) and summer mean precipitation (grey; Delgado Calvo-Flores et al., 1988) running in parallel to two opposing resource gradients (b) consisting of soil organic matter (SOM; black) and soil water content (SWC; grey) in open areas. Lines in (b) for SOM and SWC are model-predicted means (solid lines) and 95% CIs (dashed lines) of generalized linear regression models ($n = 38$). Dots in (a) represent mean summer temperature (black) and summer precipitation (grey; only one value available) measured at different sites in the study area [Sources (year of measurements): Environment Ministry, Madrid (1975-1989); Cetursa Sierra Nevada S.A., Pradollano (1999, 2000, 2004, 2005); Institute of Astrophysics of Andalusia, Granada (2005-2008, 2010)]. (From SCHÖB *et al.*, 2013a.)

importancia de las especies almohadilladas en el mantenimiento de la biodiversidad de las comunidades nevadenses.

MATERIAL Y MÉTODOS

A lo largo de un gradiente altitudinal (aproximadamente 1800-3200 msnm) y en ambas orientaciones (caras N y S) del Parque Nacional de Sierra Nevada estudiamos la importancia e intensidad de las interacciones que se establecen entre las especies de almohadilladas y el resto de la comunidad, evaluando la tolerancia de las especies a distintos grados de estrés ambiental para predecir su respuesta al cambio climático.

Las comunidades de plantas almohadilladas que hemos estudiado están incluidas como formacio-

nes con un alto grado de endemidad y especialmente vulnerables en el «Programa de Seguimiento de Procesos y Recursos Naturales para el estudio del Cambio Global en Sierra Nevada», incluido en una iniciativa internacional de investigación y seguimiento de Cambio Global de la UNESCO conocida como GLOCHAMORE (*Global Change in Mountain Regions*), integrado en el Programa de Seguimiento del Cambio Global en la Red de Parques Nacionales. Sierra Nevada posee una de las floras más valiosas de Europa. Con 2.100 especies de plantas vasculares, Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental. Incluye además 80 especies de plantas endémicas, de modo que en la zona de cumbres entre el 30-40% de la flora es exclusiva del macizo. De ellas hay 8 en peligro crítico de extinción, 20 en peligro y 95 vulnerables, según la clasificación de UICN (BLANCA *et al.*, 2001).

PUGNAIRE, F. I. Y COLS.

«Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global»

Nuestro ecosistema de estudio, matorrales y piornales, cuenta con un buen número de especies endémicas y amenazadas. Entre las especies almohadilladas de Sierra Nevada destacan los enebros rastreros (*Juniperus communis* subsp. *nana* y *J. communis* subsp. *hemisphaerica*), sabinas rastreras (*Juniperus sabina*), piornos como *Genista versicolor* o *Cytisus galianoi*, y el papo (*Arenaria tetraquetra* ssp. *amabilis*). La mayoría de los trabajos realizados en el marco de este proyecto incluyen hábitats alpinos dominados por *Arenaria tetraquetra* ssp. *amabilis*. Las formaciones de enebralpiorنال alcanzan grandes extensiones en el macizo nevadense y están sometidas a un excesivo pastoreo; destacan por el número de especies endémicas y amenazadas que crecen al abrigo de estos arbustos, como *Alyssum nevadense*, *Androsace vitaliana* subsp. *nevadensis*, *Artemisia alba* subsp. *nevadensis*, *Chamaespartium undulatum*, *Hippocrepis nevadensis*, *Odontites granatensis*, o *Thlaspi nevadense* entre otras, así como especies no amenazadas pero también importantes como *Avenula laevis*, *Koeleria crassipes* subsp. *nevadensis*, *Leontodon boryi*, *Leucanthemopsis pectinata*, o *Jasione crispa* subsp. *amethystina* (BLANCA *et al.*, 2001). Las propias especies de piorno son endémicas del macizo de Sierra Nevada y Sierra de los Filabres.

En general, hemos cuantificado la intensidad de la interacción entre plantas almohadilladas o cojín y el resto de las plantas vasculares utilizando el índice de interacción relativa (RII) de ARMAS *et al.*, (2004), que considera el número de especies, de individuos o la biomasa de las plantas que crecen en el interior de la copa de un cojín y los compara con las plantas de una zona de similar tamaño en claros entre cojines. Para ello se seleccionó en cada caso un número de individuos de planta cojín (30-100 por especie, dependiendo de cada experimento) y un área en un claro adyacente, haciendo comparaciones pareadas. Para ver cómo influyen las condiciones ambientales en los efectos que las plantas cojín ejercen sobre las especies beneficiarias y al revés, se hicieron determinaciones de fluorescencia, contenido hídrico de la hoja, área específica de hoja, densidad de tallos y hojas y otros parámetros morfológicos como grosor y tamaño de la copa o longitud de las ramas, además de características del suelo como contenido de materia or-

gánica o humedad (ver detalles en SCHÖB *et al.*, 2012, 2013; CORNELISSEN *et al.*, 2003).

