

LAS INTERACCIONES PLANTA-PLANTA VARÍAN CON EL NIVEL DE ESTRÉS ABIÓTICO: DOS ESTUDIOS DE CASO EN CLIMA SEMIÁRIDO

Santiago Soliveres Codina ^{1*}, Pablo García Palacios ¹, Andrea del Pilar Castillo Monroy ¹, Adrián Escudero Alcántara ¹, Fernando Valladares Ros ^{1,2} y Fernando Tomás Maestre Gil ¹

¹ Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos. c/ Tulipán s/n. 28933- MÓSTOLES (Madrid, España). * Correo electrónico: santiago.soliveres@urjc.es

² Centro de Ciencias Medioambientales. Instituto de Recursos Naturales. Centro de Ciencias Medioambientales. CSIC. c/ Serrano 115. E-28006-MADRID (España)

Resumen

En el presente estudio se evalúan los cambios en las interacciones planta-planta en función de niveles de estrés abiótico en un espartal y un talud de carretera en medio semiárido. Para ello se plantaron un total de 192 retamas (*Retama sphaerocarpa* L.) por sitio, sometiénolas a diferentes abundancias y frecuencias de riego. Los resultados muestran un efecto negativo tanto del esparto como de las herbáceas sobre la supervivencia, crecimiento y eficiencia fotosintética de los brinzales, reduciéndose este efecto negativo con el aumento del agua disponible. Sin embargo, la presencia de herbáceas redujo la depredación por conejo en el talud, produciendo efectos netos positivos sobre la supervivencia de los brinzales. Las interacciones planta-planta dependen de las especies implicadas, sus características ecológicas y el nivel de estrés abiótico o biótico en que se encuentre. Es de esperar que una de las consecuencias del cambio climático sea un aumento del estrés en estas comunidades, lo que podría revertir en un aumento de los procesos de competencia frente a los de facilitación.

Palabras clave: *Facilitación, Riego, Semiárido, Espartal, Talud, Retama sphaerocarpa*

INTRODUCCIÓN

Las interacciones positivas entre plantas han sido abundantemente estudiadas debido a su importancia en el funcionamiento y dinámica de los ecosistemas terrestres, especialmente aquellos sometidos a condiciones de estrés ambiental (CALLAWAY, 1995). Se ha sugerido que un mejor conocimiento de estas interacciones nos puede permitir su uso como herramienta para mejorar los resultados de las actuaciones de reforestación en estos medios (MAESTRE et al., 2001; PADILLA & PUGNAIRE, 2006). La hipótesis del gradiente de

estrés (BERTNESS & CALLAWAY, 1994), que enuncia que las interacciones positivas aumentan en importancia con el nivel de estrés abiótico ha sido confirmada en numerosos ecosistemas (BRUNO et al., 2003). Sin embargo, otros autores (MAESTRE & CORTINA, 2004; ANTHELME et al., 2007), han encontrado evidencias de que este modelo no siempre se cumple, existiendo niveles de estrés elevados en los que la competencia alcanza mayor importancia que las interacciones positivas. Actualmente no existe un acuerdo en como varían estas interacciones en función del nivel de estrés abiótico (MAESTRE et al., 2005, 2006;

LORTIE & CALLAWAY, 2006), aunque se apunta a que la variación en el signo de las interacciones puede depender también de las variables medidas, el momento fenológico o las especies que interaccionan (BROOKER et al., 2007).

Se predicen futuros escenarios de cambio climático en los cuales se reducirán las precipitaciones, variando también su frecuencia y aumentando el número de eventos torrenciales (IPCC, 2001). Este aumento en el nivel de estrés abiótico podría provocar cambios bruscos en el funcionamiento de los ecosistemas de efectos aún desconocidos (VALLADARES et al., 2005). Estudios que aclaren como responderán las interacciones planta-planta a variaciones en la cantidad y frecuencia de las precipitaciones se revelan necesarios para mejorar nuestra comprensión sobre las mismas, así como para poder utilizar de forma efectiva estas interacciones en la restauración de ecosistemas degradados.

