



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

PLANT-PLANT INTERACTIONS: BIOTIC AND ABIOTIC CONTROL FACTORS,
IMPACTS ON PRODUCTIVITY, AND APPLICATIONS TO CONSERVATION AND
RESTORATION

Luna Morcillo Julià



Tesis **Doctorales**

UNIVERSIDAD de ALICANTE

Unitat de Digitalització UA

Unidad de Digitalización UA



DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS

**PLANT-PLANT INTERACTIONS: BIOTIC AND ABIOTIC CONTROL FACTORS,
IMPACTS ON PRODUCTIVITY, AND APPLICATIONS TO CONSERVATION AND
RESTORATION**

Luna Morcillo Julià

Tesis presentada para aspirar al grado de

DOCTORA POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

MENCIÓN DE DOCTORA INTERNACIONAL

DOCTORADO EN CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS

Dirigida por:

Susana Bautista Aguilar

-Julio 2018-

Financiación: Beca FPI (BES-2009-016382) otorgada por el Ministerio de Ciencia e Innovación.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Susana Bautista Aguilar, Profesora titular del Dpto. de Ecología de la Universidad de Alicante e investigadora del Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio Ambiente “Ramón Margalef”

HACE CONSTAR:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado: “**Plant-plant interactions: Biotic and abiotic control factors, impacts on productivity, and applications to conservation and restoration**” ha sido realizado bajo su dirección por Luna Morcillo Julià en el Departamento de Ecología de la Universidad de Alicante, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral con Mención Internacional.

Alicante, 15 de julio de 2018

Dra. Susana Bautista Aguilar

CIRCUMSTRATE 804 CHIRATE

**if you get tired,
learn to rest,
not to quit.**

Un
Univ
cant
cante

A Dídac.



Listado de figuras	11
Listado de tablas	14
Capítulo 1	
Introducción	17
Capítulo 2	
Intra-specific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships.....	39
Capítulo 3	
Crop presence, but not genetic diversity, impacts on the rare arable plant <i>Valerianella ramosa</i>	73
Capítulo 4	
The interaction between water and nutrient availability, individual strain, and ontogeny modulates grass-shrub competition in semiarid steppes.....	103
Capítulo 5	
Relatedness - independent competitive asymmetry controls pairwise interaction and productivity of Mediterranean perennial grasses	131
Capítulo 6	
Resumen de resultados y discusión	157
Capítulo 7	
Conclusiones	169

Listado de figuras

Capítulo 1

- **Fig. 1** Diagrama explicativo de la secuencia de los estudios llevados a cabo y su aportación al conocimiento dentro del área de las interacciones planta-planta.

Capítulo 2

- **Fig. 1** Mean aboveground biomass per mesocosm for monocultures and mixtures. Monocultures were grown for each of five barley (*Hordeum vulgare*) cultivars and five weed species, whereas mixtures either comprised all five barley cultivars (5B), all five weed species (5W), one barley cultivar (Op, Optic; Ox, Oxbridge; Se, Sebastian; Ti, Tipple; We, Westminster) and five weed species (+ 5W), or five barley cultivars and five weed species (5B5W).
- **Fig. 2** Net biodiversity, selection and complementarity effects for the mixtures of barley (*Hordeum vulgare*) genotypes and weed species. B, barley genotype (Op, Optic; Ox, Oxbridge; Se, Sebastian; Ti, Tipple; We, Westminster); W, weed species. Mixtures were either five barley genotypes (5B), five weed species (5W), one barley genotype combined with five weed species (barley cultivar + 5W), and five barley genotypes combined with five weed species (5B5W).
- **Fig. 3** The partial effects of changing barley (*Hordeum vulgare*) genotype richness (a–c) and weed species richness (d–f) in crop–weed mixtures on the net biodiversity effect (a, d), selection effect (b, e) and complementarity effect (c, f).
- **Fig. 4** Principal component (PC) analysis of nine traits (plant height, plant width, biomass, leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, relative water content, leaf carbon and leaf nitrogen concentration) of the five weed species (red) and five barley (*Hordeum vulgare*) cultivars (green) in the four mesocosms consisting of the 5B5W mixture.

Capítulo 3

- **Figure. 1** Impact of barley cultivar (including unsown controls and mixtures as cultivars) and sowing density (120, 220 or 320 seeds m⁻²) on a) cover (mid-June), and b) biomass at final harvest for barley and common weeds, respectively. Data shown are mean values for the treatment combinations, with error bars showing standard errors for the means.
- **Figure 2.** Impact of barley cultivar (including unsown controls and mixtures as cultivars) and sowing density (120, 220 or 320 seeds m⁻²) on a) NDVI, b) soil moisture, and c) leaf area index in early-July. Data shown are mean values for the treatment combinations, with error bars showing standard errors for the means.
- **Figure 3.** Measures of *V. rimosa* abundance for the different combinations of barley cultivar (including unsown controls and mixtures as cultivars) and sowing density. a) Number of *V. rimosa* individuals per plot both early in the growing season (early July, open circles - the time at which NDVI, and soil moisture and conductivity measurements were undertaken) and at final harvest; b) total mass of individuals within the sub-sub-plot at final harvest; c) mass per individual plant at harvest. Error bars show standard errors for the means.

- **Figure 4.** Response surfaces showing relationships between the early-season number of *V. rimosus* individuals (z axis) and left-a) LAI and NDVI, and right-b) soil moisture and NDVI.
- **Figure S1.** Diagram showing the layout of plots and treatment combinations at the field site. Three sets of treatments are combined: barley planting density (plot level); barley cultivar (sub-plot level); rare weed species (sub-sub-plot level).

Capítulo 4

- **Figure 1.** Left panels: Survival (%) dynamics of *Olea europaea* individuals for the various combinations of water and nutrient inputs on *Stipa* and Open microsites for the first 5 years after the experimental plantations at Crevillent and Petrer sites. Right panels: Net effect (RII) of the interaction with *Stipa* tussocks for *Olea europaea* survival 5 years after the plantation.
- **Figure 2.** Relative growth in height (\ln initial height – \ln final height) for *Olea europaea* individuals over the 5-years period after the plantation for the various resource inputs combinations.
- **Figure 3.** Relative growth in stem basal diameter, SBD (\ln initial SBD – \ln final SBD) for *Olea europaea* individuals over the 5-years period after the plantation for the various resource inputs combinations.
- **Figure 4.** Net effect (RII) of the interaction with *Stipa* tussocks for *Olea europaea* SBD (Stem basal diameter) relative growth over the 5-years period after the plantation for the various resource inputs combinations.
- **Figure 5.** Relationship between SBD relative growth for *Olea europaea* individuals growing on *Stipa* and Open microsites over the first 2 years (red solid line) and 5 years (black solid line) after the plantation.
- **Figure A1.** Soil moisture (%) dynamics at 0-25 cm soil depth in *Stipa* and Open microsites for the first 25 months after the experimental plantations at Crevillent and Petrer sites.
- **Figure A2.** Soil moisture (%) dynamics at 0-10 and 0-25 cm soil depth for the various combinations of water and nutrient inputs on *Stipa* and Open microsites for the first 25 months after the experimental plantations at Crevillent and Petrer sites.
- **Figure B1.** Dynamics of plant height dynamics of *Olea* saplings for the various combinations of water and nutrient inputs on *Stipa* and Open microsites over the first 5 years after the experimental plantations at Crevillent and Petrer sites.
- **Figure B2.** Dynamics of plant stem basal diameter of *Olea* saplings for the various combinations of water and nutrient inputs on *Stipa* and Open microsites over the first 5 years after the experimental plantations at Crevillent and Petrer sites.

Capítulo 5

- **Fig. 1** A) Average (± 1 SE) height for the three target species as a function of the accompanying species and the watering regimen applied. B) Difference (net effect) in final height at the end of the study period (140 days) between each bi-specific culture and the respective monospecific culture.
- **Fig. 2** A) Average (± 1 SE) number of leaves for the three target species as a function of the accompanying species and the watering regimen applied. B) Difference (net effect) in number of leaves between the bi-specific culture and the respective monospecific culture, for the whole studied period (140 days). Note the change in Y axis scaling.
- **Fig 3.** Above-ground (A) and below-ground (B) biomass (average ± 1 SE; n=4). BB, LL, and SS: monocultures of *B. retusum*, *L. spartum* and *S. tenacissima*, respectively; BL, BS, and LS: bi-specific cultures of each pair of species, with B, L and S representing *B. retusum*, *L. spartum*, and *S. tenacissima*, respectively.
- **Fig 4.** Differences (net effect) in aboveground biomass (upper panel), belowground biomass (middle panel) and total biomass (lower panel) between the three target bi-specific cultures (*B. retusum* - *L. spartum*; *B. retusum* - *S. tenacissima*; *L. spartum* - *S. tenacissima*) and either the average of the respective monospecific cultures, i.e overyielding effect, or the respective most productive monoculture, i.e transgressive overyielding, for both frequent and reduced watering. Avg BBLL, Avg BBSS, and Avg LLSS mean, respectively, averages of *B. retusum* and *L. spartum* monocultures, of *B. retusum* and *S. tenacissima* monocultures, and *L. spartum* and of *S. tenacissima* monocultures.

Índice de tablas

Capítulo 1

Capítulo 2

- **Table 1.** The effects of barley (*Hordeum vulgare*) genotype and weed species richness (fixed effects) and barley genotype composition (i.e. the identity of the barley cultivar, random effect) on net biodiversity, selection and complementarity effects calculated from aboveground biomass.
- **Table 2.** Trait values (mean±SE) of nine traits measured for the five barley (*Hordeum vulgare*) cultivars and five weed species in the 5B5W mixture mesocosms.
- **Table S1.** Richness, composition and replication of the 18 different treatments with barley cultivars and weed species grown in monocultures and mixtures.
- **Table S2.** Variable loadings of traits on the first three principal components.
- **Table S3.** Mass changes of species in the 1B5W mixtures.
- **Table S4.** Intraspecific trait variation of barley and the five weed species.

Capítulo 3

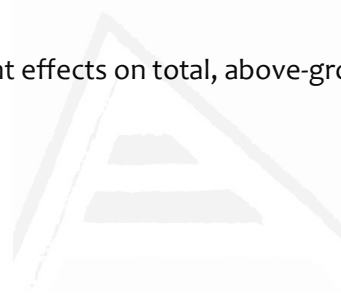
- **Table 1.** Response of mid-June common weed and barley cover, and final harvest total sub-sub-plot weed and barley biomass to the presence of the rare weed *V. rimoso*, and to barley sowing density and cultivar and their interactive effects; numDF and denDF refer to the numerator and denominator degrees of freedom, respectively.
- **Table 2.** Response of abiotic environmental parameters NDVI, soil moisture, and LAI to barley sowing density and cultivar and their interactive effects, and the presence/absence of *V. rimoso*; numDF and den DF refer to the numerator and denominator degrees of freedom, respectively.
- **Table 3.** Response of the number of *V. rimoso* individuals per sub-sub-plot (both in early July and at final harvest), and of final harvest measurements of *V. rimoso* (total mass within sub-sub-plot and mass per individual) to time (repeated measures analysis of abundance, only), barley sowing density, barley cultivar, and their interactive effects; numDF and den DF refer to the numerator and denominator degrees of freedom, respectively.
- **Table 4.** Response of early-July and final harvest *V. rimoso* abundance (number of plants per sub-sub-plot) to environmental parameters (LAI = leaf area index, NDVI = normalised difference vegetation index, and soil moisture) measured at the sub-sub-plot level.

