

Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos

S. Soliveres^{1,2}

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología (E.S.C.E.T.), Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E-28933, España.

(2) Instituto de Recursos Naturales, Centro de Ciencias Medioambientales, MNCN, CSIC, Serrano 115, E-28006 Madrid.

➤ Recibido el 29 de julio de 2011, aceptado el 1 de agosto de 2011.

Soliveres, S. (2011). Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 20(2-3):121-128.

Gran parte de la literatura científica reciente concerniente a las interacciones positivas entre plantas ha venido inspirada por la Hipótesis del Gradiente de Estrés (**Fig. 1**; Bertness y Callaway, 1994), la cual predice un aumento en la frecuencia de las interacciones facilitativas frente a las competitivas a medida que el estrés abiótico o las perturbaciones aumentan. Sin embargo, esta hipótesis ha encontrado numerosas excepciones que ponen en duda la generalidad de sus predicciones. Así, resultados obtenidos cuando se evalúa la actividad vegetal con diferentes parámetros, se estudian niveles extremadamente altos de estrés o se consideran de forma simultánea distintos factores de estrés, contradicen las predicciones de la Hipótesis del Gradiente de Estrés (revisado en Maestre et al., 2009). Además, las interacciones planta-planta son altamente específicas, independientemente del nivel de estrés en el que ocurran (Callaway, 2007). Esto hace pensar que los diferentes rasgos ecológicos de las especies que interactúan (Liancourt et al., 2005) o sus relaciones evolutivas (Castillo et al., 2010) son moduladores fundamentales del resultado de estas interacciones.



Figura 1. Las interacciones positivas entre plantas se evidencian en esta imagen, donde se observan individuos de la herbácea *Austrostipa scabra* reclutando bajo un arbusto adulto pero no en áreas libres de vegetación. Foto tomada en un bosque abierto de *Eucalyptus populnea* en Nyngan, Australia.

Aunque hemos aprendido mucho sobre los distintos mecanismos de facilitación y los factores que afectan al signo final de las interacciones entre plantas, aún nos quedan muchas preguntas por resolver. Por ejemplo, es muy probable que los cambios en la cantidad y patrón temporal de las precipitaciones predichos en los futuros escenarios de cambio climático tengan efectos profundos sobre la vegetación de los ecosistemas semiáridos (e.g. Miranda et al., 2009). Por tanto, es fundamental estudiar cómo las interacciones planta-planta van a verse afectadas por estos cambios, o cómo pueden mitigar estos cambios aumentando la resiliencia del ecosistema. Por otro lado, aunque sabemos que las distintas fases ontogenéticas y las condiciones ambientales afectan a las interacciones entre plantas, poco sabemos de la interacción entre ambos factores o su importancia relativa, y lo mismo ocurre con el efecto conjunto de las relaciones evolutivas entre especies y el clima. Además, a pesar de los numerosos estudios realizados para evaluar las interacciones planta-planta bajo niveles diferentes de estrés abiótico o herbivoría de forma separada, muy pocos trabajos han evaluado el efecto conjunto que la interacción entre ambos tipos de estrés produce sobre estas interacciones (Smit et al., 2009). A nivel de comunidad, la inmensa mayoría de estudios sólo consideran la expansión de nicho (sensu Bruno et al., 2003), pero no así el efecto indirecto que la mayor disponibilidad y heterogeneidad en los recursos encontrada bajo las plantas nodriza puede ejercer sobre la diversidad vegetal mediante cambios en las redes de interacciones entre sus plantas vecinas (Brooker et al., 2008). Por último, estudios recientes utilizan el patrón filogenético de una comunidad para inferir la dominancia relativa de las condiciones ambientales o las interacciones bióticas en el ensamblaje de las especies que forman dicha comunidad. Sin embargo, y a pesar de que es muy probable que ambos factores interactúen, hasta la fecha no se ha considerado como ambos factores pueden afectar conjuntamente dicho patrón filogenético, y las consecuencias que esto puede tener en su interpretación.

Responder a todas estas cuestiones es el objetivo de esta tesis, el cual se resume en evaluar el efecto de distintos niveles de estrés, tanto biótico como abiótico, en el resultado de las interacciones entre pares de especies vegetales, estudiando también cómo estas interacciones y los factores climáticos afectan a la diversidad local de especies y a la estructura filogenética de las comunidades vegetales en medios semiáridos. Para ello, se realizaron diferentes experimentos manipulativos y observacionales, centrados prácticamente en su totalidad en los espartales de *Stipa tenacissima* situados en el centro y sudeste Peninsular (**Fig. 2**; ver Maestre et al., 2007 para una descripción detallada de estos ecosistemas).