También hemos estudiado la influencia de las plantas almohadilladas sobre la estructura filogenética en comunidades que difieren en aspecto y elevación, desarrollando árboles filogenéticos de las especies encontradas en la comunidad usando un software específico.

Por último, para simular los efectos previstos del cambio climático hemos instalado cámaras abiertas en una comunidad vegetal dominada por *A. tetraquetra* en el Barranco de San Juan (Figura 3). El objetivo es estudiar las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas almohadilladas,



Figura 3. Cámaras abiertas para simular los efectos del cambio climático sobre *A. tetraquetra* y sus especies asociadas en Sierra Nevada. Las cámaras aumentan la temperatura del aire 1,5-2,0 °C y se usan junto a un aumento o una disminución de la precipitación media del 30%, siguiendo los pronósticos de los modelos climáticos para mediados de siglo. (Foto: F.I. Pugnaire.)

Figure 3. Open-top chambers used to mimic climate change effects on *A. tetraquetra* and its associated species in Sierra Nevada. Chambers increase air temperature by 1.5-2.0 °C and are used along with either a 30% increase or decrease of mean annual rainfall following climate models forecasts. (Photo credit: F.I. Pugnaire.)

así como su efecto sobre las especies beneficiarias. Junto al uso de las cámaras, que aumentan la temperatura entre 1,5 y 2 °C, se han aplicado 3 tratamientos, que incluyen la captación de un 30% más de lluvia, la exclusión del 30% de la lluvia y un control. Se han medido rasgos funcionales y fisiológicos de *Arenaria* así como crecimiento, fenología, esfuerzo reproductivo, riqueza de especies y respuesta de los pigmentos fotoprotectores a los tratamientos.

RESULTADOS

En general, las especies almohadilladas dan lugar con frecuencia a un aumento local de la riqueza de especies, aunque hay variaciones entre ellas así como entre distintas localidades. Cada especie almohadillada presenta efectos específicos (Figura 4), modificando la diversidad y el balance entre facilitación y competencia en función de las condiciones ambientales. Estas diferencias están relacionadas con la temperatura y humedad durante la época de crecimiento, y de sus efectos sobre la disponibilidad de nutrientes.

En este mismo sentido apuntan los datos de un trabajo conjunto en el que estudiamos 78 localidades alpinas de los cinco continentes, incluyendo Sierra Nevada, donde pudimos evaluar la importancia relativa de las interacciones bióticas y del clima en la configuración de la diversidad vegetal en ecosistemas alpinos dominados por especies nodriza de tipo plantas cojín (Figura 5). Las variables climáticas relacionadas con el balance hídrico mostraron, a escala global, mayor correlación con la riqueza de especies.

En el estudio observacional de rasgos funcionales de la especie nodriza *Arenaria tetraquetra* (papo) a lo largo del gradiente altitudinal (SCHÖB *et al.*, 2013a) comprobamos que los cojines mostraban un buen estado fisiológico a más altura; eran compactos y grandes, con más agua en el suelo y mayor contenido de materia orgánica en comparación con los claros, y mostraban una facilitación fuerte; es decir, mayor riqueza de especies y mayor abundancia de plantas en comparación con claros. Los datos fisiológicos a baja altura indicaron condiciones abióticas estresantes para *A.*