Capítulo 4

- **Table 1.** Summary statistics of Generalized Linear Model, Chisq(P-values), for *Olea europaea* survival data 5 years after plantation at Crevillent and Petrer sites.
- **Table 2.** Summary statistics of Linear Model, F(P-values), for *Olea europaea* growth data (Height and Stem basal diameter, SBD) for the whole measurement period (0-5 years), the seedling establishment period (0-2 years), and the post-establishment period (2-5 years) at Crevillent and Petrer sites.
- **Table A1.** Statistical results, F(P-values), from Repeated Measures ANOVA on soil moisture data (at 0-10 and 0-25 cm soil depth) for *Stipa* and Open microsites and the two experimental sites, with Time as within-subject factor and Microsite as between-subject factor; T x M represents the interaction factor.

Capítulo 5

- **Table 1.** Analysis of treatment effects on plant height and number of leaves for the three target species.
- **Table 2.** Analysis of treatment effects on total, above-ground and below-ground biomass.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant

Capítulo 1

Introducción

INTERACCIONES PLANTA-PLANTA: UN CLÁSICO DE LA ECOLOGÍA TERRESTRE

Las plantas, como el resto de los seres vivos, interactúan entre sí con efectos tanto negativos como positivos, y dichas interacciones son determinantes de la estructura espacial, diversidad y dinámica de las comunidades vegetales (Connell y Slatyer, 1977; Schoener, 1983; Tilman, 1982, 1986; Callaway y Walker, 1997; Tewksbury y Lloyd, 2001).

La interacción interespecífica que históricamente ha recibido más atención es la competencia (Schoener, 1983; Goldberg y Barton, 1992). Se entiende que hay competencia entre dos especies cuando la interacción entre ambas conduce a una reducción en fecundidad, supervivencia o crecimiento de al menos una de ellas. Esta competencia puede darse bien por la explotación común de recursos (competencia por *explotación*), donde los individuos interactúan entre sí indirectamente, respondiendo a un nivel de recursos (luz, agua, nutrientes, polinizadores, etc.) disminuido por la actividad de los competidores (Tilman y col., 1981) o bien por *interferencia*, donde existe una interacción negativa directa entre las especies, como en el caso de interacciones alelopáticas o territoriales (Stiling, 1999). La competencia interespecífica es con frecuencia asimétrica, ya que a menudo las consecuencias de la interacción no son las mismas para ambas especies (Connell, 1961; Graze y Wetzel, 1981; Lawton y Hassell, 1981). Como ejemplo extremo de esta asimetría está el amensalismo, en cuyo caso una especie afecta negativamente a otra, pero esta segunda especie no tiene ningún efecto, ni positivo ni negativo, sobre la primera.

En otro extremo del rango de posibles interacciones estarían las interacciones positivas, donde al menos una de las dos especies se beneficia de la interacción con la otra. Estos beneficios directos o indirectos que una planta proporciona a otras se engloban bajo el término de *facilitación*, definida como el fenómeno mediante el cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento o estado general de otra (Callaway, 1995). Aunque destaca la atención creciente que las interacciones positivas han recibido en las últimas décadas, este tipo de interacciones se han asumido desde antiguo en la teoría ecológica, especialmente en relación a los procesos de sucesión ecológica (Connell y Slatyer, 1977). Los mecanismos de *facilitación* son muy diversos, pueden consistir en la protección frente a herbívoros, la atenuación de las condiciones climáticas extremas y mejora de las condiciones microambientales a través del sombreado, o la elevación hidráulica (Zamora y col., 1999; Ludwig, 2001; Maestre y col., 2003a).

Competencia y *facilitación* juegan un papel crucial en la organización de las comunidades vegetales, de manera que combinaciones complejas de ambas parecen ser lo común en la naturaleza (Bruno y col., 2003) y será el balance neto entre los efectos positivos y negativos el que determinará el resultado final

de la interacción. Una cuestión crucial en el estudio de las interacciones interespecíficas es conocer cuáles son las condiciones que favorecen la coexistencia o la exclusión competitiva de las especies. La predicción de este resultado y la determinación de los factores que lo controlan han sido objeto de numerosas investigaciones (Chesson, 2000; HilleRisLambers y col., 2012; Valladares y col., 2015) y desarrollo de modelos, como los de Lotka-Volterra (Volterra, 1926; Lotka, 1932) y Tilman (1982, 1986), clásicos en Ecología, y otros muchos recientes que incorporan diversos factores de control (Kleinhesselink y Adler, 2015; Letten y col., 2017). Igualmente, la intensidad y el signo del balance neto entre los efectos positivos y negativos de las interacciones planta-planta dependen de múltiples factores. En esta línea y basándose en la noción de que las interacciones bióticas dependen de las condiciones ambientales (Gause, 1934), Bertness y Callaway propusieron en 1994 la Hipótesis del Gradiente de Estrés (SGH), que sugería que las interacciones positivas serían más frecuentes bajo condiciones de estrés, biótico o abiótico, mientras que la competencia dominaría en condiciones relativamente favorables. Esta hipótesis abrió paso a la generación de una masa crítica de conocimiento sobre el tema, siendo apoyada por numerosos trabajos (Callaway y col., 2002; Maestre y col., 2003a; Soliveres y col., 2010) pero también cuestionada por otros muchos (Tielbörger y Kadmon, 2000; Choler y col. 2001; Maestre y col., 2005; Michalet y col., 2006; Miriti, 2006; Kawai y Tokeshi, 2007). Esta controversia en torno a la SGH dio pie al planteamiento de varias modificaciones (Dormann y Brooker, 2002; Maestre y col., 2009), poniendo de manifiesto la necesidad de incluir otros factores que ayuden a refinar las predicciones sobre las interacciones entre plantas. Entre los factores que pueden determinar el signo e intensidad de la interacción planta-planta cabe destacar, la ontogenia (Miriti, 2006), la ocurrencia de perturbaciones (Melgoza y col., 1990), la presencia de una tercera especie (Soliveres y col., 2015), el balance entre la habilidad competitiva y diferenciación de nichos de las especies que interactúan, en función de la distancia filogenética (Mayfield y Levine, 2010) o el grupo y características funcionales de las especies (Maestre y col., 2004; Gómez-Aparicio, 2009; Schöb y col., 2013). Por ejemplo, el resultado variará en función de si las especies son competitivas o estrés-tolerantes (Maestre y col., 2009; He y col., 2013) o especies tempranas versus especies tardías en la sucesión (Bazzaz, 1990).

Cuantificación de las interacciones

Dada la complejidad que hay detrás del fenómeno de las interacciones planta-planta, también existe cierto debate sobre cuál es la mejor perspectiva para medirlas. Normalmente, el efecto de las interacciones se mide a través de experimentos manipulativos, en los que alterando combinaciones de composiciones de especies (sin modificar la densidad global o modificándola), se evalúa el efecto e intensidad de la interacción sobre la especie en una variable respuesta (Harper, 1977). Un ejemplo de

metodología manipulativa ampliamente utilizada lo encontramos en el enfoque sustitutivo o de series de reemplazos (de Wit, 1960), aplicado para estudiar las interacciones en sistemas donde se varían la frecuencia relativa.

A menudo, el balance neto de las interacciones planta-planta, se mide como la variación en alguna variable de crecimiento o función (*performance*) entre los individuos que crecen aislados y los individuos que crecen junto a plantas vecinas. Se debe tener en cuenta que el valor obtenido de las variables de respuesta contempla el efecto neto de la interacción (esto es, la suma de todos los efectos, ya sean directos, indirectos, positivos o negativos que influyen en la respuesta de las plantas) (Goldberg y col., 1999), ya que dichas interacciones actúan simultáneamente en la naturaleza. Se han utilizado diversos índices para tal fin: Los índices planteados por Reynolds (1999) y Weigelt y Jolliffe (2003) que incluían el índice de competencia relativa (Relative Competition Index, RCI) propuesto por Wilson y Keddy (1986); el ratio de respuesta logarítmica (log Response Ratio, lnRR) de Hedges y col. (1999) o el efecto relativo del vecino (Relative Neighbour Effect, RNE), que es una modificación del RCI que permite tener en cuenta los efectos de la facilitación (Markham y Chanway, 1996).

En una revisión realizada por Armas y col. (2004) se criticó la falta de simetría y la pobreza de las propiedades estadísticas de todos estos índices, lo que justificó la propuesta de un nuevo índice (Relative Interaction Index, RII), que ha sido el más ampliamente utilizado desde su publicación. Este índice parte de la asunción de que el individuo que crece aislado alcanzará un máximo (sea la variable respuesta que sea) que vendrá determinado por el genotipo y las condiciones ambientales. En cambio, cuando crezca junto a otras plantas vecinas, el individuo tendrá valores situados por debajo de dicho máximo cuando domine la competencia y por encima si prevalecen los mecanismos de facilitación. Así, dicho índice representa la relación entre los efectos de la facilitación y la competencia en la variable respuesta. Recientemente, Díaz-Serra y col. (2016) propusieron una nueva familia formada por cuatro nuevos índices estandarizados (*Neighbour Effect Indices*) que permiten evaluar la intensidad e importancia de las interacciones. Además, sugieren que el RII podría subestimar los efectos de facilitación.

Welden y Slauson (1986) y Grace (1991) distinguieron dos componentes en la evaluación del grado de competencia: *la intensidad* y *la importancia*. La intensidad de la competencia interespecífica se entiende como el efecto absoluto de una especie sobre otra. La importancia de la competencia, en cambio, considera el grado de impacto de una especie sobre otra en relación al impacto de otros factores ambientales. Es decir, la contribución relativa de la competencia sobre la variable respuesta de otra especie, en comparación con la contribución general del ambiente en la misma variable respuesta. Con el objetivo de medir este parámetro Brooker y col. (2005) propusieron el índice C_{imp} , que usaba como *proxy*

del óptimo de referencia los valores de *performance* de una planta creciendo sin plantas vecinas a lo largo de un gradiente, obviando por tanto los posibles mecanismos de facilitación, que posteriormente fueron incluidos por Seifan y col., (2010) con el índice C'_{imp} . No obstante, tanto este índice como el anterior son no simétricos, complicando la comparación los valores obtenidos cuando interacciones positivas y negativas ocurren simultáneamente. En el mismo trabajo estos autores proponen un último índice para medir la importancia de las interacciones I_{imp} , que consigue similar comportamiento bajo la presencia de ambos mecanismos. Sin embargo, los propios autores sugieren que los valores derivados de cualquier índice vayan siempre acompañados de valores medidos en variables de respuesta adecuadas, para permitir una interpretación clara de las interacciones bióticas en cada contexto particular.