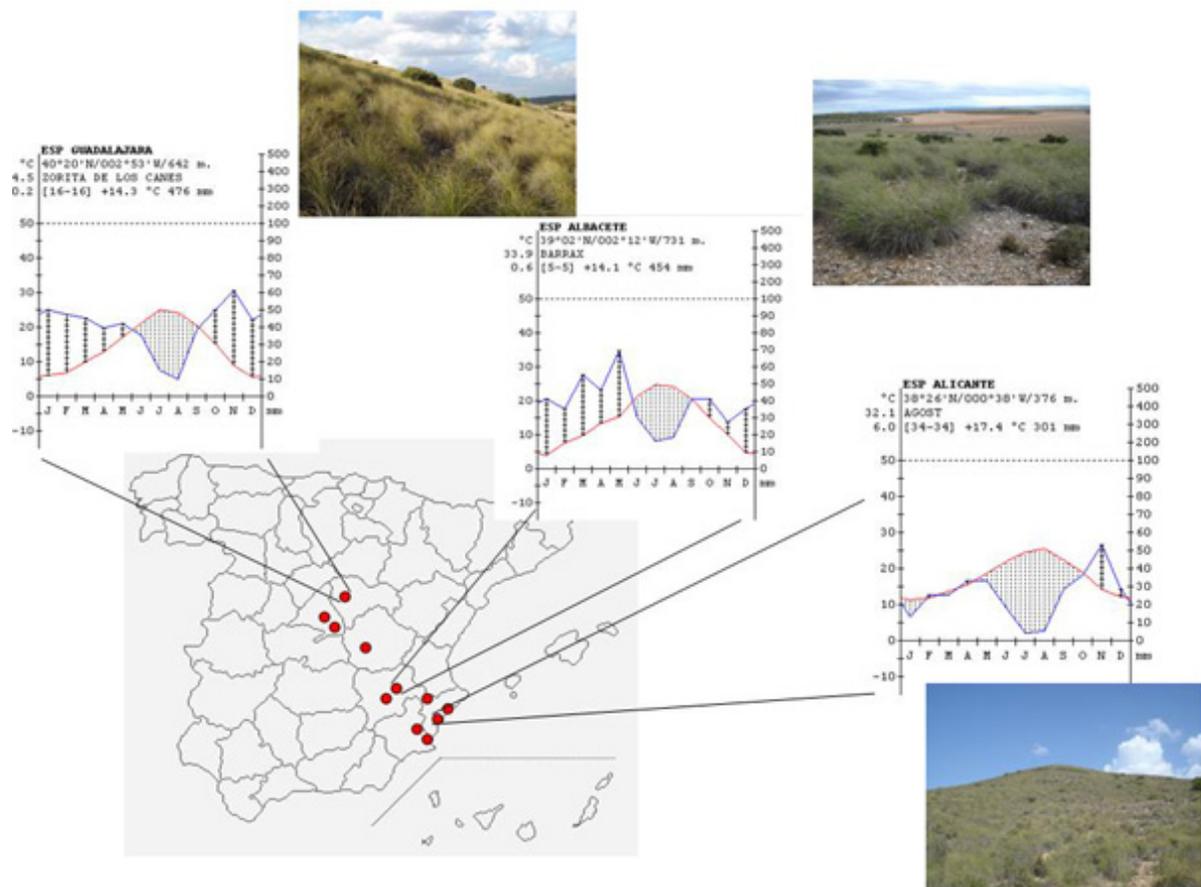


Figura 2. Distribución aproximada de las parcelas utilizadas a lo largo del gradiente ambiental utilizado para estudiar la respuesta de las interacciones planta-planta a distintas condiciones ambientales. El diagrama ombroclimático (Fuente: www.globalbioclimatics.org) y una imagen general de los dos extremos del gradiente junto a una posición intermedia aparecen mostrados en la figura.