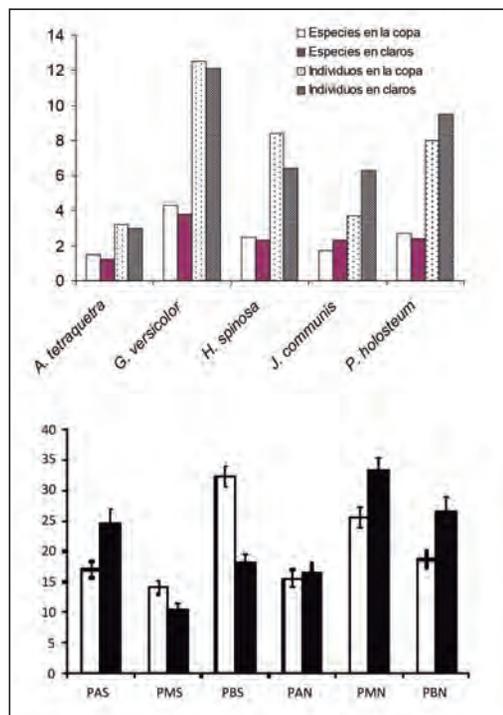


Figura 4. (a) Número promedio de especies (barra blanca) y de individuos (barra roja) creciendo en la copa de diversas plantas almohadilladas (*Arenaria tetraquetra*, *Genista versicolor*, *Hormathophylla spinosa*, *Juniperus communis* y *Plantago holosteuum*) y en claros de tamaño similar en la ladera sur de Sierra Nevada a 2.400 m de altura. Las copas albergan generalmente más especies pero el número de individuos es variable. Estos valores pueden cambiar bajo distintas condiciones ambientales. (b) Número promedio de especies creciendo en la copa de *Hormathophylla spinosa* y en claros de tamaño similar en distintas alturas y laderas de Sierra Nevada (PBS: Ladera sur, 2.400 m; PMS: Ladera sur, 2.700 m; PAS: Ladera sur, 3.000 m; PBN: Ladera norte, 2.400 m; PMN: Ladera norte, 2.700 m; PAN: Ladera norte, 3.000 m).

Figure 4. (a) Mean number of species (white bars) and individuals (red bars) growing within the canopy of several woody species and in open areas of similar size in the southern slope of Sierra Nevada at 2,400 m elevation. Canopies host generally more species but the number of individuals is more variable. These values could change under different environmental conditions. (b) Mean number of species growing inside *Hormathophylla spinosa* canopies (clear bars) and in open areas of similar size (black bars) at different elevations and slopes of Sierra Nevada.

tetraquetra, que formó cojines sueltos y pequeños. Estos cojines mostraron una mejora menor en las condiciones del suelo –comparado con los claros– y unos efectos de facilitación más reducidos que los cojines a mayor altitud.

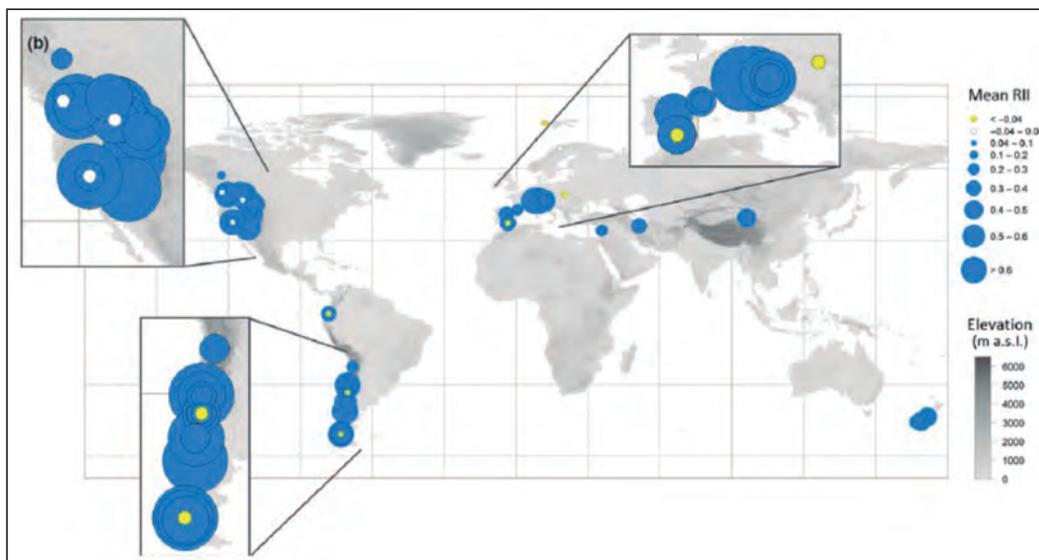


Figura 5. Mapa mostrando el signo (escala de color) y la magnitud (escala de tamaño) de la intensidad de interacción media (usando el índice RII) entre la planta cojín y el resto de las especies de la comunidad en los sitios alpinos estudiados. (Tomado de CAVIERES *et al.*, 2013.)

Figure 5. World map showing the sign (colour scale) and magnitude (size scale) of the mean interaction (calculated using the mean Relative Interaction Index, RII) between cushion species and the rest of the plant community at our studied alpine sites. (From CAVIERES *et al.*, 2013.)

Para comprobar los procesos responsables de una mayor riqueza de especies bajo la copa de cojines que en claros, comparamos la distribución de rasgos funcionales en comunidades vegetales creciendo en la copa de *A. tetraquetra* con los rasgos de las comunidades de claros en cuatro sitios a diferente altura y orientación (SCHÖB *et al.*, 2012). En las plantas cojín las comunidades tenían diferentes valores de media de los rasgos funcionales además de aumentar el rango de valores en comparación con los claros. Estos resultados indican que las plantas cojín desplazan y aumentan la amplitud de nicho en comparación con la de los claros. Además, esta influencia de los cojines en la amplitud de los nichos es mayor a medida que aumenta la severidad ambiental. De hecho, el efecto de los cojines en la distribución de los rasgos fue similar en magnitud al causado por la altura y orientación a lo largo de un gradiente de altura.

