

Facilitación de la regeneración de *Quercus ilex* en dehesas ibéricas por dos especies contrastadas de matorral: jara y retama

Moreno, G.,* Rolo, V.

Grupo de Investigación Forestal. Universidad de Extremadura, 10600 Plasencia

*e-mail: gmoreno@unex.es

Resumen

Se ha inventariado la densidad de plántulas y brinzales de *Quercus ilex* en 40 dehesas del Oeste español. En cada finca se evaluaron 2 parcelas de características similares, pero diferenciadas por la presencia o ausencia de cobertura arbustiva. En 20 fincas la parcela con matorral presentaba *Cistus ladanifer* (50-100% cobertura; sistema radicular somero) y en el resto de las fincas estaba presente *Retama sphaerocarpa* (20-60% cobertura; sistema radicular profundo). En cada una de las 80 parcelas se realizaron 4 transectos de ~ 300 m x 2 m en 4 fechas (primavera y otoño de 2007 y 2008). En una finca de cada tipo se sembraron bellotas en 4 micro-hábitats: pasto abierto, bajo encina, bajo matorral, bajo encina+matorral. Se sembraron, protegidas de herbívoros y roedores, 6 bloques de 50 bellotas por finca y micro-hábitat, realizando el seguimiento de supervivencia de plántulas durante 2 años. Las 2 especies de matorral mostraron un efecto facilitador para la regeneración de las encinas, pero su efecto positivo se sustenta en diferentes mecanismos. Mientras que la jara parece favorecer sobre todo la protección y dispersión de las semillas, la retama favorece sobre todo la supervivencia a largo plazo de las plántulas emergidas.

1. Introducción

La escasez de regeneración y la muerte gradual del arbolado comprometen la persistencia a largo plazo de las dehesas ibéricas (Moreno and Pulido, 2009). Trabajos recientes concluyen que la escasez de sitios seguros, en particular la falta de vegetación arbustiva, es la principal causa de la ausencia de regeneración del arbolado (Pulido and Díaz, 2005; Smit *et al.*, 2008; Pulido *et al.*, 2010, Plieninger *et al.*, 2010).

Pero, ¿pueden todas las especies de matorral ser interpretadas como sitios seguros?, o por el contrario, los efectos varían entre las diferentes especies arbustivas, que en muchos casos presentan hábitos de crecimiento (y usos de recursos) muy contrastados (Gómez-Aparicio, 2009). En el caso de existencia de un efecto positivo, ¿se debe más a un efecto facilitador por parte de la especie arbustiva, con incremento de la disponibilidad de recursos para la plántula o mejora de microclima (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Puerta Piñeiro *et al.*, 2006; Eldridge *et al.*, 2011) o refugio de dispersadores (Gómez *et al.*, 2009; Muñoz *et al.*, 2009; Perea *et al.*, 2011), o acaso se trata simplemente de una protección física frente a herbívoros (Smit *et al.*, 2006). Finalmente, cabe preguntarse si el balance de las interacciones arbusto-plántula varía con el desarrollo de esta última. Aquellas especies arbustivas cuyos rasgos edáficos contribuyen a la competición y los aéreos a la facilitación, podrían ser beneficiosos para los estadios iniciales (plántula), pero perjudiciales para los estadios posteriores (brinzales) (Sthultz *et al.*, 2007).

En este trabajo se evalúa el efecto de la jara (*Cistus ladanifer*) y la retama (*Retama sphaerocarpa*) en la regeneración a corto y medio plazo de la encina (plántulas y brinzales, respectivamente) en dehesas de la provincia de Cáceres. Se evalúan estas dos especies arbustivas por tratarse de las más abundantes en las dehesas ibéricas, y por presentar rasgos estructurales, morfológicos, y funcionales muy contrastados (Tabla 1). Estudiando diferentes estadios del regenerado, más que inferir el fallo de regeneración a partir de la estructura de edades de la población, nos permite explicar los procesos que han determinado la estructura poblacional que encontramos hoy día en la dehesa. Las preguntas concretas que se plantean:

- ¿son los efectos del matorral dependiente de la especie?
- ¿se debe el efecto del matorral a la protección física de las bellotas y plántulas, o a una acción positiva sobre el microclima y/o recursos disponibles para las plántulas?
- ¿es el efecto del matorral sobre el regenerado de encina consistente temporalmente (de plántula a brinzal)?