La retama (*Retama sphaerocarpa*), ha sido catalogada como una especie clave en ecosistemas semiáridos, ya que mejora notablemente las características edáficas y aumenta el reclutamiento de numerosas especies bajo su dosel (PUGNAIRE & LUQUE, 2001). Es por ello que su introducción se ha sugerido en actuaciones de restauración encaminadas a mejorar el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos peninsulares. El presente estudio evalúa como varían las interacciones entre la retama y diferentes herbáceas en dos ecosistemas con características y funcionamientos contrastados (espartales y taludes de carretera) en función de diferentes niveles de estrés abiótico provocados por cambios en la abundancia y frecuencia del agua disponible. Tanto los espartales como los taludes de carretera son sistemas que tienen gran importancia en nuestro país; los primeros ocupan buena parte de las zonas semiáridas peninsulares (MAESTRE et al., 2007), mientras que los taludes de carretera ocupan en nuestro país más de 5.000 km². Ambos sistemas precisan con frecuencia de actuaciones de restauración encaminadas a mejorar su funcionalidad y resiliencia. Las hipótesis de trabajo son: i) cuando el nivel de estrés es muy elevado las interacciones planta-planta se vuelven negativas porque los beneficios otorgados por la presencia de vecinos no puede compensar el efecto de la competencia (MAESTRE & CORTINA, 2004). ii)

estas interacciones dependen de las especies implicadas y del ecosistema estudiado (BROOKER et al., 2007).

MATERIAL Y MÉTODOS

El presente trabajo se realizó en dos zonas de estudio, un espartal y un herbazal situado en un talud de carretera de 3 años de antigüedad. Ambos situados al sur de la Comunidad de Madrid, con orientación S-SE, sustratos yesosos y pendientes parecidas.

En cada zona se aplicó un diseño factorial completo incluyendo los factores micrositio (claro y esparto/herbáceas) y abundancia de riego, con 3 niveles (control: sin riego; abund1: +25% de la mediana de los meses de abril, mayo, junio y julio (Estación de Getafe. 1971-2000); abund2: +50% de la mediana de los mismos meses que el tratamiento anterior. Lo que implica incrementos sobre la precipitación natural de 0, 30 y 60 mm respectivamente). El tratamiento abund2 se aplicó con 2 frecuencias distintas (abund2: aplicado en 4 pulsos mensuales; frec2: aplicado en 2 pulsos bimensuales). Todos los riegos se realizaron de forma mensual (excepto el tratamiento frec2) desde finales de abril a finales de julio de 2007. En el micrositio “claro” del talud de carretera se eliminó la vegetación herbácea presente en un área de 80 cm de radio alrededor del brinzal de forma periódica. En el espartal, los “claros” estaban situados como mínimo a 60 cm de la macolla de esparto más cercana y en lugares libres de plantas vasculares, mientras que los brinzales en el micrositio “esparto” fueron plantados en la cara norte de macollas de tamaño medio (0,5 m² de cobertura media), tal como describen MAESTRE et al. (2001).

Se plantaron mediante ahoyado manual de 30x30x30 cm un total de 192 brinzales de *Retama sphaerocarpa* (24 individuos por cada una de las 8 combinaciones resultantes de los tratamientos), separados al menos un metro entre ellos. La altura de estos brinzales se midió previamente y se asignaron los tratamientos de forma que no existieran diferencias iniciales de tamaño entre ellos (ANOVA de 2 vías, p>0,3 en todos los casos). Todos los brinzales fueron protegidos mediante malla ganadera de 60 cm de

altura x 50 de ancho, para evitar la depredación por herbívoros, esta malla era de luz amplia para evitar el sombreo.

Se realizaron medidas de la humedad volumétrica en los 10 cm superficiales del suelo de forma bimensual utilizando la técnica del TDR (Time Domain Reflectometry. Campbell Scientific Ltd, Loughborough, UK) en 10 plantas por tratamiento (n = 80 por muestreo y parcela). Para evaluar el incremento en humedad provocado por los riegos, así como su duración, se realizó una curva de secado durante el mes de junio 1, 5, 10 y 14 días después del riego correspondiente en la parcela de espartal.

En septiembre de 2007 se midió la altura y diámetro del cuello de la raíz de cada brinjal y se evaluó la mortalidad del primer verano. Se calculó la tasa relativa de crecimiento ($RGR = \ln X_1 - \ln X_0 / t$). Siendo X_1 el valor obtenido en septiembre de 2007, X_0 el inicial, de enero de 2007, y "t" el tiempo transcurrido entre muestreos, en meses). A partir de abril de 2007 se realizó un muestreo bimensual de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (índice fv/fm) al mediodía con un fluorómetro de pulso modulado (FMS2, Hansatech Instruments, Norfolk, UK) en 6 plantas por tratamiento (n=48 por muestreo y parcela, 2 medidas por planta), los tallos medidos fueron previamente oscurecidos durante 30 minutos con unas pinzas para permitir la relajación del fotosistema. Este muestreo se realizó con frecuencia mensual durante los meses de verano (junio-septiembre).