Los efectos de las plantas cojín también se reflejan en la estructura filogenética de la comunidad. En estos análisis encontramos que las plantas no-

driza aumentan la diversidad filogenética a nivel de comunidad a medida que aumenta la severidad ambiental (BUTTERFIELD *et al.*, 2013)

Los rasgos fisiológicos y reproductivos de algunas especies beneficiadas por la presencia del cojín *Arenaria tetraquetra* (*Eryngium glaciale* [cardo cuco de Sierra Nevada], *Lotus corniculatus* ssp. *glacialis* [cuernecillo] y *Plantago nivalis* [estrella de las nieves]) indicaron una mejora de su estado hídrico cuando se asociaban con el cojín, y dos de ellos (*Lotus* y *Plantago*) incluso aumentaron significativamente su producción de semillas (SCHÖB *et al.*, 2014a). Por el contrario, *Arenaria* mostró un estado hídrico más pobre y una reducción de la densidad de flores y semillas cuando aumentaba la cobertura de especies beneficiarias que hospedaba (Figura 6). Hubo una clara relación entre los rasgos fisiológicos y reproductivos en *Arenaria* creciendo sin beneficiarios, pero no así en plantas de *Arenaria* creciendo con beneficiarios. Los cojines control (sin especies beneficiarias) mostraron una mayor producción de semillas que eran más pesadas junto a un

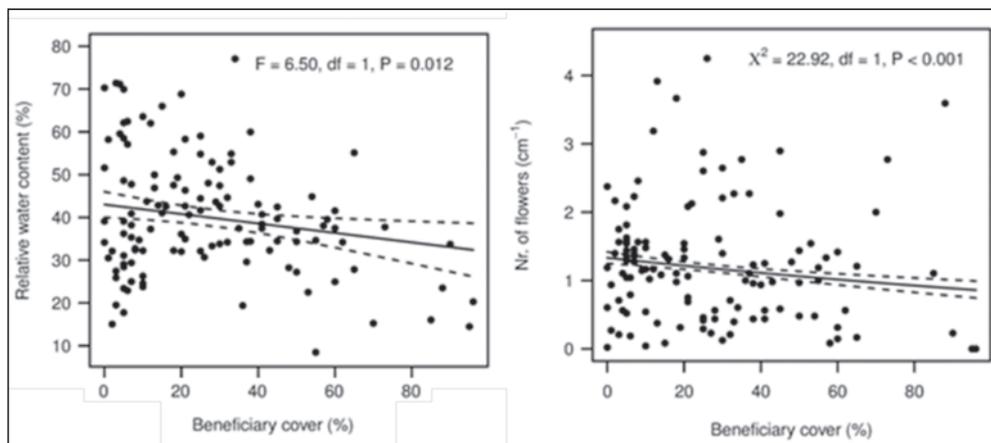


Figura 6. Contenido relativo de agua (%) y número de flores (cm²) con respecto a la cobertura de beneficiarios (%) creciendo en la copa de la especie *A. tetraquetra*. Relación significativa cuando $p < 0,05$. (Tomado de SCHÖB *et al.*, 2014a.)

Figure 6. Relative water content (%) and number of flowers (cm²) in relation to beneficiary cover (%) inside *A. tetraquetra*. Relationship significant when $p < 0.05$. (From SCHÖB *et al.*, 2014a.)

aumento de la fotosíntesis y la eficiencia de uso del agua, positivamente relacionado con el contenido de nitrógeno foliar. En cambio, los cojines con una gran cobertura de especies beneficiarias no mostraron tales relaciones, sino una falta de relación directa con el estado fisiológico de plantas y la disponibilidad de recursos.

En un estudio observacional comparamos los efectos de la nodriza y las interacciones entre beneficiarios en dos sistemas vegetales de ambientes secos pero muy diferentes entre sí, uno alpino en Sierra Nevada y otro arbustivo en Almería (SCHÖB *et al.*, 2013b). Los datos mostraron efectos predominantemente positivos de las dos especies nodriza e interacciones negativas entre especies beneficiarias. El efecto de las plantas nodriza, sin embargo, fue significativamente mayor que el efecto entre beneficiarias en ambos sistemas. El peso de las plantas individuales y la abundancia de especies dependieron del efecto combinado de la especie nodriza y de las especies beneficiarias, mientras que la presencia de especies se relacionó con efectos de la nodriza solamente. A pesar de las evidentes diferencias, los sistemas nodriza semiáridos y alpinos mostraron fuertes paralelismos funcionales, con una fuerte interdependencia entre los efectos de las especies