Tabla 1. Rasgos funcionales descritos en la literatura de las especies leñosas estudiadas

Rasgo funcional	ENCINA	JARA	RETAMA
Sistema Radicular	Profundo y extendido	Superficial	Dual
Estrategia Regenerativa	Mixto: rebrote y germinación	Germinadora	Rebrotadora
Respuesta al Déficit Hídrico	Cierre estomático Ajuste de la superficie foliar Vulnerable a la cavitación	Ajuste de la superficie foliar Resistente a cavitación	Dependencia agua profunda Vulnerable a la cavitación
Procesos Hidrológicos	Bombeo Hidráulico moderado; LAI= 2,9 - 6	LAI= 3,8	Bombeo Hidráulico Intenso; LAI ~ 0
Procesos bioquímicos	C:N (hoja) = 46 Mejora K (lavado), N (M.O.), Ca y Mg (bombeo)	C:N (hoja) = 113 Mejora P y K Compuestos Alelopáticos	C:N (hoja) = 80,6 Leguminosa; Fijación N
Efectos sobre producción de pasto	Variable, dependiente de la disponibilidad hídrica)	Consistentemente Negativo	Consistentemente Positivo

— ¿es el efecto del matorral sobre el regenerado de encina consistente espacialmente (pequeña a gran escala)?

2. Material y métodos

En este estudio se ha inventariado la densidad de plántulas y brinzales de *Quercus ilex* en 40 dehesas del Oeste español (40° 02'N; 06°06'W; altitud 400-500 m; pendientes 3-5%), asentadas sobre suelos ácidos de tipo Luvisol crómico y Cambisol dístico (IUSS Working Group WRB 2006). En promedio, la precipitación anual se sitúa en torno a los 550 mm y la temperatura media anual en torno a los 15.5 °C. La vegetación consiste en dehesas de *Quercus ilex* (20-30 árboles ha⁻¹), con pastos anuales y localmente colonizadas bien por *Cistus ladanifer* (cobertura media 77.5 ± 2.8%, altura 1.9 ± 0.1 m, edad (anillos) 12.4 ± 0.7) o por *Retama sphaerocarpa* (34.0 ± 2.9%, 1.8 ± 0.1 m, 11.0 ± 0.7; respectivamente).

En cada una de las 40 fincas se evaluaron 2 parcelas adyacentes de características similares (topográficas, edáficas y de cobertura arbórea), pero con diferencias en la presencia o ausencia de cobertura arbustiva (parcela matorralizada y control, respectivamente). En la mitad de las fincas la parcela con matorral presentaba *Cistus ladanifer* (50-100% cobertura; sistema radicular somero) y en el resto de las fincas estaba presente *Retama sphaerocarpa* (20-60% cobertura; sistema radicular profundo). En cada una de las 80 parcelas se realizaron 4 transectos de ~ 300 m x 2 m (incluyendo en el recorrido 10 encinas), correspondientes a otras tantas fechas (primavera y otoño de 2007 y 2008). Se anotaba las plántulas nacidas en el año (con la bellota aún adherida), los brinzales pequeños (< 30 cm de altura, pero con evidencia de al menos más de 1 año de crecimiento) y los brinzales grandes (> 30 cm altura).

A menor escala, en una finca de cada tipo, se sembraron bellotas, protegidas de herbívoros y roedores, para hacer un seguimiento de las plántulas emergidas durante el año 2009. Se compararon cuatro micro-hábitats diferentes: pasto abierto, bajo encina (ambas en parcela control), bajo matorral, bajo encina+matorral (ambas en parcela matorralizada). Se sembraron seis bloques de 50 bellotas por finca y micro-hábitat. En cada bloque se midió la temperatura y humedad del aire (micro-dataloggers, PCE-HT71, PCEInstruments) cada 30 minutos, la humedad edáfica (0-40 cm) cada 15 días con varillas de TDR (Tektronix 1502C, Tektronix UK Ltd), la radiación disponible (fotografía hemisférica; Valladares & Guzmán 2006). Al conjunto de plántulas vivas se le midió la eficiencia fotoquímica (FV/Fm; mMulti-Mode Chlorophyll Fluorometer; OS5p; ADC Bioscientific), la altura (cm), la superficie foliar por unidad de masa foliar (SLA, cm²/g) y por unidad de masa de planta (LAR, cm²/g) y densidad de tallo (g/cm³).