Los resultados obtenidos apuntan a que –por orden de importancia– la herbivoría, las características ecológicas de las especies implicadas (deducidas tanto a partir de la tolerancia a distintos factores de estrés o fases ontogenéticas como de su historia evolutiva) y, por último, las condiciones climáticas y sus interacciones con los factores anteriormente mencionados, son los factores clave que definen el signo y la intensidad de las interacciones entre pares de especies vegetales. Los trabajos presentados en esta tesis apuntan a la disponibilidad de luz y a la intolerancia a la sombra de las especies beneficiarias, o de sus distintas fases ontogenéticas, como un factor de gran importancia a la hora de definir dichas interacciones y su relación con la disponibilidad hídrica (**Fig. 3**). Por otro lado, se ha demostrado que el patrón temporal, y no sólo la cantidad, de lluvia es algo importante a considerar si queremos entender la evolución de estas interacciones a lo largo de gradientes ambientales, o su respuesta frente a futuros escenarios climáticos (Knapp et al., 2008). Mientras que el aumento de aridez puede conllevar un aumento de la competencia entre las especies estudiadas, el incremento de los eventos de lluvia torrencial puede acelerar la segregación de nicho entre las especies implicadas, reduciendo este efecto competitivo (**Fig. 4**). Los efectos del aumento de aridez y los eventos torrenciales dependerán de las tolerancias relativas a la sombra y a la sequía de la especie beneficiaria, y de la posibilidad de que se produzca una segregación de nicho efectiva entre las especies implicadas (Knapp et al., 2008).

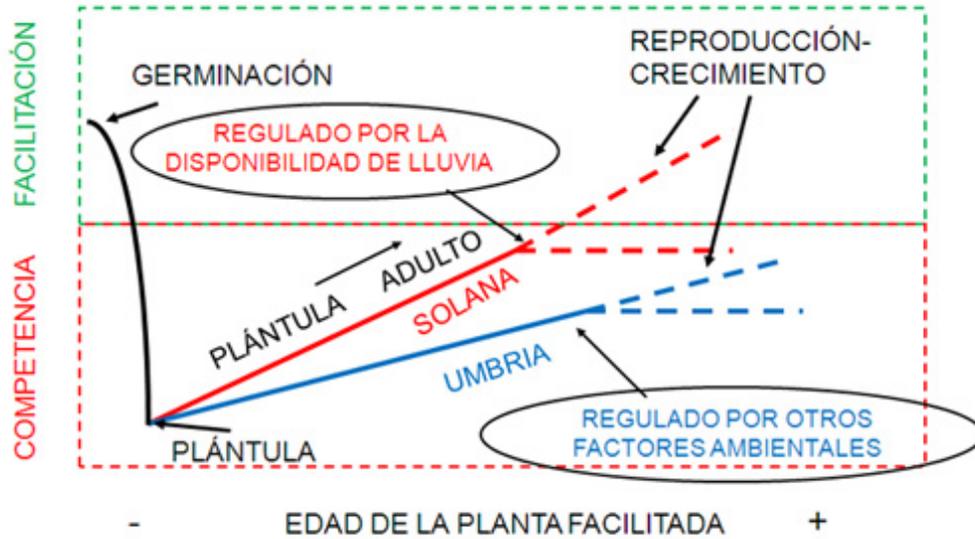


Figura 3. Esquema conceptual donde se resumen los resultados obtenidos en el estudio sobre cambios en la interacción entre el arbusto *Lepidium subulatum* (facilitada) y la herbácea *Stipa tenacissima* (nodriza) a lo largo de las distintas fases ontogenéticas del primero (señaladas en el esquema). Las interacciones positivas son aquellas localizadas en la caja verde, mientras que las de competencia son aquellas en la caja roja (ambas con líneas discontinuas). El experimento se realizó en dos laderas con condiciones ambientales contrastadas (solana y umbría; señaladas en rojo y azul, respectivamente). El esquema muestra una interacción claramente positiva durante el momento de la germinación, que vira a negativa en estadios tempranos del desarrollo de *L. subulatum*. A medida que las plántulas de *L. subulatum* van creciendo estas interacciones de vuelven más positivas o neutras, el signo de éstas interacciones va a depender de la cantidad de lluvia caída o de otros factores ambientales, según la ladera en la que se encuentren. Una descripción detallada de este experimento y sus resultados se puede encontrar en Soliveres et al., 2010.