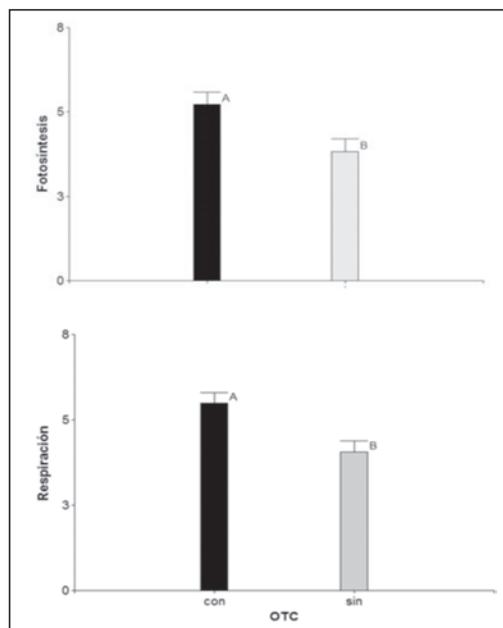


Figura 7. Efecto de las cámaras de calentamiento sobre la fotosíntesis y respiración (datos en micromoles de CO₂ por metro cuadrado y por segundo) de *A. tetraquetra* (con = con cámaras de calentamiento pasivo (OTC), sin = tratamientos control sin OTC).

Figure 7. Effects of open-top chambers on photosynthesis and respiration (data in micromols of CO₂ per square meter and second) on *A. tetraquetra* (con = with open-top chambers (OTC), sin = without OTC).

PUGNAIRE, F. I. Y COLS.

«Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global»

nodriza y las beneficiarias en el ensamblaje de la comunidad en ambos sistemas.

Por último, el aumento de temperatura alcanzado mediante la instalación de cámaras que simulan los efectos del cambio climático ha conducido a mayores tasas de fotosíntesis y respiración de *A. tetraquetra*, lo que puede incidir en el número de especies que albergan (Figura 7) y su efecto a nivel de comunidad.

DISCUSIÓN

En general, nuestros resultados indican que las plantas almohadilladas y en cojín juegan un papel fundamental en la conservación de la biodiversidad de la flora de Sierra Nevada y deben ser tenidas en cuenta en los planes de gestión y conservación del Parque Nacional. Dado que algunos de los endemismos de Sierra Nevada muestran preferencias por estas especies, su conservación y restauración (si fuese necesario) se puede lograr indirectamente a través de este tipo de plantas. Por la misma razón, cualquier problema que pueda afectar a las plantas almohadilladas o en cojín (por ejemplo, plagas o especies invasoras) afectará también a las poblaciones de las especies que albergan.

Las especies nodriza parecen actuar, por tanto, como una «red de seguridad» que sostiene la diversidad en condiciones muy exigentes, lo que demuestra que el clima y la interacción entre especies deben integrarse al predecir futuros efectos del cambio climático en la biodiversidad (CAVIERES *et al.*, 2014). Aunque las interacciones entre especies determinan la diversidad a escala local, a escala regional o global tienen menor efecto. No obstante, su contribución es considerable, aunque menor que la del clima. En particular, las especies cojín tuvieron mayor importancia sobre la riqueza de especies en ambientes más pobres (Figura 5).

Los gradientes ambientales pueden influir en el estado fisiológico y la morfología de las plantas lo que, a su vez, puede afectar a las interacciones planta-planta. Sin embargo, poco se sabe sobre la relación entre variación ambiental, variabilidad

fisiológica y morfológica de las plantas y el balance entre competencia y facilitación. Como ya hemos indicado, las peculiares condiciones ambientales de temperatura y aridez en Sierra Nevada pueden limitar el crecimiento en altitudes altas y bajas. Esto los hace particularmente adecuados para explorar las relaciones entre las condiciones ambientales, fenotipo de la planta e interacciones planta-planta. Barajando la hipótesis de que diferentes factores de estrés ambiental afectan de forma diferente el estado fisiológico de una planta nodriza, esperábamos encontrar una variación en los rasgos morfológicos de la planta nodriza a lo largo de un gradiente. Estos rasgos son los que a su vez determinan los efectos de una planta nodriza sobre sus beneficiarias. En síntesis, los rasgos funcionales de las especies nodriza variaron claramente a lo largo de los dos gradientes opuestos, en paralelo a la magnitud de las diferencias en las condiciones micro-ambientales entre cojines y claros. Nuestros datos, por lo tanto, proporcionan una sólida demostración de la importancia que tiene el vigor y la morfología de una planta nodriza como *A. tetraquetra* en la magnitud de los efectos de facilitación que ejerce (SCHÖB *et al.*, 2013a).

En los trabajos que hemos llevado a cabo en Sierra Nevada incorporamos el proceso de facilitación a la teoría de ensamblaje de las comunidades vegetales. Para ello usamos rasgos que reflejan mecanismos de facilitación mutuamente compatibles: cambios ambientales que causan, ya sea un aumento en la variabilidad del rasgo (es decir, un efecto de expansión) y/o un cambio en la distribución del rasgo, así como cambios que sugieren diferenciación de nicho. Estos resultados destacan la importancia de la facilitación en la modificación de la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades vegetales, e indican que la facilitación puede ocurrir a través de efectos combinados sobre el filtro que ejerce el medio ambiente y la diferenciación de nicho, con una fuerte dependencia del contexto ambiental de cada mecanismo (SCHÖB *et al.*, 2012).