NUEVOS ENFOQUES DEL ESTUDIO DE LAS INTERACCIONES

Los nuevos enfoques se encaminan a la consideración y el estudio de la complejidad existente detrás de las interacciones planta-planta. En este sentido, surge la demanda y empieza a haber resultados de estudios que tienen en cuenta diversos factores simultáneamente, y la interacción entre ellos, como responsables del resultado final de dichas interacciones. El efecto de la distancia filogenética, por ejemplo, ha sido estudiado en interacción con la ontogenia (Castillo y col., 2010), a lo largo de un gradiente altitudinal (Pistón y col., 2015), o para un amplio rango de condiciones ambientales (Soliveres y col., 2012). También se han evaluado varias combinaciones de estrés biótico y abiótico, como estrés hídrico y pastoreo (Soliveres y col., 2011; Verwijmeren y col., 2014). El efecto de la ontogenia por su parte, se ha evaluado en función del gradiente climático (Schiffers y Tielbörger, 2006; Soliveres y col., 2010; le Roux, 2013).

Los nuevos enfoques también demandan la consideración de la complejidad que resulta de interacciones múltiples a escala de comunidad. En el pasado, la mayoría de los estudios sobre interacciones planta-planta se han centrado en un único par de especies (estudios por parejas). Sin embargo, recientemente se observa una tendencia creciente hacia estudios de interacciones complejas de varias especies, combinaciones de diversidad genotípica intraespecífica o redes de interacciones, (Soliveres y col., 2014; Schob y col., 2015, 2017; Pistón y col., 2016; Levine y col., 2017). Estas nuevas perspectivas van encaminadas a esclarecer cómo se comportan estas redes de interacciones multiespecíficas, con qué frecuencia aparecen en los ecosistemas y a evaluar la importancia relativa de las interacciones como factor responsable de las características de una comunidad.

El estudio de las interacciones a escala de comunidad entronca con el estudio de los factores que controlan la diversidad y como ésta, a su vez, determina el funcionamiento de los ecosistemas.

INTERACCIONES, DIVERSIDAD Y FUNCIÓN

En el proceso de ensamblaje, las interacciones son uno de los mecanismos determinantes de la composición de la comunidad. Por ejemplo, el efecto de prioridad (priority effect), definido como el efecto que tiene una determinada especie en la composición de una comunidad por el hecho de llegar primero que otras (Belyea y Lancaster, 1999; Young y col., 2001), puede incluir tanto efectos de inhibición, cuando dicha especie pionera tiene un impacto negativo sobre otra segunda especie con la que competiría por espacio y recursos disponibles, como efectos de facilitación, cuando la especie pionera altera las condiciones bióticas o abióticas que pueden influir de manera positiva en el establecimiento llegada de una segunda especie (Connell y Slatyer, 1977). Las interacciones positivas pueden agrandar el nicho real de ciertas especies, aumentando la riqueza de especies en condiciones de cierto estrés (Hacker y Gaines, 1997). Por otro lado, una reducción de la competencia asociada a un menor solapamiento de nichos podría explicar el efecto positivo de la diversidad en la productividad de comunidades vegetales (Hector y col., 1999). Las interacciones planta-planta pueden, por tanto, favorecer o limitar la diversidad biológica (Arroyo y col., 2015) y, de este modo, también el funcionamiento de las comunidades.

Los dos aspectos principales que han centrado los estudios de las relaciones entre diversidad y función de los ecosistemas han sido la productividad (Brown y Davidson, 1977; Tilman y col., 1997a, Hector y col., 1999) y la estabilidad del ecosistema (May, 1975; Balvanera y col., 2006; Cleland, 2011; Hines y col., 2015), aunque más recientemente han proliferado trabajos que analizan el papel de la diversidad en indicadores de multifuncionalidad que integran funciones diversas (Maestre y col., 2012; Manning y col., 2018). Una mayoría de investigadores asume que la productividad, normalmente medida como la biomasa vegetal en cierta área, puede considerarse como un indicador general del funcionamiento del ecosistema y que el uso total de recursos y otros indicadores del funcionamiento del ecosistema están correlacionados con la productividad (Hector y col., 1999; Cardinale y col., 2011). El término estabilidad es más complejo de definir; generalmente se consideran dos medidas de estabilidad: (1) las variaciones en el tiempo de los tamaños de las poblaciones de la comunidad o de alguna medida agregada de la misma (e.g., biomasa), de forma que la estabilidad sería mayor si hay menor probabilidad de extinción de especies (Doak y col., 1998); (2) la resiliencia y resistencia del ecosistema, donde un ecosistema más resistente sería el que cambia menos por el impacto de una perturbación y un ecosistema más resiliente sería el que vuelve rápidamente al estado de equilibrio tras haber sufrido una perturbación o el que requiere de una mayor presión o perturbación para pasar a un estado alternativo (Holling, 1973; McCann, 2000; Folke y col., 2004).

Los efectos de la diversidad en el funcionamiento de los ecosistemas, y en la productividad en particular, se pueden explicar por los llamados *efecto de complementariedad* y *efecto de muestreo*. El primero considera que la coexistencia de especies de plantas es el resultado de la partición de nichos o la diferencia entre especies en sus requerimientos de recursos. A través de la complementariedad, una comunidad más diversa usaría los recursos de una manera más complementaria, convirtiéndola en una comunidad más productiva (Tilman y col., 1997a; Fridley, 2001). Este fenómeno es una asunción central en el análisis del papel de la diversidad funcional, que considera la diversidad de grupos y atributos funcionales (Tilman y col., 1997b; Tilman, 1999). El efecto de muestreo se refiere a la mayor probabilidad de incluir una especie con alta capacidad productiva que se da de forma inherente en mezclas más diversas. Esto implica un efecto de composición en la productividad, más que un efecto directo de la diversidad. El efecto de muestreo puede resultar de una mayor productividad inherente de alguna especie de la mezcla, pero también de una mayor probabilidad de seleccionar una especie que se adapta bien a unas condiciones particulares. Además, se puede añadir al efecto de muestreo una mayor probabilidad de incluir un par de especies que se complementan la una a la otra, o ciertas especies con un efecto facilitador sobre otros miembros de la comunidad.

Más de 30 años de estudios sobre relaciones biodiversidad-función han generado un importante cuerpo teórico al respecto (Cardinale y col., 2012). Las preguntas que quedan abiertas y los nuevos enfoques que se demandan para la investigación futura apuntan a cuestiones relacionadas con el papel de la diversidad existente en la colonización de nuevas especies (Vellend, 2008), la consideración de redes complejas de interacciones y estructuras tróficas (Cardinale y col., 2012) y la relación entre biodiversidad y los bienes y servicios ecosistémicos (Lefcheck y col., 2015, Isbell y col., 2017).

IMPLICACIONES Y AMPLICACIONES DE LAS INTERACCIONES PLANTA-PLANTA EN GESTIÓN Y CONSERVACIÓN

Dada la importancia de las interacciones planta-planta en la determinación de la estructura biótica de los ecosistemas y, a través de ésta, en su funcionamiento, no sorprende que sus aplicaciones alcancen una gran variedad de ámbitos en la gestión de ecosistemas. A continuación, se destacarán dos de estos ámbitos, de especial relevancia para la investigación doctoral que se presenta en esta memoria: la restauración ecológica y la mejor y conservación de cultivos.

Restauración ecológica

Las interacciones planta-planta, ya sean de competencia o facilitación, han sido consideradas por los teóricos y profesionales de la restauración desde antiguo (Young, y col. 2005). Tradicionalmente, por ejemplo, en las prácticas de reforestación, se consideraba que los arbustos que crecían cerca de los plantones de árboles introducidos actuarían como fuertes competidores y, por tanto, los arbustos se eliminaban antes de realizar la plantación (Mesón y Montoya, 1993; Savill y col., 1997). Sin embargo, a consecuencia del creciente interés por las interacciones de facilitación a partir de finales de los años 90, fue aumentando la evidencia de que las interacciones positivas entre plantas podrían usarse en beneficio de la restauración (Maestre y col. 2001; Castro y col. 2004; Gómez-Aparicio y col. 2004). De hecho, la facilitación se ha considerado desde hace tiempo en las actividades de silvicultura y gestión forestal, en algunos casos como un proceso necesario para el establecimiento de especies de etapas maduras de la sucesión vegetal (Montero y Alcanda, 1993). La restauración de los ambientes semiáridos degradados es posiblemente donde se ha visto mayor potencial para el uso de la facilitación. La formación de "islas de recursos" (Reynolds y col., 1999), la mejora del microclima (Breshears y col., 1998) y las interacciones positivas en las manchas de vegetación (Callaway, 2007), hace que éstas puedan ser lugares adecuados para la introducción de especies de interés (Vallejo y col., 2000). Otros ecosistemas para los que también se estima un papel relevante de la facilitación en la restauración son los ecosistemas de alta montaña (Walker y Powell 1999; Aerts y col., 2007) y los lugares muy perturbados, como pueden ser las zonas afectadas por actividades mineras (Densmore, 2005; Frérot y col., 2006), siendo todos ellos ambientes sometidos a un gran estrés ambiental.

Como se ha discutido anteriormente, el grado de estrés abiótico no basta para predecir los resultados de las interacciones entre plantas y, por tanto, los beneficios de su uso en restauración, sino que deben tenerse en cuenta otros muchos factores y particularidades de las especies. Así, por ejemplo, en un estudio reciente en un ecosistema de sabana en Túnez (Noumi y col., 2015) se descartó el uso de la facilitación como herramienta de restauración forestal porque la única especie arbórea de interés y disponible para su uso en restauración era demasiado intolerante a la sombra y demasiado tolerante a la sequía como para verse beneficiada por las plantas vecinas. Cabe destacar que la mayoría de estudios que examinan el efecto de la facilitación en la restauración de sistemas terrestres, se centran en los efectos positivos de las plantas nodrizas durante un periodo corto de tiempo, a menudo menor a tres estaciones de crecimiento (Maestre y col., 2001, 2003b, 2004; Barchuk y col., 2005). Dada la variabilidad temporal en las interacciones entre plantas en estos sistemas (Tielbörger y Kadmon, 2000a; Miriti, 2006), este podría

ser un periodo insuficiente para evaluar si las plantas nodrizas tienen o no un efecto positivo neto, por lo que estudios a más largo plazo son claramente necesarios (Brooker y col., 2008).

La investigación sobre interacciones planta-planta, y su relación con temas clave de la ecología como el de los estados estables alternativos (Suding y col., 2004), la sucesión (Walker y col., 2007) o los vínculos entre la estructura y función del ecosistema puede ser de gran ayuda para el desarrollo de herramientas eficaces que maximicen el éxito de la restauración ecológica (Young y col., 2005; Cortina y col., 2006).