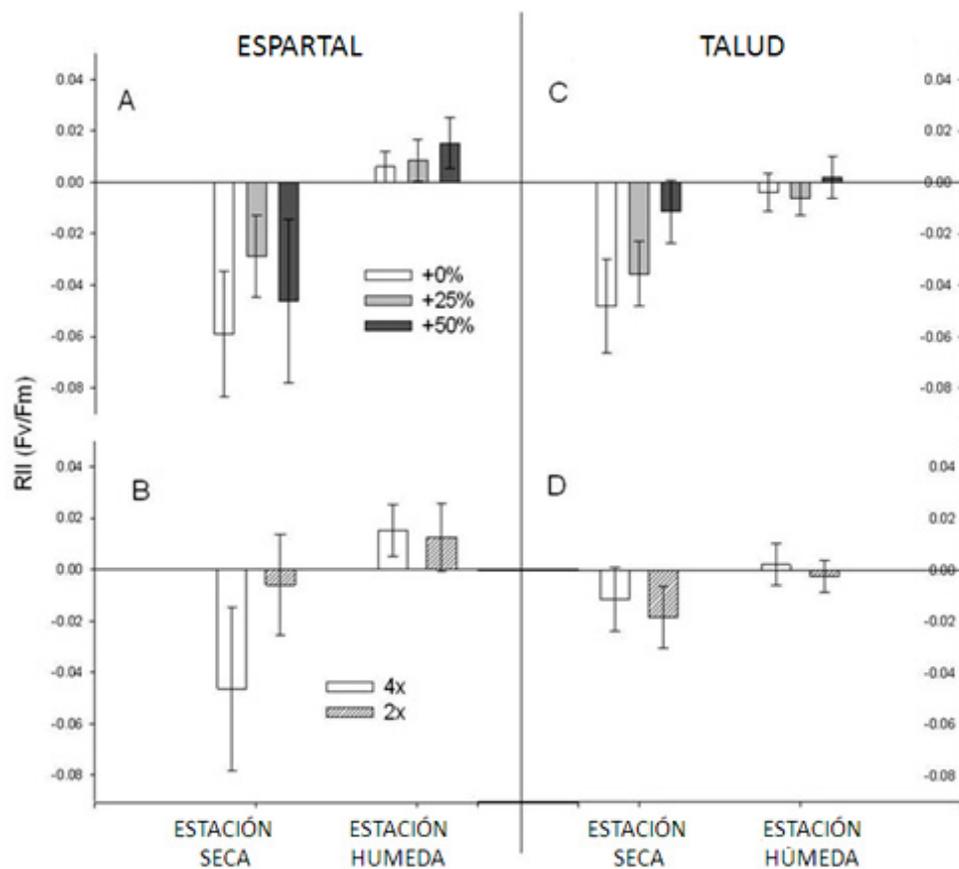


Figura 4. Efecto relativo (medido con el "Relative Interaction Index" [RII], propuesto por Armas et al., 2004), de las plantas herbáceas utilizadas como nodrizas en este experimento. El experimento fue replicado en un ecosistema antropogénico (un talud de carretera) y en un ecosistema seminatural (un espartal de *Stipa tenacissima*), utilizando como nodrizas las herbáceas dominantes en cada caso. Para el cálculo de los índices RII se utilizó la eficiencia fotosistémica (índice Fv/Fm) durante estaciones secas o lluviosas (humedad del suelo por debajo o por encima de 10%, respectivamente). Valores de este índice por encima o por debajo de cero indican interacciones positivas o negativas, respectivamente. Los tratamientos de riego representan cambios en la abundancia y patrón temporal de las precipitaciones, imitando a la inversa los efectos predichos con el cambio climático. Por un lado se añadió 0, 25 o 50% de la mediana de precipitación de los meses de Abril a Julio (paneles A y C), lo que imita una menor abundancia de lluvias y una mayor duración de la sequía estival (tratamiento control con respecto a los demás). Por otro lado, la frecuencia de los pulsos de lluvia fue alterada distribuyendo el tratamiento de 50% en 2 [2x] o 4 [4x] pulsos, respectivamente; lo que imita una mayor frecuencia de eventos torrenciales en 2x con respecto a 4x (paneles B y D).