Uno de los aspectos estudiados es si las interacciones bióticas pueden dar forma a la estructura filogenética de la comunidad, ya que no sabemos cómo se ve afectada por los efectos entre especies

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

clave. De la mayor diversidad filogenética de la comunidad gracias al efecto de plantas nodrizas dedujimos que las especies cojín funcionan como micro-refugios para otras especies, facilitando la presencia de linajes menos tolerantes al estrés en ambientes muy severos (BUTTERFIELD *et al.*, 2013).

Por otro lado, el impacto negativo de las plantas beneficiadas sobre las plantas nodriza (empeorando su estado fisiológico y su calidad reproductiva) revela el comportamiento antagonista subyacente a la interacción entre plantas cojín y especies beneficiarias, ya que estas últimas se comportan de forma similar a las interacciones parasitarias (SCHÖB *et al.*, 2014a). Semejantes efectos se han comprobado también a nivel global, con datos provenientes de multitud de sitios de alta montaña alrededor del mundo y se ha visto que cambian en importancia a lo largo de gradientes de estrés (SCHÖB *et al.*, 2014 b,c).

Es evidente que la facilitación por plantas nodriza juega un papel importante en la composición de la comunidad vegetal en ambientes severos como los de alta montaña. Aunque su efecto ha sido objeto de considerable interés, las interacciones entre especies beneficiarias mediadas por la nodriza (las llamadas interacciones indirectas) son menos conocidas. La composición de la comunidad en sistemas vegetales dominados por especies nodriza se considera generalmente como una simple consecuencia del efecto facilitador de la nodriza, a pesar de que las especies beneficiarias pueden contribuir significativamente al ensamblaje de la comunidad y de modular los efectos

directos de la nodriza. En este contexto nuestros resultados ponen de manifiesto la necesidad de considerar interacciones indirectas para comprender plenamente la dinámica de la comunidad de plantas (SCHÖB *et al.*, 2013b).

Entender los procesos que ocurren entre cojines y otras plantas vasculares, y la importancia del contexto ambiental en estos procesos es necesario para poder anticipar los efectos del cambio climático en la alta montaña. A partir de aquí, sería necesario el uso de modelos de distribución de especies, aplicar el conocimiento adquirido e incluir estos procesos en los modelos, y así predecir el efecto que el cambio climático puede tener sobre las especies y la diversidad de plantas en Sierra Nevada. Lo que queda claro es que las plantas almohadilladas juegan un papel importante en la respuesta de la diversidad vegetal del Parque Nacional de Sierra Nevada al cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

Al OAPN por financiar el proyecto ref 002/2009; al personal del Parque Nacional, por su apoyo en la cuestiones administrativas y a la guardería del Parque por su ayuda cuando ha sido necesaria. Otras personas han contribuido a llevar el proyecto adelante contribuyendo puntualmente, como Joseph Dieme, Pilar Fuentetaja, Manuela Guler, M^a José Jorquera, Petr Macek, Jana Mackova, Esteban Manrique, Richard Michalet, Francisco Padilla, Iván Prieto y Javier Toledo. A todas ellas nuestro agradecimiento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACIA. 2004. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge.
- ARMAS, C., ORDIALES, R. & PUGNAIRE, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85: 2682-2686.
- ARROYO, M.T.K., CAVIERES, L.A., PEÑALOZA, A. & ARROYO-KALIN, M.A. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology* 169: 12-129.
- BADANO, E.I. & CAVIERES, L.A. 2006. Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Biodiversity and Distributions* 12: 388-396.



PUGNAIRE, F. I. Y COLS.

«Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global»