3. Resultados y discusión

Ambas especies afectaron en alguna medida al microclima (*Tabla 2*). La jara afectó negativamente a la humedad del suelo y redujo a menos de la mitad la radia-

ción disponible, mientras que la retama que redujo ligera pero significativamente la temperatura del aire, redujo sólo la radicación en un 40%. Los efectos fueron similares pero de menor intensidad que los producidos por la encina, salvo para la humedad, que la jara tuvo un efecto más negativo, y la retama ligeramente positivo. Las plántulas crecidas bajo jara y retama presentaron hojas menos esclerófilas (mayor LAR) y mayor eficiencia fotoquímica que las crecidas en el pastizal abierto, respondiendo a la reducción de la radicación (igual efecto observado en las plantas crecidas bajo las encinas; *Tabla 2*).

La supervivencia de las plántulas varió de nuevo significativamente entre hábitats, siendo menor bajo jara (40%) que bajo arbolado (75-80%), pero marginalmente superior que en el pastizal abierto (<20%). En las dehesas con retama, la supervivencia también fue superior bajo arbolado (55-65%) que en pastizal abierto (<30%), pero bajo retama fue aún superior, llegando a ser del orden del 90% durante el primer verano (*Figura 1*).

Tabla 2. Valores medios (\pm error estándar) de las variables microclimáticas y rasgos morfológicos y funcionales de las plántulas crecidas bajo matorral, árbol, árbol+matorral o pastizal abierto en dehesas con jara o retama. Letras diferentes indican diferencias significativas entre micro-hábitats ($P < 0.05$).

Dehesas con Jara					Efecto del Microhábitat	
A. Microclima	Arbusto	Árbol-Arbust	Pastizal	Árbol	F_{df-n}	valor P
Temp., °C	28.3 \pm 0.2a	27.4 \pm 0.14b	28.43 \pm 0.19a	27.57 \pm 0.14b	10.0 ³⁻⁸⁶⁸⁰	<0.001
VPD, kPa	2.4 \pm 0.03a	2.1 \pm 0.03b	2.40 \pm 0.04a	2.11 \pm 0.03b	27.4 ³⁻⁸⁶⁸⁰	<0.001
Radiación, %	45.0 \pm 1.6ab	39.8 \pm 2.45b	76.27 \pm 2.02a	33.23 \pm 3.67b	17.0 ³⁻²⁴	<0.001
Hum. Edafic., %	18.9 \pm 1.0c	22.2 \pm 0.98a	22.16 \pm 0.98ab	21.11 \pm 0.98bc	2.4 ³⁻⁶⁰	0.073
B. Rasgos Morfológicos y Funcionales						
Altura (cm)	5.95 \pm 0.24	5.91 \pm 0.28	5.88 \pm 0.45	5.55 \pm 0.2	0.65 ³⁻²²¹	0.581
Densidad tallo	0.63 \pm 0.03	0.66 \pm 0.04	0.73 \pm 0.04	0.68 \pm 0.02	1.2 ³⁻⁴⁰	0.319
SLA (cm ² /g)	212.7 \pm 8.8a	222.8 \pm 14.7a	175 \pm 6.7b	201.4 \pm 7.0a	3.8 ³⁻⁴⁰	0.017
LAR (cm ² /g)	149.7 \pm 13.6	152.9 \pm 15.0	129.8 \pm 7.4	151.2 \pm 9.6	0.9 ³⁻⁴⁰	0.441
F_V/F_m	0.80 \pm 0.01a	0.79 \pm 0.01ab	0.75 \pm 0.01c	0.78 \pm 0.01b	18.1 ³⁻²²⁹	<0.001
Dehesas con Retama					Efecto del Microhábitat	
A. Microclima	Arbusto	Árbol-Arbust	Pastizal	Árbol	F_{df-n}	valor P
Temp., °C	25.73 \pm 0.24b	26.11 \pm 0.23b	26.91 \pm 0.23a	26.10 \pm 0.3b	6.3 ³⁻⁵⁹⁴⁴	0.002
VPD, kPa	2.17 \pm 0.05	2.22 \pm 0.04	2.28 \pm 0.04	2.08 \pm 0.04	1.6 ³⁻⁵⁹⁴⁴	0.208
Radiación, %	58.23 \pm 4.04ab	44.08 \pm 2.55b	84.37 \pm 2.98a	45.08 \pm 4.07b	16.2 ³⁻²⁴	0.001
Hum. Edafic, %	20.49 \pm 0.96	20.03 \pm 0.96	19.71 \pm 0.96	19.62 \pm 0.96	0.17 ³⁻⁶⁰	0.918
B. Rasgos Morfológicos y Funcionales						
Altura (cm)	7.70 \pm 0.83a	5.83 \pm 0.58b	5.62 \pm 0.3b	4.1 \pm 0.6c	3.6 ³⁻²⁴⁶	0.014
Densidad tallo	0.66 \pm 0.03b	0.73 \pm 0.03a	0.73 \pm 0.02a	0.67 \pm 0.03ab	2.3 ³⁻⁴⁰	0.089
SLA (cm ² /g)	199.5 \pm 10.6a	187.1 \pm 8.3ab	157.6 \pm 2.6b	193.6 \pm 7.0ab	4.4 ³⁻⁴⁰	0.009
LAR (cm ² /g)	151.5 \pm 5.7a	142.2 \pm 9.9ab	120.1 \pm 2.8b	150.1 \pm 8.7a	2.7 ³⁻⁴⁰	0.059
F_V/F_m	0.76 \pm 0.01a	0.79 \pm 0.01a	0.75 \pm 0.01b	0.77 \pm 0.02a	3.1 ³⁻²⁴³	0.026