Conservación y mejora de cultivos

Al igual que ocurre con muchas prácticas silvícolas tradicionales, a menudo se ha asumido que las interacciones negativas son las predominantes en los terrenos cultivados, particularmente en aquellos sistemas dominados por cultivos intensivos monoespecíficos (Brooker y col., 2015 y referencias contenidas en él). Sin embargo, evidencias recientes apuntan a la presencia e importancia de interacciones de facilitación entre plantas en ambientes productivos (Ren y col., 2014). En esta línea, las nuevas técnicas que se están desarrollando en los sistemas agrarios demuestran el amplio rango de usos posibles de las interacciones positivas para la gestión de estos sistemas. La facilitación puede incrementar la presencia de polinizadores, que se traduce en un mayor rendimiento de los campos de cultivo (Ricketts y col., 2004); puede contribuir en la mejora del estado hídrico de los cultivos, a través del crecimiento de especies capaces de producir elevación hidráulica (Pate y Dawson, 1999; Sekiya y Yano, 2004) y a la transferencia de nitrógeno fijado desde una especie leguminosa a otra especie no leguminosa (Hauggaard-Nielsen y Jensen, 2006). Las interacciones planta-planta pueden también jugar un papel crucial en los impactos de una mayor diversidad genética de cultivos (Brooker y col., 2018). Schöb y col. (2017) mostraron que el impacto de una comunidad existente de especies de cultivo y malas hierbas en la colonización de especies herbáceas poco comunes estaba modulado por el efecto de dicha comunidad sobre las condiciones abióticas del medio. Estos efectos, ya sean de inhibición o de facilitación, pueden ser mayores cuanto mayor sea la diversidad genética del cultivo (Schöb y col., 2015).

La diversidad de plantas es un componente imprescindible en la biodiversidad de los cultivos y puede tener efectos importantes sobre otros componentes de la biodiversidad dentro de estos sistemas (Wilson y col., 1999; Marshall y col., 2003). Alrededor de un 40% de especies, pertenecientes a 47 grupos taxonómicos, han desaparecido de los agroecosistemas gestionados de manera intensiva (Newbold y col., 2015). En la actualidad existe un creciente interés no sólo en prevenir la pérdida de biodiversidad, sino en la diversificación estratégica de agroecosistemas simplificados y de bosques de producción a través del incremento de la diversidad genética de cultivos, plantaciones mixtas, rotación de cultivos y

diversificación de márgenes y paisajes circundantes. Hay evidencias de que incrementar estratégicamente la diversidad de plantas aumenta el rendimiento de los cultivos y el forraje, la producción de madera, la estabilidad del rendimiento, la presencia de polinizadores y la supresión de plagas y malas hierbas (Isbell y col., 2017). A medida que los rendimientos de los monocultivos desaceleren su crecimiento y la demanda de servicios ecosistémicos siga aumentando como consecuencia del crecimiento de la población y el consumo per cápita, esta diversificación podría convertirse en una herramienta esencial para mantener los servicios de producción y otros servicios ecosistémicos en tierras de cultivo, pastizales y bosques de producción (Isbell y col., 2017) y es aquí donde las interacciones entre plantas pueden jugar un papel crucial en el éxito o el fracaso de dicha diversificación.

ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS, ESTUDIOS Y OBJETIVOS

Los trabajos recogidos en la presente memoria de tesis doctoral abordan las interacciones planta-planta a través de una ruta de aprendizaje y conocimiento que busca contribuir a la demanda de nuevos enfoques en los estudios sobre interacciones y diversidad. Específicamente, partiendo del estado del arte reciente sobre el tema y de forma incremental, se aborda el papel de las combinaciones de varios factores y especies en el control del resultado de las interacciones planta-planta, sus efectos en el ensamblaje de comunidades, la biodiversidad y función del ecosistema, así como en sus aplicaciones en el manejo y conservación de ecosistemas vulnerables (Fig 1)

El cuerpo de la tesis está estructurado en los siguientes cuatro estudios científicos:

- El efecto combinado de la disponibilidad de nutrientes y agua, la edad y el estrés individual como moduladores de las interacciones arbusto-herbácea en estepas semiáridas (*The interaction between water and nutrient availability, individual strain, and ontogeny modulates grass-shrub competition in semiarid steppes*. Capítulo 4). Es, en orden cronológico, el primer estudio de la investigación doctoral y el de mayor duración. Se basa en un experimento manipulativo a largo plazo realizado en zonas semiáridas de Alicante. El objetivo específico de este estudio fue investigar el efecto de varias combinaciones de disponibilidad de agua y nutrientes en el balance neto de la interacción entre plantones de *Olea europaea* var. *sylvestris* y macollas de *Stipa tenacissima* L., así como el efecto modulador de la edad y la variación en el estrés individual de los plantones en el resultado de dicha interacción.
- La asimetría competitiva, con independencia del parentesco, controla la interacción por pares de especies y la productividad de especies herbáceas perennes mediterráneas (*Relatedness-*

independent competition asymmetry controls pairwise interaction and productivity of Mediterranean perennial grasses; Capítulo 5). Este estudio se realizó bajo condiciones controladas en invernadero (en los módulos invernaderos de la Universidad de Alicante) y consistió en el ensayo de cultivos mono y bi-específicos de tres especies de gramíneas comunes en ecosistemas semiáridos (*Lygeum spartum* L., *Brachypodium retusum* Pers. y *Stipa tenacissima* L.), bajo condiciones contrastadas de disponibilidad hídrica. El objetivo principal del ensayo fue la comparación de la intensidad de la interacción entre individuos de la misma especie e individuos de dos especies diferentes en función de sus diferencias funcionales y su distancia filogenética.

- La diversidad genética intraespecífica y la composición como modificadores de las relaciones diversidad-productividad (*Intraspecific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships*; Capítulo 2). Este estudio y el siguiente se realizaron en el marco de sendas estancias de investigación en el Instituto James Hutton, Aberdeen, Escocia, y complementan los estudios sobre diversos factores que controlan las interacciones realizados en la Universidad de Alicante con estudios centrados en el papel de la diversidad en dichas interacciones y en el control de la productividad. El objetivo de este estudio fue analizar el papel de la diversidad genética y específica en la productividad de comunidades de cultivos. A través de un experimento manipulativo en invernadero, se construyeron comunidades vegetales con diferentes niveles de diversidad genotípica de cebada (*Hordeum vulgare*) y de diversidad específica de “malas hierbas” y se evaluaron los efectos independientes y combinados de ambos tipos de diversidad y el papel relativo en las relaciones diversidad-productividad del efecto de muestreo y el efecto de complementariedad.

- La diversidad genética de los cultivos como facilitadora de especies raras (Crop presence, but not genetic diversity, impacts on the rare arable plant *Valerianella ramosa*; Capítulo 3). También mediante un experimento manipulativo, utilizando un sistema de cultivo de cebada, este estudio exploró el potencial de la diversidad de cultivos para influir en el éxito de especies de “malas hierbas”. El ensayo se centró en la especie *Valerianella ramosa* Bastard, una herbácea anual de sistemas de cultivo perturbados, incluidos márgenes de campo que han escapado a la gestión intensiva.

A pesar de que el orden especificado más arriba refleja la secuencia seguida en el trabajo de tesis y es el orden de lectura lógico y recomendado, se presentarán primero los capítulos 2 y 3, por estar ya publicados y a continuación los capítulos 4 y 5, todavía en vías de publicación, debido a requerimientos de formato contemplados en la normativa de la Escuela de Doctorado.

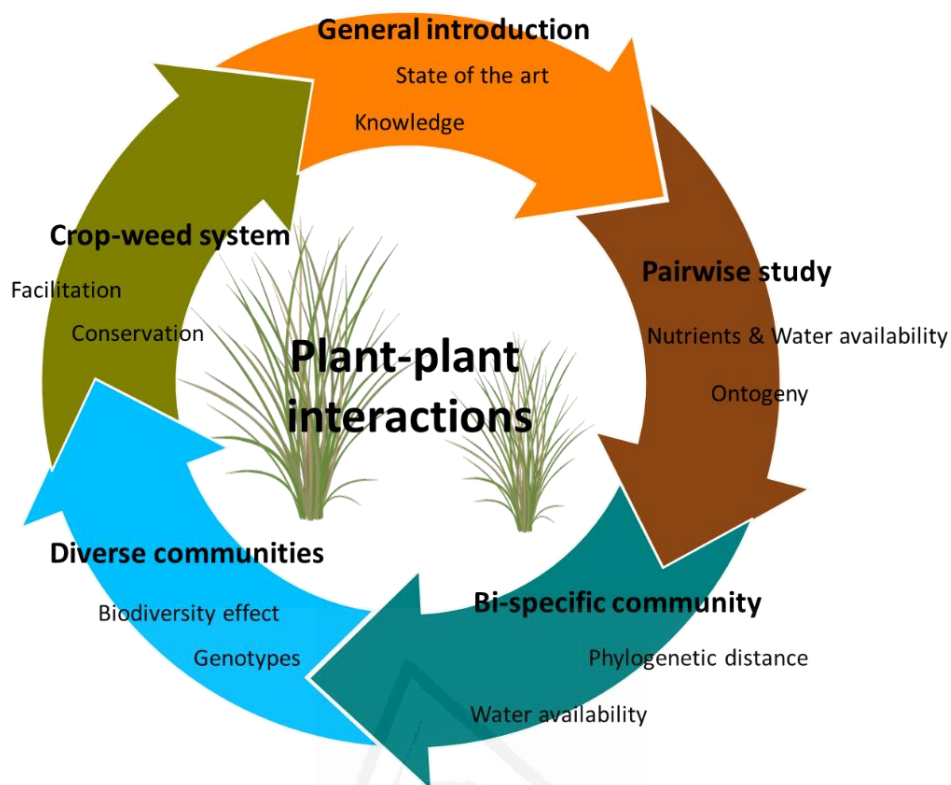


Fig 1. Diagrama explicativo de la secuencia de los estudios llevados a cabo y su aportación al conocimiento dentro del área de las interacciones planta-planta

Referencias

- Armas C, Ordiales R, Pugnaire FI. (2004) Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85: 2682-2686.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid D. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol Lett* 9: 1146–1156.
- Bazzaz FA. (1990) Plant- plant interactions in successional environments. *Perspectives on plant competition*, 240-261.
- Belyea LR, Lancaster J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86: 402-416.
- Bertness MD, Callaway RM. (1994). Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol*, 9: 191-193.
- Breshears DD, Nyhan JW, Heil CE, Wilcox BP. (1998) Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *Int J Plant Sci*, 159: 1010–1017.
- Brooker RW, Kikvidze Z, Pugnaire FI, Callaway, RM, Choler P, Lortie CJ, Michalet R. (2005) The importance of importance. *Oikos*, 109: 63-70.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway R G, Lortie CJ, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecol*, 96: 18–34.
- Brooker RW, Bennett AE, Cong, W-F, Daniell TJ, George TS, Hallett PD, et al. (2015) Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytol*, 206: 107-117.
- Brooker RW, Karley AJ, Morcillo L, Newton AC, Pakeman RJ, Schöb C. (2018) Crop presence, but not genetic diversity, impacts on the rare arable plant *Valerianella ramosa*. *Plant Ecol Diver*, DOI: 10.1080/17550874.2018.1437646.
- Brown JH, Davidson DW. (1977) Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196: 880-882.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trend Ecol Evol*, 18: 119-125.
- Castillo JP, Verdú M, Valiente-Banuet A. (2010) Neighbourhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, 91: 3656- 3663.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez, JM, Gómez-Aparicio L. (2004) Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Rest Ecol*, 12: 352-358.
- Callaway RM. (1995) Positive Interactions among plants. *Bot Rev*, 61: 306-349.
- Callaway RM, Walker LR. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958–1965.
- Callaway RM. (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Berlin: Springer.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hoope, D.U., Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, et al. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am J Bot*, 98: 572–592.
- Cardinale BJ, Duffy B.J., Gonzalez, A., Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 31: 343-366.