- BADANO, E.I., JONES, C.G., CAVIERES, L.A., & WRIGHT, J.P. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* 115: 369-385.
- BARAZA, E., ZAMORA, R., HÓDAR, J. A. & GÓMEZ, J. M. 2007. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. En: Pugnaire, F.I. & Valladares, F. (eds.). *Functional Plant Ecology*, 2nd edition, pp. 481-514. CRC Press, Boca Raton, USA.
- BLANCA, G., CABEZUDO, B., CUETO, M., FERNÁNDEZ LÓPEZ, C. & MORALES TORRES, C. 2009. *Flora Vascular de Andalucía Oriental, 4 vols.* Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, Spain. (2001) *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada.* Consejería de Medio Ambiente, Granada.
- BRET-HARTE, M.S., GARCÍA, E.A., SCARÉ, V.M., WHORLEY, J.R., WAGERN, J.L., LIPPER, S.C. & CHAPIN, F.S. 2004. Plant and soils responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology* 92: 635-647.
- BROOKER, R.W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284.
- 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., KILVIDZE, Z., OLOFSSON, J., PUGNAIRE, F.I., 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.
- BUTTERFIELD, B., CAVIERES, L., CALLAWAY, R.M., COOK, B., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C., MICHALET, R., PUGNAIRE, F.I., SCHÖB, C., XIAO, S., ZAITCHIK, B., ANTHELME, F., BJÖRK, R., DICKINSON, K., GAVILÁN, R., KANKA, R., MAALOUF, J.-P., NOROOZI, J., PARAJULI, R., PHOENIX, G., REID, A., RIDENOUR, W., RIXEN, C., WIPF, S., ZHAO, L. & BROOKER, R. 2013. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters* 16: 478-486.
- CALLAWAY R.M., BROOKER, R.W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F.I., COOK, B.J., ASCHEHOUG, E.T., ARMAS, C. & NEWINGHAM, B. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress: a global experiment. *Nature* 417: 844-848.
- CALLAWAY, R.M. & HOWARD, T.G. 2007. Competitive networks, indirect interactions, and allelopathy: A microbial viewpoint on plant communities. In: Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, Murata J (eds) *Progress in Botany*, vol 69, pp 317-335. Springer Berlin Heidelberg, Berlin.
- CALLAWAY, R. M. & PUGNAIRE, F. I. 2007. Plant interactions: Facilitation. In *Functional Plant Ecology* (F.I. Pugnaire & F. Valladares, eds.), pp 435-455. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- CAVIERES, L., BROOKER, R.W., BUTTERFIELD, B., COOK, B., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F.I., SCHÖB, C., XIAO, S., ANTHELME, F., BJÖRK, R.G., DICKINSON, K.J.M., CRANSTON, B.H., GAVILÁN, R., GUTIÉRREZ-GIRÓN, A., KANKA, R., MAALOUF, J.-P., MARK, A.F., NOROOZI, J., PARAJULI, R., PHOENIX, G.K., REID, A.M., RIDENOUR, W.M., RIXEN, C., WIPF, S., ZHAO, L., ESCUDERO, A., ZAITCHIK, B.F., LINGUA, E., ASCHEHOUG, E.T. & CALLAWAY, R.M. 2013. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17: 193-202.
- CAVIERES, L.A., BADANO, E.I., SIERRA-ALMEIDA, A., GÓMEZ-GONZÁLEZ, S. & MOLINA-MONTENEGRO, M.A. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59-69.
- CHAPIN, F.S., SHAVER, G.R., GIBLIN, A.E., NADELHOFFER, K.J. & LAUNDRE, J.A. 1995. Response of Arctic tundra to experimental and observed change in climate. *Ecology* 76: 694-711.
- CHOLER, P., MICHALET, R. & CALLAWAY, R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.



Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

- DELGADO CALVO-FLORES, R., DELGADO CALVO-FLORES, G., PÁRRAGA MARTINEZ, J., GÁMIZ MARTÍN, E., SÁNCHEZ MARAÑÓN, M. & TENORIO URRÍOS, M.A. 1988. *Proyecto LUCDEME Mapa de Suelos, Güejar-Sierra 1027*. Universidad de Granada, Spain.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. 2010. Climate change impacts in alpine environments. *Geography Compass* 4: 1133-1153.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- GUISAN, A. & THEURILLAT, J.P. 2000. Assessing alpine vulnerability to climate change, a modelling perspective. *Integrated Assessment* 1: 307-320.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
- KIKVIDZE, Z., PUGNAIRE, F.I., BROOKER, R., CHOLER, P., LORTIE, C.J., MICHALET, R. & CALLAWAY, R.M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology* 86: 1395-1400.
- KLANDERUD, K. & TOTLAND, Ø. 2005. The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species. *Journal of Ecology*, 93: 493-501.
- KÖRNER, C. 2003. *Alpine Plant Life*. Springer, London, UK.
- LORITE, J. 2001. La vegetación de Sierra Nevada. En: Blanca, G. *et al.*, (eds.), *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada*, pp. 23-45. Consejería de Medio Ambiente, Granada. Spain
- MAESTRE, F.T. & REYNOLDS, J.F. 2006. Nutrient availability and atmospheric CO₂ partial pressure modulate the effects of nutrient heterogeneity on the size structure of populations in grassland species. *Annals of Botany* 98: 227-235.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- MICHALET, R., SCHÖB, C., LORTIE, C.J., BROOKER, R.W. & CALLAWAY, R.M. 2014. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Functional Ecology* 28: 75-86.
- MITCHELL, C.E., AGRAWAL, A.A., BEVER, J.D., GILBERT, G.S., HUFBAUER, R.A., KLIRONOMOS, J.N., MARON, J.L., MORRIS, W.L., PARKER, I.M., POWER, A.G., SEABLOOM, E.W., TORCHIN, M.E. & VÁZQUEZ, D.P. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., REIER, K., KLETTNER, C. & GRABHERR, G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147-156.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., DULLINGER, S., ABDALADZE, O., AKHALKATSI, M., ALONSO, J. L. B., COLDEA, G., DICK, J., ERSCHBAMER, B., FERNANDEZ CALZADO, R., GOSHN, D., HOLTEN, J. I., KANKA, R., KAZAKIS, G., KOLLÁR, J., LARSSON, P., MOISEEV, P., MOISEEV, D., MOLAU, U., MOLERO MESA, J., NAGY, L., PELINO, G., PUSCAS, M., ROSSI, G., STANISCI, A., SYVERHUSET, A. O., THEURILLAT, J.-P., THOMASELLI, M., UNTERLUGGAUER, P., VILLAR, L., VITTOZ, P. & GRABHERR, G. 2012. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336: 353-355.
- PESCADOR, D.S., DE LA CRUZ, M., ESCUDERO, A. 2014. Maintaining distances with the engineer: patterns of coexistence in plant communities beyond the patch-bare dichotomy. *New Phytologist* (en prensa).
- 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., ARMAS, C. & MAESTRE, F.T. 2011. Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments* 75: 1310-1320.