NOTA: SLA: calculado como la relación entre superficie y peso (seco) foliar; LAR: calculado como la relación entre superficie foliar y el peso de la planta. Densidad de tallo expresada en g/cm³.

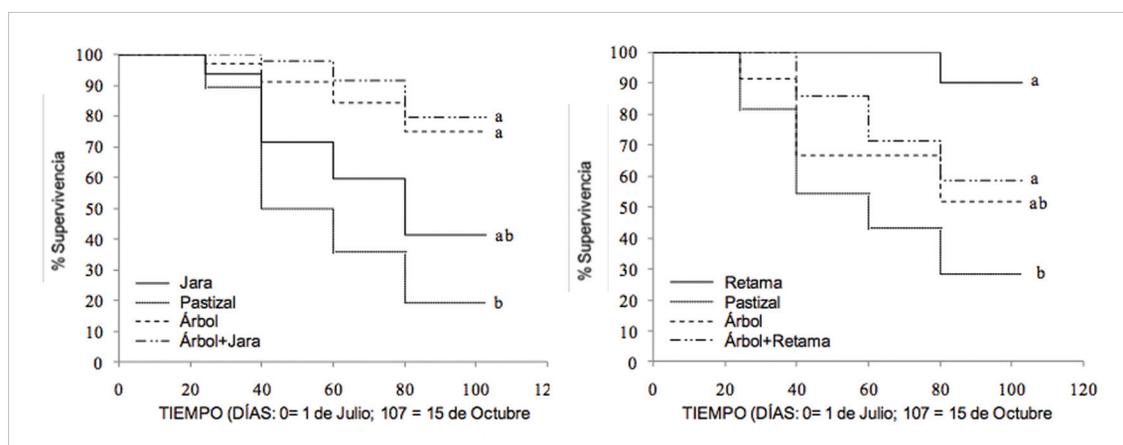


Figura 1. Curva acumulada de mortalidad (%) de las plántulas emergidas bajo árbol, arbusto, árbol+arbusto y pastizal abierto en fincas con presencia de jara o retama. Letras diferentes señalan las diferencias significativas entre micro-hábitats ($P < 0.05$), analizadas mediante el test de Kaplan-Meier.

El inventario mostró que la presencia de la jara tiene un efecto positivo en la emergencia de las plántulas, con mayor densidad de plántulas en las parcelas matorralizadas que en las parcelas de control (*Tabla 3*). Las diferencias entre jara y pastizal se mantuvieron más o menos estables en los sucesivos estados de desarrollo (hasta brinjal grande), mientras que las diferencias entre árbol y pastizal se fueron estrechando hasta prácticamente igualarse.