- Choler P, Michalet R, Callaway RM. (2001) Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology*, 82: 3295-3308.
- Cleland EE. (2011) Biodiversity and Ecosystem Stability. *Nat Educ Know*, 3(10):14
- Connell JH. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- Connell JH, Slatyer RO. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am Nat*, 111: 1119-1144.
- Díaz-Sierra R, Verwijmeren M, Rietkerk M, Resco de Dios V, BAudena M. (2017) A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. *Meth Ecol Evol*, 8: 580-591.
- Doak DF, Bigger D, Harding EK, Marvier, MA, O'Malley RE, Thomson D. (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am Nat*, 151: 264-276.
- Dormann CF, Brooker RW. (2002) Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecol*, 23: 297-301.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmquist T, Gunderson L, Holling CS. (2004) Regime shifts resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 35: 557-581.
- Fridley JD. (2001) The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, why? *Oikos*, 93: 514-526.
- Gause G. (1934). The struggle for existence. Williams and Wilkins.
- Graze J, Wetzel RG. (1981) Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): experimental field studies. *Am Nat*, 118: 463-474.
- Gómez-Aparicio L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J Ecol*, 97: 1202-1214.
- Goldberg DE, Barton AM. (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *Am Nat*, 139: 771-801.
- Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J, Stewart-Oaten A. (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80: 1118-1131.
- Hacker SD, Gaines SD. (1997) Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78: 1990-2003.
- Harper JL. (1977) Population Biology of Plant. Academic Press, New York.
- Hauggaard-Nielsen H, Jensen ES. (2006) Facilitative Root Interactions in Intercrops. *Plant and Soil*, 274: 237-250.
- He Q, Bertness MD, Altieri AH. (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol Lett*, 16: 695-706.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, et al. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286: 1123-1127.
- Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS. (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80: 1150-1156.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM. (2012) Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 43: 227-48.

- Hines J, van der Putten WH, de Dein, GB, Wagg C, Voigt W, Mulder C, Wisser WW, et al. (2015) Chapter Four - Towards an integration of biodiversity–ecosystem functioning and food web theory to evaluate relationships between multiple ecosystem services. *Adv Ecol Res*, 53: 161-199.
- Holling CS. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Syst.* 4:1–23.
- Isbell F, Adler PR, Eisenhauer N, Fornara D, Kimmel K, Kremen C, Letourneau DK, et al. (2017) Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *J Ecol*, 105: 871-879.
- Kawai T, Tokeshi M. (2007) Testing the facilitation–competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proc R Soc B*, 274: 2503–2508.
- Kleinhesselink AR, Adler BP. (2015) Indirect effects of environmental change in resource competition models. *Am Nat*, 186: 766-776.
- Lawton HJ, Hassell MP. (1981) Asymmetrical competition in insects. *Nature*, 289: 793-795.
- Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, et al. (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nat Comm*, 6.
- Letten AD, Ke P-J, Fukami T. (2017) Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecol Monogr*, 87: 161–177.
- Levine JM, Bascompte J, Adler PB, Allesina S. (2017) Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546: 56–64.
- Lotka AJ. (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *J Sci*, 24: 199-216.
- Ludwig F. (2001) Tree-grass Interactions on an East African Savanna: The effects of competition, facilitation and hydraulic lift. *Tropical Resource Management Papers*, 39.
- Maestre FT, 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 FT, Bautista S, Cortina J. (2003a) Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in semiarid Mediterranean steppes. *Ecology*, 84: 3186-3197.
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J, Bellot J, Vallejo VR, (2003b) Bases ecológicas para la restauración de los espartales semiáridos degradados. *Ecosistemas* 2003/1.
- Maestre FT, Cortina J. (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc R Soc B (Suppl)* 271, S331-S333.
- Maestre FT, Cortina J. (2004) Insights into Ecosystem Composition and Function in a Sequence of Degraded Semiarid Steppes. *Rest Ecol*, 12: 494–502.
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JF. (2005) Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93: 748-757.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol* 97, 199-205.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M. (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335: 214-218.
- Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre FT, Mace G, et al. (2018) Redefining

- ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 2: 427-438.
- Markham JM, Chanway CP.** (1996) Measuring plant neighbor effects. *Funct Ecol*, 10:548-549.
- Marshall EJP, Brown VK, Boatman ND, Lutman PJW, Quire GR, Ward LK.** (2003) The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43: 77-89.
- May RM.** (1975) Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities*.
- Mayfield MM, Levine JM.** (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol Lett*, 13: 1085-1093.
- McCann KS.** (2000) The diversity-stability debating. *Nature*, 405: 228-233.
- Melgoza G, Nowak RS, Tausch RJ.** (1990) Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. *Oecologia*, 83: 7-13.
- Mesón M, Montoya M.** (1993) Silvicultura mediterránea. Mundi Prensa, Madrid, Spain.
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, et al.** (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol Lett*, 9: 767-773.
- Miriti MN,** 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *J Ecol*, 94: 973-979.
- Montero de Burgos JL, Alcanda P.** (1993) Reforestación y biodiversidad. Líneas metodológicas de planificación y restauración forestal. *Montes*, 33: 57-76.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, et al.** (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520: 45-50.
- Noumi Z, Chaieb M, Michalet R, Touzard B.** (2015) Limitations to the use of facilitation as a restoration tool in arid grazed savanna: a case study. *Appl Veg Sci*, 18: 391-401.
- Pate JS, Dawson TE.** (1999) Assessing the performance of woody plants in uptake and utilisation of carbon, water and nutrients: Implications for designing agricultural mimic systems. *Agrofo Syst*, 45: 245.
- Pistón N, Armas C, Schöb C, MaceK P, Pugnaire FI.** (2015) Phylogenetic distance among beneficiary species in a cushion plant species explain interaction outcome. *Oikos*, 154: 1354-1359.
- Pistón N, Schöb C, Armas C, Prieto I, Pugnaire FI.** (2016) Contribution of co-occurring shrub species to community richness and phylogenetic diversity along an environmental gradient. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 19: 30-39.
- Ren W, Hu L, Zhang J, Sun, C, Tang J, Yuan Y, Chen X.** (2014) Can positive interactions between cultivated species help to sustain modern agriculture? *Front Ecol Environ*, 12: 507-514.
- Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PR, de Soyza AG, Tremmel DC.** (1999) Impact of drought on desert shrubs: effects on seasonality and degree of resource island development. *Ecol Monogr*, 69: 69-106.
- Ricketts TH.** (2004) Tropical Forest Fragments Enhance Pollinator Activity in Nearby Coffee Crops. *Conserv Biol*, 18: 1262-1271.
- Savill P, Evans J, Auclair D, Falck J.** (1997) Plantation silviculture in Europe. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Schiffers K, Tielbörger K.** (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *J Ecol*, 94: 336-341.
- Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I, Pugnaire FI.** (2013) Variability in functional traits mediates plant

- interactions along stress gradient. *J Ecol*, 101: (3) 753-762.
- Schöb C, Kerle S, Karley AJ, Morcillo L, Pakeman RJ, Newton AC, Brooker, RW. (2015) Intraspecific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships. *New Phytol*, 205: 720-730.
- Schöb C, Macek P, Pistón N, Kikvidze Z, Pugnaire FI. (2017) A trait-based approach to understand the consequences of specific plant interactions for community structure. *J Veg Sci*, 28: 696-704.
- Schoener TW. (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am Nat*, 122: 240-285.
- Sekiya N, Yano K. (2004) Do pigeon pea and sesbania supply groundwater to intercropped maize through hydraulic lift? Hydrogen stable isotope investigation of xylem waters. *Field Crops*, 86: 167-173.
- Soliveres S, DeSoto L, Maestre FT, Olano, JM. (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Persp Plant Ecol Evol Syst*, 12: 227-234.
- Soliveres S, García-Palacios P, Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Escudero A. (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, Torices R, Maestre FT. (2012) Evolutionary relationships can be more important than abiotic conditions in predicting the outcome of plant-plant interactions. *Oikos*, 121: 1638-1648.
- Soliveres S, Maestre FT, Ulrich W, Manning P, Boch S, Bowker MA, et al. (2015) Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecol Lett*, 18: 790-798.
- Soliveres S, Maestre FT. (2014) Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. *Persp Plant Ecol Evol*. 16: 154-163.
- Stilling P. (1999) Ecology: theories and applications, 3rd edn. Prentice Hall, New York.
- Tewksbury JJ, Lloyd JD. (2001) Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425-434.
- Tielbörger K, Kadmon R. (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81: 1544-1553.
- Tilman D, Mattson M, Langer S. (1981) Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnol Oceanogr*, 26: 1020-1033.
- Tilman D. (1982) Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman D. (1986) Resource, competition and the dynamics of plant communities. In: Plant Ecology (M.J. Crawley ed.), pp 51-75. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT. (1997a) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc Nat Acad Sci USA*, 94: 1857-1861.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. (1997b) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Tilman D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- le Roux PC, Shaw JD, Chown SL. (2013). Ontogenetic shifts in plant interactions vary with

- environmental severity and affect population structure. *New Phytol*, 200: 241-250.
- Valladares F, Bastias CC, Godoy O, Granda E, Escudero A. (2015) Species coexistence in a changing world. *Front Plant Sci*, 6: 866.
- Vellend M. (2008) Effects of diversity on diversity: Consequences of competition and facilitation. *Oikos* 117: 1075-1085.
- Verwijmeren M, Rietkerk M, Bautista S, Mayor AG, Wassen MJ, Smit C. (2014). Drought and grazing combined: Contrasting shifts in plant interactions at species pair and community level. *J Arid Environ*, 111: 53-60.
- Volterra V. (1926) Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931. In: R.N. Chapman, Animal Ecology. McGraw Hill, New York.)
- Weigelt A, Jolliffe P. (2003) Indices of plant competition. *J Ecol*, 91:707-720.
- Welden, C.W., Slauson, W.L. (1986) The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Q Rev Biol*, 61: 23-44.
- Wilson SD, Keddy PA. (1986) Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *Am Nat*, 127: 862-869.
- Wilson JD, Morris AJ, Arroyo BE, Clark SC, Bradbury RB. (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agric Ecosyst Environ*, 75: 13-30.
- de Wit CT. (1960) On competition. *Versl Landbouwk Onderz* 66:1-82
- Young TP, Chase JM, Huddleston RT. (2001). Community succession and assembly. Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecol Restor*, 19: 5-18.
- Young TP, Petersen DA, Clary JJ. (2005) The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecol Lett*, 8: 662-673.
- Zamora R, Hódar JA, Gómez JM. (1999). Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. – In: Pugnaire, F. I. and Valladares, F. (eds), *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker Inc, pp. 677-718.

ARTICULOS PUBLICADOS





Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant

Universidad de Alicante

Capítulo 2

Intra-specific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships.

Schöb C, Kerle S, Karley AJ, Morcillo L, Pakeman RJ, Newton AC, Brooker, RW. (2015) *New Phytol*, 205:720-730, DOI. <https://doi.org/10.1111/nph.13043>



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Capítulo 3

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Crop presence, but not genetic diversity
impacts on the rare arable plant
Valerianella ramosa.