Los múltiples factores que afectan de forma conjunta a las interacciones planta-planta y que comúnmente coexisten en los ecosistemas naturales, hacen que sea difícil desarrollar modelos generales que predigan la evolución de estas interacciones a lo largo de gradientes ambientales. Especialmente discutibles son aquellas aproximaciones que asumen un "gradiente de estrés" que afecta igualmente a todas las especies de una comunidad dada, ya que éstas difieren en sus adaptaciones ecofisiológicas y, por tanto, en sus tolerancias a los distintos factores de estrés que representan unas condiciones ambientales dadas (Körner, 2003). Los resultados de esta tesis apuntan a que los efectos positivos de las plantas nodriza sobre la riqueza de especies a nivel de comunidad están promovidos tanto por la expansión de nicho como por la reducción en la exclusión competitiva entre plantas vecinas. Estos efectos positivos se mantienen constantes a lo largo de gradientes ambientales donde coexisten distintos factores de estrés inversamente relacionados, o no relacionados entre sí (e.g. aridez y bajas temperaturas. **Figs. 5A, 5C**), al contrario de lo que predicen los modelos teóricos actuales. Las distintas condiciones microclimáticas que se encuentran bajo el dosel de las plantas nodriza beneficiarán a las especies menos adaptadas a las condiciones locales, sean éstas las que sean (Soliveres et al., 2011). Sin embargo, en gradientes ambientales gobernados por factores de estrés únicos o correlacionados entre sí (e.g. aridez, altas temperaturas, salinidad. **Figs. 5B, 5D**), las interacciones entre plantas seguirán una relación unimodal, con predominio de las interacciones positivas a niveles medios-altos de estrés y de las de competencia en ambos extremos del gradiente (Holmgren y Scheffer, 2010). Finalmente, se muestran los efectos conjuntos, directos e indirectos, de las condiciones climáticas e interacciones bióticas en el patrón

filogenético de comunidades vegetales semiáridas. El patrón filogenético encontrado fue aleatorio en la mayoría de casos, debido al efecto conjunto de un incremento de la dispersión filogenética promovida por las interacciones bióticas y del aumento de la agregación en este patrón causado por los efectos indirectos del clima sobre dichas interacciones.