La presencia de retama tuvo un efecto nulo sobre la densidad de plántulas emergidas, no observándose ningún efecto en la supervivencia a corto plazo. En cambio, la densidad de brinzales bajo retama aumentó muy significativamente respecto al pastizal en los estadios de brinjal (*Tabla 3*).

4. Discusión

La cobertura, generalmente alta, que presentan los jarales, parece reducir la intensidad de consumo de bellotas por los herbívoros (domésticos o silvestres) y/o favorecer la actividad de los dispersantes (roedores), por lo que la densidad de plántulas emergidas es mayor bajo las jaras que en el pastizal abierto. Sin embargo no parece que la jara tenga ningún efecto facilitador posterior, pues la diferencia de densidad se mantiene en las etapas siguientes, indicando que la supervivencia es similar bajo la jara que lejos de ella. Teniendo presente que la jara reduce de forma muy significativa la producción del pasto (Rivest *et al.*, 2011), por la competencia que ejerce por el agua y el nitrógeno edáfico (se encuentran valores menores bajo jara que en zonas inmediatamente adyacentes (< 5 m distancia); Rolo *et al.*, 2011), muy probablemente también reduce la supervivencia de las plántulas de las encinas, como ha constatado Núñez *et al.*, (2003) en parcelas de exclusión de grandes herbívoros/ rromoneadores. En nuestro estudio, parece que la protección física que ejerce la jara

Tabla 3. Valores medios (\pm error estándar) de la densidad de plántulas y brinzales encontradas bajo árbol, arbusto, árbol+arbusto y pastizal abierto en fincas con presencia de jara o retama, comparados mediante Modelos Lineales Mixtos Generales, con Sitio y Año como variables aleatorias, y Densidad del estado previo como covariable. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

		Efecto principal			Num/100m ²	
		χ^2	d.f	valor <i>P</i>	Jara	Retama
Plántulas Emergidas	Tipo	8.3	1	0.004	2.5 \pm 0.5	1.6 \pm 0.5
	Microhábitat (Type)	142.9	6	< 0.001		
	Pastizal abierto				0.2 \pm 0.1c	0.2 \pm 0.1c
	Árbol				2.7 \pm 0.6a	1.6 \pm 0.9b
	Arbusto				0.6 \pm 0.3b	0.3 \pm 0.1c
	Árbol+Arbusto				6.5 \pm 1.8a	4.4 \pm 1.5a
Plántulas Vivas en Otoño	Tipo	8.4	1	0.003	1.2 \pm 0.3	0.7 \pm 0.3
	Microhábitat (Type)	69.0	6	< 0.001		
	Pastizal abierto				0.1 \pm 0.1c	0.1 \pm 0.1b
	Árbol				0.8 \pm 0.2b	1.0 \pm 0.6a
	Arbusto				0.3 \pm 0.2b	0.1 \pm 0.1b
	Árbol+Arbusto				3.5 \pm 1.1a	1.9 \pm 0.9a
Microhábitat (Type) Brinzales Pequeños	Tipo	11.3	1	< 0.001	1.1 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1
	Microhábitat (Type)	96.9	6	< 0.001		
	Pastizal abierto				0.1 \pm 0.1c	0.1 \pm 0.1c
	Árbol				0.6 \pm 0.1b	0.2 \pm 0.1b
	Arbusto				0.4 \pm 0.1b	0.7 \pm 0.2a
	Árbol+Arbusto				3.5 \pm 0.8a	1.2 \pm 0.4a
Brinzales Grandes	Tipo	0.2	1	0.621	1.6 \pm 0.2	2.4 \pm 0.3
	Microhábitat (Type)	127.2	6	< 0.001		
	Pastizal abierto				0.6 \pm 0.2c	1.0 \pm 0.2c
	Árbol				1.3 \pm 0.2b	0.8 \pm 0.2bc
	Arbusto				1.3 \pm 0.8b	5.1 \pm 0.9a
	Árbol+Arbusto				2.2 \pm 0.3a	2.8 \pm 0.4b

frente a estos grandes herbívoros compensaría las pérdidas de las plántulas por la mayor competencia ejercida por la jara frente al pastizal anual de la dehesa, de forma que las diferencias de reclutamiento inicial a favor de la jara se mantienen hasta el estado de brinzal grande (> 30 cm altura).