Brooker RW, Karley AJ, Morcillo L, Newton AC, Pakeman RJ, Schöb C. (2018) *Plant Ecol Diver*, DOI: 10.1080/17550874.2018.1437646.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

ARTÍCULOS NO PUBLICADOS



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 4

The interaction between water and nutrient availability, individual strain, and ontogeny modulates grass-shrub competition in semiarid steppes.

Morcillo L, Bautista S. (Submitted to Ecol Appl)



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 5

Relatedness - independent competitive asymmetry controls pairwise interaction and productivity of Mediterranean perennial grasses.

Morcillo L, Camacho-Garzón A, Calderón JS, Bautista S.
(Submitted to PLoS ONE)



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 6

Resumen y discusión de los resultados

Los capítulos presentados en esta tesis doctoral ofrecen una visión global de las interacciones planta-planta a varias escalas, de los factores bióticos y abióticos que modulan su dinámica, y de su impacto sobre la función y productividad del ecosistema. En una serie de experimentos manipulativos, se ha contrastado el efecto de la interacción entre la disponibilidad de agua y nutrientes, la ontogenia y el estrés individual en la intensidad de la competencia entre *Stipa tenacissima* y *Olea europea* en un estudio a largo plazo (Capítulo 4); el papel de la relación filogenética y morfo-funcional en las interacciones y en la productividad final de comunidades bi-específicas y mono-específicas de *Brachypodium retusum*, *Lygeum spartum* y *Stipa tenacissima*, bajo condiciones contrastadas de disponibilidad de agua (Capítulo 5); para comunidades multi-específicas se ha evaluado, por un lado, el efecto de la diversidad inter e intra-específica en la productividad de cultivos de *Hordeum vulgare* y varias especies de “malas hierbas” (Capítulo 2) y por otro lado, si los cultivos de *H. vulgare* con alta diversidad genética pueden beneficiar el establecimiento de especies vulnerables o raras como *Valerianella rimosa* (Capítulo 3).

Globalmente, este trabajo ha mostrado la importancia de la interacción entre factores que modulan la respuesta en cada caso, determinando la intensidad de la facilitación o competencia, y los mecanismos dominantes en la productividad. No obstante, para facilitar la claridad de la discusión se exponen a continuación algunas convergencias entre casos de los efectos de los factores más relevantes.

FACTORES MODULADORES

La Ontogenia. La importancia de estudios a largo plazo.

La importancia de la ontogenia de las plantas que interactúan en el balance neto de las interacciones positivas y negativas ha sido destacada en numerosos trabajos (Goldberg y col., 2001; Schiffers y Tielbörger, 2006; Armas y Pugnaire, 2009; Soliveres y col., 2010). La facilitación se ha descrito principalmente durante estadios tempranos del desarrollo de las plantas diana, cuando la germinación y la supervivencia se benefician de la atenuación del estrés biótico y abiótico (efecto nodriza (Niering y col., 1963; Mcauliffe, 1984)). En fases de crecimiento más avanzadas, la interacción tiende a cambiar de signo, pasando a prevalecer la competencia inter- o intraespecífica, a medida que las plantas anteriormente facilitadas aumentan sus requerimientos nutricionales y de espacio (Chapin y col., 1994; Maestre y col. 2001). Del mismo modo, la tolerancia a la sombra tiende a cambiar con la ontogenia (Givnish, 1988; Kitajima, 1994; Craine y Reich, 2005). Especies con tolerancia alta a la sombra durante estadios tempranos serán más propensas a verse facilitadas por el efecto de la sombra del dosel de plantas vecinas (Maestre y col., 2003; Gómez-Aparicio et al., 2006).

De acuerdo con este marco de precedentes, observamos que la presencia de plantas de cebada (*Hordeum vulgare*) facilitó el establecimiento de *Valerianella rimosa* en los primeros estadios de crecimiento (Capítulo 3). En este caso, el fenómeno de facilitación viene causado, principalmente, por el efecto de mejora que el desarrollo del cultivo de cebada supone sobre las condiciones de humedad y temperatura del suelo. En fases más avanzadas del desarrollo, este efecto positivo desaparece. A pesar de que el cultivo de cebada afecta negativamente al crecimiento de otras herbáceas comunes, lo que a priori podría permitir un mayor crecimiento de *V. rimosa*, los individuos de *V. rimosa* que se establecen en ausencia de cebada alcanzan un tamaño mayor. Por tanto, parece que los posibles beneficios en el crecimiento de *V. rimosa* derivados de esa supresión de otras especies herbáceas (efectos positivos indirectos de la cebada sobre *V. rimosa*) se compensan por los efectos competitivos, probablemente por la luz, de los individuos de cebada sobre *V. rimosa* (efectos negativos directos de la cebada sobre *V. rimosa*).

La ontogenia juega también un papel crucial en la interacción arbusto-herbácea, entre individuos adultos de esparto (*Stipa tenacissima*) y plántones de acebuches (*Olea europaea* var. *sylvestris*). En este caso, la intensidad de la competencia del esparto sobre los plántones de *O. europaea*, máxima durante los primeros dos años tras la plantación, se atenúa con el paso del tiempo, hasta alcanzar valores casi neutros tras un periodo de dos o tres años. Los plántones de *O. europaea* con un estadio de crecimiento más avanzado no se ven facilitados por los beneficios microclimáticos derivados de la presencia de las macollas de esparto, ni siquiera en las condiciones más estresantes del experimento, quizá por tratarse de una especie tolerante al estrés y no encontrarse muy alejada de su óptimo ecológico (Soliveres et al., 2015). Desde el inicio prevalecen las interacciones competitivas por los recursos entre ambas especies. El desarrollo de *O. europaea* tras varios años desde la plantación permite posiblemente la diferenciación de nichos de explotación de recursos a nivel radical entre ambas especies (Brown y Archer, 1990; Padilla y Pugnaire, 2007; Morcillo y col., datos no publicados), mitigando así la intensidad de la competencia (Soliveres y col., 2010).

Nuestros resultados ponen de manifiesto la importancia del periodo de estudio en la dinámica y el balance neto de las interacciones entre plantas, siendo imprescindible la realización de estudios a largo plazo, ya sea de evaluación continuada cuando se trate de especies arbóreas, arbustivas o herbáceas perennes, o repetidos en el tiempo en el caso de especies herbáceas anuales (como en el estudio del efecto de *H. vulgare* sobre *V. rimosa*). En este sentido, en nuestro estudio de *H. vulgare* y *V. rimosa* faltaría una evaluación de cómo la presencia/ausencia de *H. vulgare* afectaría el reclutamiento de la población en el siguiente año: las diferencias en la viabilidad de semillas de *V. rimosa* creciendo en presencia y/o ausencia de cebada, o diferencias en la supervivencia de la semilla y su posterior establecimiento.

El periodo de estudio también es determinante en la identificación de los mecanismos que modulan los efectos netos de la diversidad en la productividad del ecosistema (Cardinale y col., 2007). Por ejemplo, en un experimento a largo plazo (1995-2005) de biodiversidad, estos mecanismos cambiaron de efectos de muestreo a efectos de complementariedad con el paso del tiempo (Fargione y col., 2007). De forma similar, otro estudio mostró que la relación positiva entre la riqueza específica y productividad no emergió hasta el segundo año de estudio y se intensificó con el tiempo (van Ruijven y Berendse, 2005). Sin embargo, la mayoría de experimentos de biodiversidad abarcan una media de uno a tres años (Cardinale y col., 2006).

Diferencias en la habilidad competitiva

Las diferencias en la habilidad competitiva entre las especies que interactúan también ha sido determinante en el resultado de nuestros experimentos. Dichas diferencias han estado supeditada a las diferencias en los rasgos funcionales de cada especie (Gaudet y Keddy, 1998), que a su vez pueden estar promovidas de acuerdo a la relación filogenética entre especies (Webb y col., 2002; Violle y col., 2011). Para un conjunto de especies herbáceas perennes, vimos que en las comunidades bi-específicas se muestra un claro dominio competitivo de *B. retusum* frente a *L. spartum* y *S. tenacissima* (Capítulo 5), dos especies morfo-funcionalmente similares y alejadas de *B. retusum*. Esta alta habilidad competitiva de *B. retusum* puede ser atribuída a (1) una alta productividad potencial, resultando en un nivel alto de hacinamiento relativo (sensu Wilson 2007) y (2) una mayor capacidad de colonizar espacio, otorgada por su estrategia de crecimiento intermedia entre falange y guerrilla (Benot et al., 2013). Comparativamente, *L. spartum* y *S. tenacissima* poseen una baja capacidad de colonización, con escaso espacio entre ramets y un denso crecimiento en macolla (sensu Lovett-Doust, 1981). Estas diferencias han podido afectar la capacidad competitiva de las especies (Cheplick y Gutierrez, 2000), siendo determinante en la productividad final de las comunidades. De este modo, la mayor habilidad competitiva de *B. retusum*, ha condicionado que la productividad final fuera principalmente atribuible a un efecto de muestreo (Loreau y Hector, 2001). Sin embargo, al aumentar la disponibilidad hídrica en los cultivos, la distancia morfo-funcional existente entre las especies *B. retusum* y *L. spartum* promueve la existencia de mecanismos de complementariedad, evidenciando que estrategias competitivas moderadamente contrastadas favorecen la partición de nichos y la utilización de recursos de una manera más efectiva (Loreau y Hector, 2001; Williams y col., 2017).

Aunque *S. tenacissima* mostró una menor habilidad competitiva en la interacción con *B. retusum* y *L. spartum* en estadíos vitales tempranos, los adultos de *S. tenacissima* en interacción con juveniles de *O.*

Europea (Capítulo 4) muestran una gran habilidad competitiva, lo que vuelve a poner de manifiesto el papel de la ontogenia. La habilidad competitiva de *Stipa* se manifestó durante el periodo en el que comparte nicho de explotación de recursos del suelo con *Olea* y, posiblemente, gracias a su extenso sistema radical y a su crecimiento oportunista (Pugnaire y Haase, 1996; Maestre et al., 2003; Soliveres et al., 2011) en comparación con *O. europaea*, que muestra un desarrollo de raíces más en profundidad en sus primeras etapas de crecimiento (Padilla y Pugnaire, 2007).

Los cultivos en los que mezclamos varios niveles de diversidad: diversidad genotípica dentro de una misma especie (*Hordeum vulgare*) y diversidad inter-específica, con varias especies herbáceas (Capítulo 2), mostraron que la diversidad genotípica intra-específica podría afectar a la productividad a través de mecanismos de complementariedad, mientras que las diferencias entre especies, donde los rasgos específicos son más contrastados, promoverían fuertes efectos de muestreo, a través de los cuales algunas especies dominan y suprimen a otras especies subordinadas. Aunque la diversidad genotípica intra-específica no ha mostrado un efecto muy claro en la productividad de la comunidad, las diferencias en la habilidad competitiva de los diferentes genotipos de *H. vulgare* generaron variaciones en la intensidad de la interacción entre especies, alterando los patrones de dominancia en la productividad de las comunidades (Fridley y col., 2007). Estos efectos indirectos se plasman como cambios en el efecto de muestreo de la diversidad de especies sobre la productividad (Crawford y Rudgers, 2012). Estos resultados ponen de manifiesto el papel tan importante que juega la diversidad genética intra-específica en el funcionamiento del ecosistema y la necesidad de incluirlo en estudios sobre el efecto de la biodiversidad en las funciones del ecosistema.