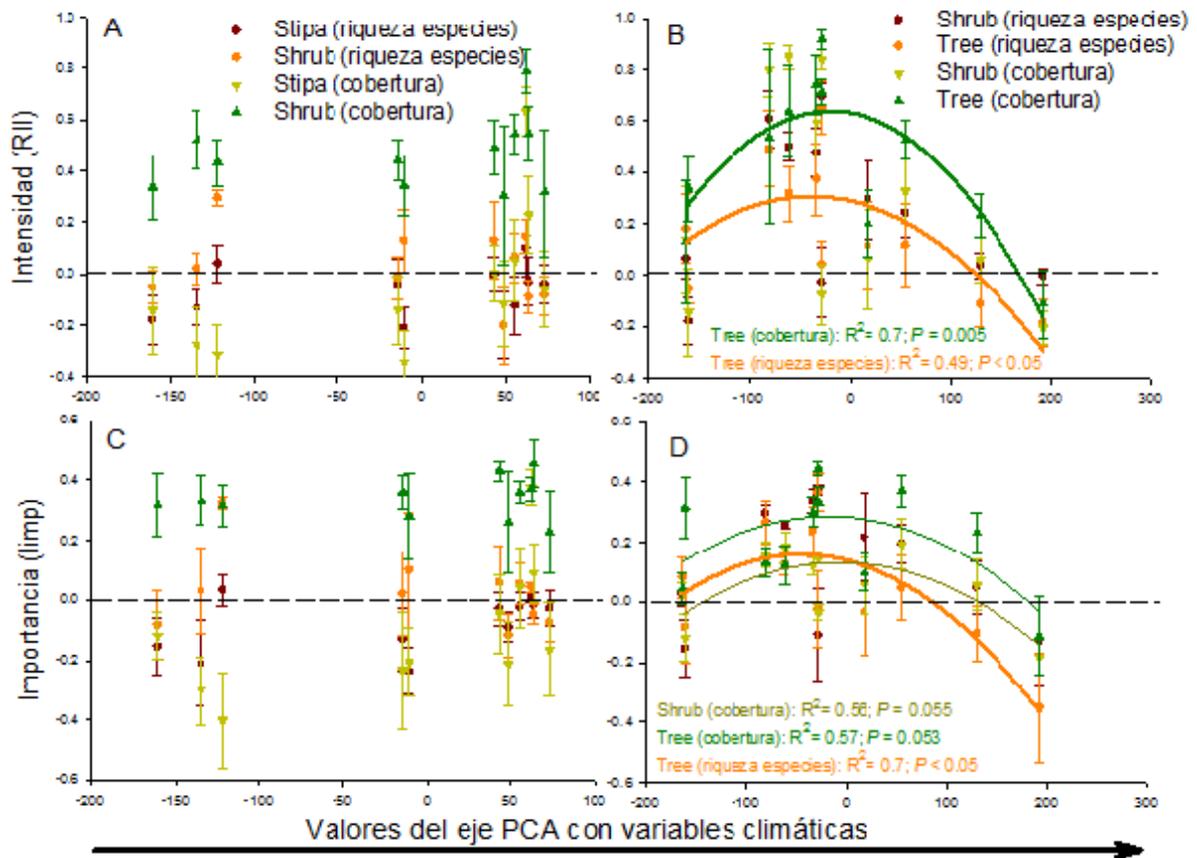


Figura 5. Relación entre los indicadores de la intensidad (RII; paneles A y B) e importancia (Iimp; paneles C y D) de las interacciones planta-planta para la diversidad y cobertura de la comunidad y un eje de componentes principales (PCA) resumiendo las características climáticas de cada una de las parcelas muestreadas a lo largo de gradientes ambientales en España (A, C) y Australia (B, D). La(s) variable(s) relacionadas con este eje PCA fueron lluvia y radiación en España (Eigenvectores = -0,864 y 0,502 respectivamente), y lluvia en Australia (Eigenvector = 0,996). Los valores son la media \pm error de las 5-10 réplicas pareadas muestreadas en cada parcela para 2 micrositios distintos (esparto [Stipa] y arbustos rebrotadores [Shrub] en España, arbustos [Shrub] y árboles [Tree] en Australia). Colores distintos indican las distintas nodrizas o variables de respuesta ensayadas. Las relaciones significativas están indicadas en la figura. Detalles metodológicos pueden encontrarse en Soliveres et al., 2011.

Agradecimientos

Esta tesis doctoral ha sido posible gracias al apoyo del proyecto EXPERTAL (Bases experimentales para la sostenibilidad ecológica de los taludes de autopista), financiado por la Fundación Biodiversidad y Cintra S.A., a la red REMEDINAL (S0505/AMB/0335), financiada por la Comunidad de Madrid, y al proyecto INTERCAMBIO (Interacciones entre plantas y funcionamiento de ecosistemas extremos sometidos al cambio global: entendiendo su estructura y dinámica para conservar su diversidad), financiado por la Fundación BBVA.

Referencias

- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85:2682-2686.
- Bertness, M.D., Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.

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.I., Saccone, P., Schiffer, 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.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119-125.

Callaway, R.M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer. New York, USA.

Castillo, J.P., Verdú, M., Valiente-Banuet, A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* 91:3656-3663.

Holmgren, M., Scheffer, M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98:1269-1275.

Knapp, A.K., Beier, C., Brisker D.D., Classen, A.T., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M.D., Smith, S.D., Bell, J.E., Fay, P.A., Heisler, J.L., Leavitt, S.W., Sherry, R., Smith, B., Weng, E. 2008. Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *BioScience* 58:811-821.

Körner, C. 2003. Limitation and stress - always or never? *Journal of Vegetation Science* 14:141-143.

Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86:1611-1618.

Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205.

Maestre F.T., Ramírez, D.A., Cortina, J. 2007. Ecología del esparto (*Stipa tenacissima* L.) y los espartales de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 16:117-136.

Miranda J.D., Padilla, F.M., Pugnaire, F.I. 2009. Response of a Mediterranean semiarid community to changing patterns of water supply. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:255-266.

Smit, C., Rietkerk, M., Wassen, M.J. 2009. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 97: 1215-1219.

Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:227-234.

Soliveres, S., Eldridge, D.J., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Tighe, M., Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of plant facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:247-258.

SANTIAGO SOLIVERES CODINA

Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos

Tesis Doctoral

Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos. C/ Tulipan s/n. 28933 Móstoles (Madrid).

Diciembre de 2010

Dirección: Fernando T. Maestre, Adrián Escudero y Fernando Valladares.

Publicaciones resultantes de la tesis:

Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:227-234.

Soliveres, S., García-Palacios, P., Castillo-Montroy, A.P., Maestre, F.T., Escudero, A., Valladares, F. 2011. Temporal dynamics of herbivory and water availability interactively modulate the outcome of a grass-shrub interaction in a semi-arid ecosystem. *Oikos* 120:710-719.

Soliveres, S., Eldridge, D.J., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Tighe, M., Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of plant facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:247-258.

Soliveres, S., Torices, R., Maestre, F.T. en prensa. Evolutionary relationships can be more important than abiotic conditions in predicting the outcome of plant-plant interactions. *Oikos* 00:000-000.