La retama, que crece de forma menos densa, parece ser menos eficiente en la atracción de los dispersantes de las bellotas que la jara, de forma que el reclutamiento inicial no se incrementa con la presencia de retama respecto al pastizal abierto, al contrario de lo que ocurría con la jara. Aunque en el ensayo de siembra controlada se encontró mejor supervivencia de las plántulas que en el resto de hábitats, en el inventario realizado a mayor escala no se detectó ningún efecto positivo en la supervivencia a corto plazo. Creemos que la mayor cantidad de pasto crecido bajo las retamas (Rivest *et al.*, 2011; Pugnaire *et al.*, 2006) podría suponer una atracción para los herbívoros que destruirían algunas plántulas, pérdida que se vería compensada por la facilitación que tiene la retama (mayor humedad y nitrógeno edáfico que en las zonas inmediatamente adyacentes sin retama; Rolo *et al.*, 2011) para las plántulas de enci-

nas. Este efecto facilitador se confirma a largo plazo, encontrando una densidad de brinzales grandes muy superior bajo retama.

5. Conclusiones

Se concluye que ambas especies de matorral tienen un efecto facilitador para la regeneración de las encinas en las dehesas ibéricas, pero su efecto positivo se sustenta en diferentes mecanismos. Mientras que la jara parece favorecer sobre todo la protección y/o dispersión de las semillas, la retama favorece sobre todo la supervivencia a largo plazo de las plántulas emergidas.

6. Agradecimientos

Plan Nacional de Investigación (AGL 2006-09435) y Plan Extremeño de Investigación (PRI07C044) financiaron este estudio. Junta de Extremadura y Fondo Social Europeo financiaron la beca de Víctor Rolo. Junta de Extremadura y Fondo Europeo de Desarrollo Regional financiaron y al Grupo de Investigación Forestal de la UEX.

7. Bibliografía

- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14: 709–722.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W., 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155: 529–537.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interaction in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across lifeforms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1202–1214.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R., Boettinger, J., 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191–198.
- Moreno, G., Pulido, F.J., 2009. The functioning, management and persistence of Dehesas. In: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J. and Mosquera-Losada, M.R. (eds.), *Agroforestry in Europe, current status and future prospects, advances in agroforestry*: 127–160. Springer, Heidelberg.
- Muñoz, A., Bonal, R., Díaz, M., 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10: 151–160.
- Núñez, J.J., Pulido, F., Moreno, G., 2003. The role of shrubs in holm oak regeneration: dissecting competitive vs. facilitative effects in dry Mediterranean environment. International Symposium on Sustainability of Dehesas, Montados and Other. *Agosilvopastoral Systems. European Society of Soil Conservation*. Cáceres.

- Perea, R., San Miguel, A., Gil, L., 2011. Acorn dispersal by rodents: the importance to redispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12: 432–439.
- Plieninger, T., Rolo, V., Moreno, G., 2010. Large-scale patterns of *Quercus ilex*, *Quercus suber* and *Quercus pyrenaica* regeneration in Central-Western Spain. *Ecosystems* 13: 644–660.
- Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., Zamora, R., 2006. Species specific effects on topsoil development affect *Quercus ilex* seedling performance. *Acta Oecologica* 28: 65–71.
- Pulido, F., Díaz, M., 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole cycle approach. *Ecoscience* 12: 92–102.
- Pulido, F., García, E., Obrador, J., Moreno, G., 2010. Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47: 1272–1281.
- Rivest, D., Rolo, V., López-Díaz, M.L., Moreno, G., 2011. Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141: 447–454.
- Rolo, V., López-Díaz, M.L., Moreno, G., 2011. Shrubs affect soil nutrients availability with contrasting consequences for pasture understory and tree overstory production and nutrient status in Mediterranean grazed open woodlands. *Nutrient Cycling Agroecosystems* 93: 89–102.
- Smit, C., den Ouden, J., Díaz, M., 2008. Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19: 193–200.
- Smit, C., Den Ouden, J., Müller-Schärer, H., 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43: 305–312.
- Sthultz, C.M., Gehring, C.A., Whitham, T.G., 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist* 173: 135–145.
- Valladares, F., Guzmán, B., 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm-oak woodland. *Annals of Forest Science* 63: 749–761.
- Pugnaire, F., Haase, P., Puigdefábregas, J., 1996. Facilitation between higher plant species in a semi-arid environment. *Ecology* 77: 1420–1426.