Análisis estadísticos

El efecto sobre la humedad del suelo se evaluó mediante ANOVA de medidas repetidas, incluyendo micrositio y tratamiento riego como factores intersujetos y el tiempo como factor intrasujeto. Los datos de supervivencia fueron analizados mediante análisis log-lineales. Se detectaron gran cantidad de brinzales arrancados por conejo (*Oryctolagus cuniculus*), por ello se analizaron por separado las muertes por sequía y por depredación de conejo, analizándose después la mortalidad de forma global. Los datos de fluorimetría y las tasas relativas de crecimiento se analizaron mediante ANOVA de 2 factores (micrositio y tratamiento riego). Realizando un test HSD de Tukey para detectar que niveles de

riego eran diferentes entre sí. Todos los datos cumplieron las asunciones de homocedasticidad y normalidad requeridos. Los análisis mencionados se realizaron con el paquete estadístico SPSS versión 13.0 para Windows (Chicago, ILL, USA)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los riegos variaron significativamente la humedad del suelo en el muestreo de junio en el espartal, encontrándose la mayor humedad con el tratamiento de riego intermedio (abund1). Al igual que en otros estudios (MAESTRE et al., 2001), la humedad disponible para la planta fue mayor bajo esparto en todos los muestreos ($F_{10,1} = 7,253$; $p=0,009$). La curva de secado realizada en junio muestra como la captación de agua es mayor en esparto (incremento del 43,21% frente al 29,16% del control), aunque no tardan más de 10 días en estabilizarse los contenidos de humedad dentro y fuera de esparto (datos no mostrados). Lo que podría explicarse por la reducción en la eficiencia del uso del agua de esta especie cuando tiene agua disponible (RAMÍREZ et al., en prensa), o bien, por la escasa capacidad de retención del agua en suelos yesosos (PORTA et al., 1999). En el talud de carretera las diferencias en el contenido en humedad no resultaron significativas, encontrando valores iguales dentro y fuera de herbáceas en todos los muestreos.

Tanto en el espartal como en el talud, las supervivencias halladas fueron relativamente altas en comparación con otras plantaciones en semiárido (CORTINA et al., 2004), debido seguramente a las abundantes lluvias registradas durante el periodo de estudio, incluso en verano, precipitaciones de gran importancia en la supervivencia de los brinzales durante el primer año (VALLEJO, 1996).

La interacción con el esparto redujo la supervivencia de forma significativa ($\text{Chi sq} = 6,349$; $p < 0,0418$). El riego tuvo efectos marginalmente significativos sobre los brinzales muertos por sequía ($\text{Chi sq} = 6,884$; $p = 0,0757$), hallándose más brinzales secos en los tratamientos frec2 y control en el caso del esparto, y en el control y abund1 en el caso de los claros (Figura 1).

En el talud de carretera la depredación por conejo tuvo mayor importancia, ya que estos medios funcionan como corredores y zonas de refugio para esta especie. La presencia de herbáceas redujo de forma significativa la mortalidad por depredación (Chi sq = 7,275; p=0,007). Se observaron mayores mortalidades por sequía bajo la influencia de herbáceas, aunque no difieren de forma significativa respecto al control. (Figura 1). Los riegos no variaron de forma significativa la mortalidad en ningún tratamiento en el talud, lo que podría explicarse por el escaso efecto de este tratamiento sobre la humedad del suelo.

No se encontraron efectos significativos de ninguno de los tratamientos sobre el crecimiento en altura de los brinzales en el espartal. Sin embargo, la presencia de herbáceas redujo de forma significativa esta tasa en el talud ($F_{24,3} = 7,78$; $p=0,006$). El riego compensó en parte este efecto negativo de las herbáceas, hallándose efectos positivos marginalmente significativos del tratamiento abund2 (más abundante y frecuente) sobre esta variable ($F_{24,3} = 2,291$; $p=0,081$), lo que indicaría que una mayor disponibilidad de los recursos limitantes puede reducir los efectos negativos de la competencia de las herbáceas sobre los brinzales (ESPIGARES et al., 2004).

La eficiencia fotoquímica permaneció en un estado óptimo hasta el mes de julio en el caso del espartal y hasta junio en el talud. A partir de estos periodos de muestreo los valores empiezan

a bajar para todos los tratamientos, existiendo un efecto negativo de la interacción con el esparto ($p<0,01$) y las herbáceas ($p<0,05$), en ambos sistemas (Figura 2). La retama es una especie heliófila, y por tanto la reducción de la radiación incidente por la presencia de una planta nodriza habría resultado negativa para esta especie. Esto implicaría que la respuesta a la interacción planta-planta depende de la especie estudiada y de su estrategia ecológica (BROOKER et al., 2007). El tratamiento de riego con menor frecuencia (frec2) tuvo los mejores resultados tanto en el esparto (muestreo de julio), como en el talud (muestreo de agosto). Estos resultados difieren de los obtenidos en la supervivencia, lo que indicaría que riegos más abundantes pero menos frecuentes darían mejores resultados a corto plazo. Pero en sustratos yesosos, serían más recomendables riegos más frecuentes para mejorar las tasas de supervivencia, ya que por sus características químicas, no mantienen la humedad durante mucho tiempo (PORTA et al., 1999).