PUGNAIRE, F. I. Y COLS.

«Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global»

- PUGNAIRE, F.I., ARMAS, C. & TIRADO, R. 2002. Interacciones entre plantas de alta montaña. *Quercus* 177: 28-32.
- SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, R., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., E HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. & WALL, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- SÁNCHEZ-MARAÑÓN, M., SORIANO, M., DELGADO, G. & DELGADO, R. 2002. Soil quality in Mediterranean mountain environments: effects of land use change. *Soil Science Society of America Journal* 66: 948-958.
- SCHINNER, F. 1982. Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. *Plant and Soil* 65: 87-94.
- SCHÖB C., ARMAS, C., GULER, M., PRIETO, I. & PUGNAIRE, F.I. 2013a. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology* 101: 753-762.
- SCHÖB C., PRIETO, I., ARMAS, C. & PUGNAIRE, F.I. 2014a. Consequences of facilitation: one plant's benefit is another plant's cost. *Functional Ecology* 28: 500-508.
- SCHÖB, C., ARMAS, C. & PUGNAIRE, F.I. 2013b. Direct and indirect interactions co-determine species composition in nurse plant systems. *Oikos* 122: 1371-1379.
- SCHÖB, C., BUTTERFIELD, B.J. & PUGNAIRE, F.I. 2012. Foundation species and trait-based community assembly. *New Phytologist* 196: 824-834.
- SCHÖB, C., CALLAWAY, R.M., ANTHELME, F., BROOKER, R., CAVIERES, L., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F.I., XIAO, S., CRANSTON, B., GARCIA, M.-C., HUPP, N., LLAMBI, L.D., LINGUA, E., REID, A., LIANG, Z. & BUTTERFIELD, B. 2014b. The context-dependence of beneficiary feedback effects on benefactors in plant facilitation. *New Phytologist* (en prensa).
- SCHÖB, C., MICHALET, R., CAVIERES, L., PUGNAIRE, F.I., BROOKER, R.W., BUTTERFIELD, B.J., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Xiao, S, Al Hayek, P., Anthelme, F., Cranston, B.H., García, M.-C., Le Bagousse-Pinguet, Y., Reid, A.M., le Roux, P.C., Lingua, E., Nyakatya, M.J., Touzard, B., Zhao, L. & Callaway, R.M. 2014c. A global analysis of bi-directional interactions in alpine communities shows facilitators experiencing strong reciprocal fitness costs. *New Phytologist* 202: 95-105.
- SHEVTSOVA, A., HAUKIOJA, E. & OJALA, A. 1997. Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea* to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos* 78: 440-458.
- SEASTEDT, T.R., WALKER, M.D. & BRYANT, D.M. 2001. Controls on decomposition processes in alpine tundra. *Structure and Functioning of an Alpine Ecosystem – Niwot Ridge, Colorado* (eds W.D. Bowman & T.R. Seastedt), pp. 222-235. Oxford University Press, Oxford, GB.
- SIMBERLOFF, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9: 912-919.
- VILÀ, M., WILLIAMSON, M. & LONSDALE, M. 2004. Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasions* 6: 59-69.
- WALTHER G.-R., BEISSNER S. & BURGA C.A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- WIPF, S., RIXEN, C., MULDER, C.P.H. 2006. Advanced snowmelt causes shift toward positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12:1-11.
- ZAMORA, R., GARCÍA FAYOS, P. & GÓMEZ-APARICIO, L. 2004. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. (ed.). *Ecología del bosque Mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 371-393. Editorial Parques Nacionales. Madrid.