En las últimas décadas, las aceleradas tasas de extinción de especies han provocado un incremento en el número de estudios donde, a través de la manipulación del número de especies, se ha pretendido contrastar cómo la pérdida en biodiversidad altera la eficiencia en el uso de los recursos y su conversión a biomasa (Cardinale y col., 2006). No obstante, existe cierta controversia en cuanto a qué mecanismos y patrones son los responsables de la relación entre diversidad-productividad (Tilman y col., 2014). Mientras que hay trabajos que apoyan que un aumento de la biodiversidad conlleva un mejor uso de los recursos disponibles y, por tanto, una mayor productividad primaria, a través de mecanismos de complementariedad (Cardinale y col., 2007), otros muestran como los efectos de muestreo dominan en muchas circunstancias (Cardinale et al., 2006). Nuestros resultados evidencian que ambos mecanismos actúan de manera combinada y que existe una fina línea entre la prevalencia de un mecanismo u otro. Variaciones pequeñas la disponibilidad de recursos o en la habilidad competitiva entre las especies que co-existen pueden determinar el efecto final en la productividad.

La disponibilidad de recursos

Las condiciones abióticas también han desempeñado un rol importante en la dinámica de las interacciones y en la productividad a lo largo de los experimentos comprendidos en esta tesis

El papel del estrés abiótico condicionado por una disponibilidad limitante de recursos ha sido evaluado en multitud de estudios, como factor que modifica el signo y la intensidad de las interacciones planta-planta (Wilson, 1993; Bertness y Callaway., 1994). Pese a ello, la dirección de dichos cambios todavía no está clara (Maestre y col., 2009; Lortie y Callaway, 2006; Michalet y col., 2007; Armas y col., 2011). Del mismo modo que la SGH, Stress Gradient Hypothesis, (Bertness y Callaway, 1994), que prevé un aumento de la facilitación al aumentar las condiciones de estrés, ha sido apoyada por muchos autores (Callaway y col., 2002; Maestre y col., 2003a; Soliveres y col., 2010), también hay evidencias de prevalencia de competencia en ambos extremos del gradiente de disponibilidad de recursos (Tielbörger y Kadmon, 2000; Maestre y Cortina, 2004).

En nuestro estudio, el aumento en la disponibilidad de agua y nutrientes afectó positivamente al crecimiento y supervivencia de los plantones de *O. europea* introducidos en micrositos abiertos (Capítulo 4), con la importancia relativa de cada uno dependiendo de las condiciones iniciales más o menos estresantes de cada sitio. Sin embargo, el efecto sobre la interacción con *Stipa* fue desigual, con la adición extra de agua reduciendo la intensidad de la competencia y la adición de nitrógeno aumentándola, y con el suplemento conjunto de ambos recursos intensificando la competencia ejercida por los individuos adultos de *S. tenacissima*, especialmente en las condiciones de máximo estrés, cuestionando la idea de relaciones simples entre disponibilidad de recursos y resultado de las interacciones (Bertness y Callaway, 1994). Sin embargo, también bajo dichas condiciones más estresantes, la adición de agua afecta positivamente al crecimiento de *O. europaea*, a pesar del marcado crecimiento oportunista de *S. tenacissima* descrito por algunos autores (Pugnaire y Haase, 1996) y corroborado por los resultados obtenidos en el Capítulo 5 de la presente tesis.

En dicho capítulo 5, la manipulación del régimen de riego no tuvo efectos consistentes en las diferentes variables de respuesta medidas en las comunidades mono-específicas y bi-específicas de *B. retusum*, *L. spartum* y *S. tenacissima*. Por ejemplo, para *S. tenacissima* el aumento de la disponibilidad hídrica intensifica el efecto negativo de *L. spartum* sobre su crecimiento en altura, pero reduce el efecto negativo de *B. retusum* sobre el número de hojas. En este caso, nuestros resultados ni apoyan ni contradicen que la intensidad de la competencia aumente en condiciones de estrés más favorables (He et al., 2013). Sin embargo, subrayan que variaciones en la disponibilidad de recursos pueden conllevar

cambios entre la segregación de nichos de explotación de recursos (Silvertown, 2004) y el dominio de una especie sobre otra (Gilpin, 1975; Grace y col., 1993). De acuerdo con nuestros resultados, Fargione y col. (2005) mostraron que una mayor disponibilidad de nutrientes y un aumento en la retención de N por la presencia de leguminosas C4, incrementó los efectos de complementariedad entre especies. Por otra parte, el aumento en la disponibilidad de agua ha sido crucial para la productividad total de las comunidades, suponiendo el doble de producción que las comunidades creciendo en condiciones de riego reducido.

AVANCES PARA LA CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN

El cambio global, con sus manifestaciones en la pérdida de hábitats, la sobreexplotación, la contaminación y las especies exóticas invasoras, se considera el motor principal que impulsa la pérdida de la biodiversidad en el mundo. En vista de este escenario, las acciones de conservación y restauración deben incluir la biodiversidad entre sus objetivos prioritarios. Conocer en profundidad las interacciones planta-planta y los factores que las modulan puede resultar muy útil para una exitosa implementación y gestión de dichas acciones, especialmente en ecosistemas muy vulnerables como los áridos o semiáridos, donde la disponibilidad de recursos es el factor limitante, en muchos casos, del éxito del establecimiento de nuevos individuos. Por ejemplo, en ecosistemas como los espartales semiáridos, donde los procesos de regeneración natural a través de mecanismos como la nucleación, están limitados por la falta de estrato arbustivo (Cortina y Maestre 2005), se ha considerado de interés incrementar la cobertura de este tipo de vegetación, para la mejora de su funcionamiento y el incremento en diversidad (Maestre y Cortina 2005, Cortina y Maestre 2005, Maestre et al. 2009). El uso de las interacciones planta-planta en estos ecosistemas se ha centrado en utilizar las propiedades benefactoras de las macollas de *S. tenacissima* para el establecimiento de estas nuevas especies (Maestre et al. 2001, Gasque y García-Fayos 2004, Barberá et al. 2006, Navarro et al. 2008). Sin embargo, nuestros resultados apuntan a que deben considerarse otros factores que condicionarán el efecto positivo o negativo de *S. tenacissima* sobre la especie beneficiaria (Capítulos 4). Entre estos factores están la ontogenia, la habilidad competitiva, el óptimo ecológico o los rasgos funcionales de la planta o plantas introducidas. Además, varios autores advierten que las interacciones positivas pueden colapsar bajo niveles extremos de aridez o herbivoría (Maestre y Cortina, 2004; Soliveres y col., 2011). Los resultados del capítulo 5, donde se estudia la interacción entre tres herbáceas perennes *B. retusum*, *L. spartum* y *S. tenacissima*, pueden resultar útiles para definir los patrones de distribución de siembras en ecosistemas, como los taludes de carretera, caracterizados habitualmente por una cobertura herbácea dominada por especies anuales (García-Palacios y col., 2010). Las acciones de restauración de estos ecosistemas a menudo persiguen el establecimiento de una cobertura herbácea adecuada para prevenir o mitigar los procesos erosivos (Andrés y Jorba, 2000). La

alta capacidad colonizadora manifestada por *B. retusum* y el efecto de complementariedad mostrado en interacción con *L. spartum*, les convierten en buenos candidatos para co-existir. Siendo además por su morfología, especies que actúan como sumidero de recursos, en caso de eventos de escorrentía (Aguilar y Sala 1999; Puigdefábregas y col. 1999).

La intensificación de las prácticas agrícolas desde la Segunda Guerra Mundial, especialmente en países de Europa occidental han afectado negativamente a muchos componentes de la biodiversidad (Robinson y Sutherland, 2002). En el capítulo 3, el efecto positivo del cultivo de *H. vulgare* favorece el establecimiento de la especie rara *Valerianella rimosa* en sus primeros estadios de crecimiento. Aunque los resultados en el momento de la cosecha, muestran un impacto negativo de *H. vulgare* sobre el tamaño final de *V. rimosa*, no existe efecto de la presencia y/o ausencia de *H. vulgare* en el éxito reproductivo de *V. rimosa* lo que podría indicar que la presencia del dosel de un cultivo aún puede jugar un papel importante en una gestión exitosa de la conservación de algunas herbáceas cultivables. Aunque para ratificar esta afirmación, como hemos expuesto con anterioridad, se debería realizar una evaluación de cómo la presencia/ausencia de *H. vulgare* afecta el reclutamiento de la población en el siguiente año: las diferencias en la viabilidad de semillas de *V. rimosa* creciendo en presencia y/o ausencia de *H. vulgare*, o diferencias en la supervivencia de la semilla y su posterior establecimiento.

REFERENCES

- Aguiar MR, Sala OE. (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol*, 14: 273–277.
- Andrés P, Jorba M. (2000) Mitigation strategies in some motorway embankments (Catalonia, Spain). *Rest Ecol*, 8: 268–275.
- Armas C, Pugnaire FI. (2009) Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *J Veg Sci*, 20:535–546.
- Armas C, Pugnaire FI. (2011) Plant Neighbour identity matters to belowground interactions under controlled Conditions. *PLoS ONE*, 6: e27791.
- Barberá GG, Navarro-Cano JA, Castillo VM. (2006) Seedling recruitment in a semi-arid steppe: The role of microsite and post-dispersal seed predation. *J Arid environ*, 67: 701–714.
- Benot ML, Bittebiere AK, Ernoult A, Clément B, Mony C. (2013) Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *J Ecol*, 101:626–36.
- Bertness MD, Callaway RM. (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol*, 9: 191–3.
- Brown JR, Archer SR. (1990) Water relations of a perennial grass and seedling versus adult woody plants in a subtropical savanna, Texas. *Oikos*, 57: 366–374.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, et al. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443: 989–992.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, et al. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104:18123–28.
- Chapin ES, Walker LR, Fastie CL, Sharman LC. (1994) Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecol Monogr*, 64:149–175.
- Cheplick GP, Gutierrez CM. (2000) Clonal growth and storage in relation to competition in genets of the rhizomatous perennial *Amphibromus scabrivalvis*. *Canad J Bot*, 78: 537–46.
- Cortina J, Maestre FT. (2005) Plant effects on soils in drylands: implications on community dynamics and ecosystem restoration. In: Tree Species effects in Soils: Implications for Global Climate Change. Binkley D, and O. Menyailo (Eds.). NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Craine JM, Reich PB. (2005) Leaf-level light compensation points in shade tolerant woody seedlings. *New Phytol*, 166:710–713.
- Crawford KM, Rudgers JA. (2012) Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass. *J Ecol*, 100: 1512–1521.
- Dickson TL, Foster BL. (2011) Fertilization decreases plant biodiversity even when light is not limiting. *Ecol Lett*, 14: 380–388.
- Fargione J, Tilman D, Dybzinski R, Hille Ris Lambers J, Clark C, Harpole WS, Knops JMH. Et al. (2007). From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proc Royal Soc B*, 274.
- Fridley JD, Grime JP, Bilton M. (2007) Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *J Ecol*, 95: 908–915.