Los resultados obtenidos indican que, bajo las condiciones más secas de los escenarios predichos de cambio climático, las interacciones planta-planta resultarán negativas en determinados ecosistemas y para determinadas especies. Se obtuvieron menores porcentajes de supervivencia, tasas de crecimiento y eficiencia fotosintética en presencia de plantas nodriza en ambos sistemas estudiados, dando éstas peores resulta-

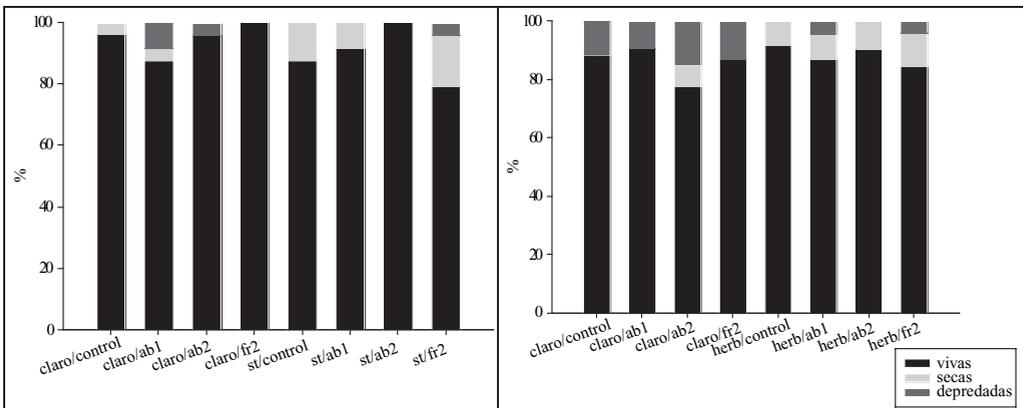


Figura 1. Porcentajes de supervivencia (en negro), mortalidad por sequía (gris claro) y mortalidad por depredación de conejo (gris oscuro) para cada tratamiento en el espartal (gráfico de la izquierda) y el talud de carretera (gráfico de la derecha). n = 24 ·tratamiento¹·siti¹

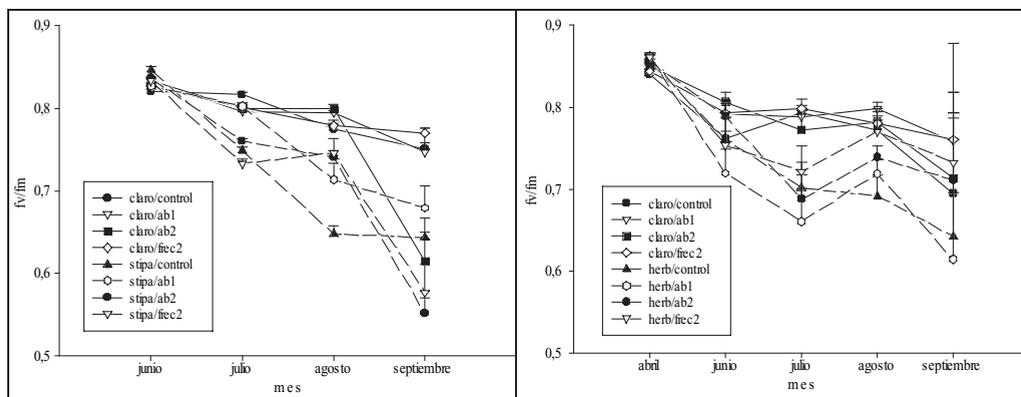


Figura 2 Evolución del índice fv/fm a lo largo de los diferentes periodos de muestreo según micrositio y tratamiento. Se muestran media y error estándar ($n = 6$). Control= sin riego; abund1 = +25% de la mediana de los meses abril, mayo, junio y julio aplicado en 4 pulsos mensuales; abund2 = +50% de la mediana de los meses abril, mayo, junio y julio aplicado en 4 pulsos mensuales; frec2 = +50% de la mediana de los meses abril, mayo, junio y julio aplicado en 2 únicos pulsos de riego (mayo y julio). La gráfica de la izquierda muestra resultados en el espartal, a la derecha se muestran los del talud

dos con menores disponibilidades hídricas. Indicando que no siempre es recomendable el uso de las interacciones positivas planta-planta para mejorar los resultados de las repoblaciones. La respuesta obtenida difiere de la obtenida en otros estudios en semiárido (MAESTRE *et al.*, 2001; PUGNAIRE & LUQUE, 2001), lo que podría explicarse por que se usaron diferentes especies, menos heliófilas y en otros sustratos. Estas especies podrían haberse visto más beneficiadas por el aumento en la fertilidad del suelo y la disponibilidad hídrica, que perjudicadas por la reducción de la radiación y la competencia. El caso contrario habría ocurrido en el presente estudio. Sin embargo, en el talud de carretera se obtuvieron resultados netos positivos de la presencia de herbáceas debido a la elevada presión herbívora ejercida por los conejos. El presente estudio revela que el signo de estas interacciones puede variar, no sólo en respuesta al nivel de estrés abiótico, sino también a variaciones en el estrés biótico.

Agradecimientos

El presente trabajo ha sido financiado por Ferrovial-Agroman y la Fundación Biodiversidad, bajo el marco del proyecto EXPERTAL. Los autores agradecen la colaboración de Soraya Constan-Nava, José Margalet, Teresa Gimeno,

Rubén Milla y Luís Giménez en diversas etapas de la investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- ANTHELME, F.; MICHALET, R. & SAADOU, M.; 2007. Positive associations involving the tussock grass *Panicum turgidum* Forssk. in the Air-Ténéré Natural Reserve, Niger. *J. Arid Environ.* 68: 348-362
- BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R.M.; 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9:191-193.
- BROOKER, R.W.; MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.M.; LORTIE, C.L.; CAVIERES, L.; 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.; SACCONI, P.; SCHIFFER, K.; SEIFAN, M.; TOUZARD, B. & MICHALET, R.; 2007. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *J. Ecol.* 95: 301-308.
- BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D.; 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18: 119-125
- CALLAWAY, R.M.; 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61:306-349.

- CORTINA, J.; BELLOT, J.; VILAGROSA, A.; CATURLA, R.; MAESTRE, F.T.; RUBIO, E.; MARTÍNEZ, J.M. Y BONET, A.; 2004. Restauración en semiárido. *En*: R. Vallejo y J.A. Alloza (eds.), *Avances en la Gestión del Monte Mediterráneo*: 345-406. Fundación CEAM. Valencia.
- ESPIGARES, T.; LÓPEZ-PINTOR, A. & REY BENAYAS, J.M.; 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. seedlings and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? *Acta Oecologica* 26: 121-128.
- IPCC 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and C.A. Johnson (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LORTIE, C.J. & CALLAWAY, R.M.; 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *J. Ecol.* 94 (1), 7-16.
- MAESTRE, F.T. & CORTINA, J.; 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceed. Royal Soc. London. Series B (Supplement)* 271: S331-S333
- MAESTRE, F.T.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J. & BELLOT, J.; 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol. Appl.* 11: 1641-1655.
- MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F. & REYNOLDS, J.F.; 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *J. Ecol.* 93: 748-757.
- MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F. & REYNOLDS, J.F.; 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: Further insights from arid environments. *J. Ecol.* 94: 17-22.
- MAESTRE, F.T.; RAMÍREZ, D.A. Y CORTINA, J.; 2007. Ecología del esparto (*Stipa tenacissima* L.) y los espartales de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 2007/2.
- PADILLA, F.M. & PUGNAIRE, F.I.; 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front. Ecol. Environ.* 4: 196-202.
- PORTA, J. LÓPEZ-ACEVEDO, M. Y ROQUERO, C.; 1999. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi-prensa, Madrid.
- PUGNAIRE, F.I. & LUQUE, M.T.; 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- RAMÍREZ, D.A.; VALLADARES, F.; BLASCO, A. & BELLOT, J. Effects of tussock size and soil water content on whole plant gas exchange in *Stipa tenacissima* L.: extrapolating from the leaf vs. modelling crown architecture. *Environ. Exp. Bot.* (en prensa, DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.10.012).
- VALLADARES, F.; PEÑUELAS, J Y CALABUIG, E.L.; 2005. Ecosistemas terrestres. *En*: J. M. Moreno (ed.): *Evaluación de los impactos del cambio climático en España*. 65-112 Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- VALLEJO, R.; 1996. *La restauración de la cubierta vegetal en la comunidad valenciana*. Fundación CEAM. Valencia. España.