- García-Palacios P, Soliveres S, Maestre FT, Escudero A, Castillo-Monroy AP, Valladares F. (2010) Dominant plant species modulate responses to hydroseeding, irrigation and fertilization during the restoration of semiarid motorway slopes. *Ecol Eng*, 36: 1290-1298.
- Gasque M, and P García-Fayos. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semiarid slopes of western Mediterranean areas. *For Ecol Manage*, 189: 251-261
- Gaudet CL, Keddy PA. (1998). A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334: 242-243.
- Gilpin ME. (1975) Limit cycles in competition communities. *Am Nat*, 109: 51-60.
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun vs. shade: a whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol*, 15:63-92
- Goldberg D, Turkington R, Olsvig-Whittaker L, Dyer AR (2001) Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecol Monogr*, 71:423-446.
- Gómez-Aparicio L, Valladares F, Zamora R. (2006) Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol*, 26: 947-958.
- Grace JB, Guntenspergen GR, Keough JR. (1993) The examination of a competition matrix for transitivity and intransitive loops. *Oikos*, 68: 91-98.
- Grime JP. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Kadmon R. (1995) Plant Competition along Soil Moisture Gradients: A Field Experiment with the Desert Annual *Stipa Capensis*. *J Ecol*, 1995; 83: 253-62.
- Kitajima K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98: 419-428.
- Loreau M, Hector A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412: 72-76.
- Lortie CJ, Callaway RM. (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *J Ecol*, 94: 7-16.
- Maestre FT, 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 FT, Bautista S, Cortina J. (2003) Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84: 3186-3197.
- Maestre FT, Cortina J. (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 271 (Suppl.): S331-33.
- Maestre FT, Cortina J. (2005) Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecol*, 27: 161-169.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol*, 97: 199-205.
- McAuliffe JR. (1984) Saguaro nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of saguaro. *Oecologia*, 64:319-321.
- Michalet R. (2007) Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytol*, 173: 3-6.

- Navarro FB, Lorite J, Fernández-Ondoño E, Ripoll MA, Jiménez MN. (2008) *Stipa tenacissima* as a nurse plant of the endemic species *Haplophyllum bastetanum* near Granada, SE Spain. *Appl Veg Sci*, 11: 63–72.
- Niering WA, Whittaker RH, Lowe CH (1963) The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, 142: 15–23.
- Padilla FM, Pugnaire FI. (2007) Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol*, 21: 489–495.
- Pugnaire FI, Haase P. (1996) Comparative physiology and leaf growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *AoB Plants*, 77: 81–86.
- Robinson RA, Sutherland WJ. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J Appl Ecol*, 39: 157–176.
- Schiffers K, Tielbörger K (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *J Ecol*, 94: 336–341.
- Silvertown J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol*, 19: 605–611.
- Soliveres S, DeSoto L, Maestre FT, Olano JM. (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 12:227–234.
- Soliveres S, García-Palacios P, Castillo-Monroy, AP, Maestre FT, Escudero A. et al. (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, Smit C, Maestre FT. (2015). Moving on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biol Rev*, 90: 297–313.
- Tielbörger K, Kadmon J. (2000) Indirect effects in a desert plant community: Is competition among annuals more intense under shrub canopies? *Plant Ecol*, 150:53–63.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM. (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annu Rev Ecol Evo. Syst*, 45:471–493.
- Trinder CJ, Brooker RW, Davidson H, Robinson D. (2012) A new hammer to crack an old nut: interspecific competitive resource capture by plants is regulated by nutrient supply, not climate. *PLoS ONE*, 7: e29413.
- Valiente-Banuet A, Verdú M. (2007) Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecol Lett*, 10: 1029–1036.
- Van Ruijven J, Berendse F. (2005) Diversity–productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *PNAS*, 102: 695–700.
- Violle C, Nemergut DR, Pu ZC, Jiang L. (2011) Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecol Lett*, 14: 782–7.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 33: 475–505.
- Williams L, Paquette A, Cavender-Bares J, Messier C, Reich PB. (2017) Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nat Ecol Evol*, 1: 0063.
- Wilson SD. (1993) Competition and resource availability in heath and grassland in the Snowy Mountains of Australia. *J Ecol*, 81: 445–51.
- Wilson MV. (2007) Measuring the component of competition along productivity gradients. *J Ecol*, 95: 302–308.



7

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 7

Conclusiones

CONCLUSIONES GENERALES

- El efecto neto de las macollas de *Stipa tenacissima* sobre plantones de *Olea europaea*, contrastado mediante un experimento manipulativo a gran escala, varió entre competencia y efectos neutros en función de las interacciones entre la disponibilidad de agua y nutrientes y la ontogenia de *O. europaea*.
- La interacción entre recursos moduló la intensidad de la competencia. Mientras que la adición de agua redujo el efecto competitivo de *S. tenacissima* sobre *O. europaea*, el nitrógeno intensificó dichos efectos negativos, con el efecto positivo del agua virando a negativo cuando se combinaba con la adición de nutrientes.
- La ontogenia fue el factor determinante en el resultado de la interacción entre *O. europaea* y *S. tenacissima* a medio plazo. El desarrollo de las plantas de *O. europaea* resultó en una disminución gradual en la intensidad de la competencia, que se volvió neutral o marginalmente negativa alrededor de dos años después de la plantación.
- El nivel general de estrés individual (desviación del óptimo de la especie) para los brinzales de *O. europaea*, que resultó de la combinación de las condiciones del sitio y la manipulación de la disponibilidad de recursos, apenas influyó en el resultado de la interacción. Por comparación con estudios previos sobre interacciones arbusto-*Stipa*, destaca el papel del factor "especie". La alta plasticidad y tolerancia al estrés de *Olea* pudo reducir la importancia de la mejora microambiental promovida por *Stipa* frente a la competencia por recursos.
- El grado de asimetría competitiva (no relacionada con la distancia filogenética o morfológica de las especies que interactúan), determinó el balance neto de la interacción y la productividad de comunidades mono y bi-específicas de tres herbáceas perennes mediterráneas. La disponibilidad de agua moduló el signo y la intensidad de las interacciones por parejas y determinó los mecanismos responsables de la productividad.
- Pequeñas variaciones en los rasgos funcionales y en las condiciones que modulan las diferencias en habilidad competitiva entre especies, pueden variar el balance neto de la interacción y eventualmente conducir a la diferenciación de nicho o al dominio entre especies, lo que agrega plasticidad y heterogeneidad al resultado de las interacciones planta-planta.
- La combinación experimental de diversidad genotípica intra-específica y diversidad inter-específica reveló que la diversidad genotípica intra-específica puede afectar a la productividad a través de

efectos de complementariedad, mientras que las diferencias entre especies promueven efectos de muestreo (presencia de especies más funcionales) en la productividad.

- Los efectos de complementariedad resultaron de una variación limitada de rasgos funcionales asociada a la diversidad intra-específica. Por el contrario, la variación de rasgos más amplia asociada con la diversidad entre especies promovió efectos de muestreo, a través de los cuales algunas especies dominan y suprimen a otras especies subordinadas.
- La dirección e intensidad de los efectos de muestreo parecen ser moduladas por variaciones genotípicas y fenotípicas dentro de las especies dominantes frente a variaciones en las especies subordinadas y sus correspondientes efectos de complementariedad. Variaciones muy marcadas dentro de las especies dominantes aumentarán los efectos de selección, mientras que entre las especies subordinadas los reducirán.
- La presencia de *Hordeum vulgare*, pero no su diversidad genética o densidad de plantación, facilitó el establecimiento de *Valerianella rimosa* en los primeros estadios de crecimiento. Sin embargo, ese efecto positivo desapareció al avanzar en las fases vitales de la especie.
- Los posibles beneficios para el crecimiento de *V. rimosa* derivados de la supresión de otras especies herbáceas por parte de *H. vulgare*, se compensaron por los efectos de competencia, probablemente por la luz, de *H. vulgare* sobre *V. rimosa*.

AGRADECIMIENTOS



Este documento es sólo parte del privilegio que supone el trabajar en lo que a una le gusta.

Todo comenzó gracias a la beca FPI (BES-2009-016382) dentro del proyecto AGL2008-05532-C02-01, del Ministerio de Ciencia e Innovación.

En cuanto a los agradecimientos con nombre y apellidos debo comenzar agradeciendo la labor de Susana Bautista de quien me llevo, no sólo la dirección y los valiosos aportes a esta tesis, sino gran parte de todo el aprendizaje y la pasión por este trabajo. Contigo cada reunión, aunque fuera en el trayecto entre un edificio y otro de la facultad, ha sido una clase de ecología.

I would like to thank Rob Brooker and Christian Schöb for allowing me to play in the Champions League for a while, for sharing with me your fun way of doing science and to make me feel at home during my stays in Scotland. You will always travel with me.

Al equipo fantástico formado por las Súper Nenas *et al.*, del que han entrado y salido varios nombres y apellidos, pero todas han sido la razón de mis sonrisas en las largas jornadas de campo, paellas en Casa Manuel, escaneos en el laboratorio, cervecitas contra 'el caloret', análisis de suelos... Diana, Anna, Núria, Fran, Rosario, Azucena, Lore, Angie y Anahí, gracias.

A los chicos/a del CEAM por tantas risas en mis inicios y en mis finales. Gracias a Thanos, Takis, David, Alejandro, Olga, Joanet, Jaime, Cholo y Alberto, de los cuales me llevo experiencias tan dispares que abarcan desde desenterrar olivos con acento francés, excavaciones arqueológicas para rescatar una Patrol, o viajar en el tiempo hasta la época del yugo y las flechas.

A todos los compis del Dpto. que han amenizado (y/o aún siguen haciéndolo) mi paso por aquí: A mi Khalil, Cristian, Karen, Vanesa, Santi, Soraya, Ely, Samantha, Àngela, Adrián, Andrés, Sonia, Valeriia, Eli, Edu, Ana, Walid, Pietro, Jeroen, Aymen, Fouzia e Issam. A Fran, Jose, Silvia, Ramón y Emilio por vuestras muchas colaboraciones... También gracias a la gente nómada que llegó para quedarse en mi vida como Leandro, Mari, Mart, Talita, Beth, Alessandra, Barron y Fernando.

Gracias a toda MI TRIBU sin la que mi vida estaría sin duda vacía. Ali, Ana, Anna, Andre, Clari, Conso, Cristian, Cristabel, Fran, Germán, Hassane, Jaime, Marina, Diana - Mi Xurri, Núria, Tere y Vicent. Extra gracias a Lore por toda su ayuda en el último acelerón y por tantas otras cosas.

Gracias a MI FAMILIA terrenal por apoyarme en todas las locuras y aventuras, y a la etérea, a ti mamá, por enseñarme sin darte cuenta que la vida es “un ratito”.

Gracias a los *iaios* por ayudarme a conciliar mis dos pasiones, cuando la segunda llegó al mundo. En el tema de la conciliación, no puedo obviar toda la ayuda y empatía recibida por parte de Susana Bautista y Alberto Vilagrosa haciendo que todo fuera más fácil, gràcies. También mil gracias a las tías y tíos de la TRIBU por aventurarse a hacer prácticas de puericultura en sus ratos libres. Y por supuesto a Pepe, por estar a mi lado formando equipo.

;;GRACIAS!! a todos por viajar en este tren, y en especial a Pepe y Dídac por estar conmigo en la cabina.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante