

Balance facilitación-competencia entre plantas a lo largo de gradientes de estrés biótico y abiótico

Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

Marina C. Cock
Ingeniera en Recursos Naturales y Medio Ambiente - Universidad Nacional de La Pampa- 2010

Lugar de trabajo: INCITAP (CONICET-UNLPam)



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Jose Luis Hierro

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de La Pampa)

MSc. (University of Florida)

PhD (The University of Montana)

Consejero de Estudios

Enrique Jose Chaneton

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad CAECE)

PhD Biología (Imperial College London)

JURADO DE TESIS

JURADO

Luciana Ghermandi

Lic. en Ciencias Biológicas

Doctor en Biología

JURADO

Alex Fajardo

Lic. en Ciencias Forestales

Doctor en Ciencias Forestales

JURADO

Juan Alberti

Licenciado en Ciencias Biológicas

Doctor en Ciencias

Fecha de defensa de la tesis: 05 de Marzo de 2018

Agradecimientos

A José, por asumir un compromiso serio en mi formación de posgrado, con responsabilidad y con el ejemplo. Por su apoyo en la generación y discusión de ideas y por todo lo que me ha enseñado a lo largo de estos años.

A Enrique, por su constante contribución de ideas y enseñanzas.

A CONICET, INCITAP y Neotropical Grassland Conservancy por el soporte institucional y económico.

A Ricardo y Carlos Ruiz, propietarios del establecimiento La Paz, por permitirme desarrollar allí los ensayos con excelente predisposición y atención. A todos los puesteros de La Paz, por el auxilio, la información, el mate y las charlas de campo.

A Elena, estudiante que se acercó con el afán de aprender y fue una ayuda desinteresada y clave durante todo el trabajo de campo de esta tesis.

A mi Padre, por ser un apoyo incondicional a mi formación de grado y postgrado y por su colaboración activa en las cuestiones técnicas y logísticas de los trabajos de campo de esta tesis.

A los botánicos de la UNLPam, Anibal Prina y Walter Muiño por la excelente predisposición para el reconocimiento de las plantas.

A mis compañeras Eugenia, Mariana y Nadia, por ayudarme en el día a día y por los consejos durante este proceso.

A James por sus consejos de escritura vía Skype y su apoyo a la distancia.

A Tichi y Ceci, por el apoyo logístico desde Buenos Aires.

A Juan, por su apoyo constante e incondicional a mi vocación.

Y finalmente a todos los que ayudaron con el trabajo de campo: Ana, Cecilia, Tato, Leandro, Nadia, Mariana, Juan y varios estudiantes de UNLPam. Sin su ayuda esto no hubiera sido posible.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.

Marina C. Cock

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS	III
DECLARACIÓN	IV
ÍNDICE GENERAL	V
INDICE DE FIGURAS.....	VII
INDICE DE IMÁGENES.....	VIII
ÍNDICE DE DIAGRAMAS	VIII
ABREVIATURAS	IX
RESUMEN	X
ABSTRACT	XI
CAPÍTULO 1 - INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. MARCO CONCEPTUAL	1
1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	4
1.2.1. Objetivo general.....	4
1.2.2. Objetivos específicos	4
1.3.3. Hipótesis.....	4
1.3. ÁREA DE ESTUDIO.....	5
1.3.1. Descripción del sitio.....	5
1.3.2. Descripción de las especies estudiadas.....	6
1.3.3. Gradientes de pastoreo en el área de estudio	7
1.4. APROXIMACIONES METODOLÓGICAS.....	8
CAPÍTULO 2 - APROXIMACIÓN DESCRIPTIVA AL ESTUDIO DEL BALANCE DE INTERACCIONES ENTRE <i>BACCHARIS ULICINA</i> Y PLANTAS VECINAS EN LOS PASTIZALES DEL BOSQUE DE CALDÉN.....	9
2.1. INTRODUCCIÓN	9
2.2. MÉTODOS.....	10
2.2.1. Descripción del sitio.....	10

2.2.2. Diseño del estudio y relevamiento de datos.....	11
2.2.3. Análisis estadístico.....	12
2.3. RESULTADOS	13
2.3.1. Nivel específico	13
2.3.2. Nivel comunitario	19
2.4. DISCUSIÓN.....	19
2.5. CONCLUSIONES	22

CAPÍTULO 3 - EFECTO DEL CANOPEO DE *BACCHARIS ULICINA* SOBRE PLANTAS VECINAS EN UN GRADIENTE DE PASTOREO..... 23

3.1. INTRODUCCIÓN	23
3.2. MÉTODOS.....	24
3.2.1. Descripción del sitio.....	24
3.2.2. Diseño experimental y relevamiento de datos.....	24
3.2.3. Análisis estadístico.....	25
3.3. RESULTADOS	26
3.4. DISCUSIÓN.....	29
3.5. CONCLUSIONES	30

CAPÍTULO 4 - BALANCE DE INTERACCIONES ENTRE PLANTAS SOMETIDAS A ESTRÉS HÍDRICO Y A LA PRESIÓN DE HERBÍVOROS 31

4.1. INTRODUCCIÓN	31
4.2. MÉTODOS.....	33
4.2.1. Descripción del sitio y especies estudiadas.....	33
4.2.2. Producción de plantas para el experimento.....	34
4.2.3. Diseño experimental y muestreo.....	34
4.2.4. Tratamientos de Pastoreo y Riego.....	36
4.2.5. Precipitación y riegos durante el estudio	37
4.2.6. Análisis estadístico.....	38
4.3. RESULTADOS	38
4.3.2. Protección anti-herbívoro según nivel de consumo.....	38
4.3.3. Efecto de <i>Baccharis</i> ante condiciones de estrés biótico y abiótico sobre el desempeño de <i>P. napostaense</i>	41
4.4. DISCUSIÓN.....	44
4.5. CONCLUSIONES	47

CAPÍTULO 5 - DISCUSIÓN GENERAL 48

ANEXO.....	51
Figura I. Temperatura promedio para General Acha, de enero a diciembre.....	51
Cuadros de Promedios $\pm 1ES$ (n=10 sitios, donde el promedio de cada sitio corresponde a las 5 subréplicas), de las distintas variables de desempeño en Gramíneas y Hierbas en los micrositios <i>Baccharis</i> y Abierto (Capítulo 2).....	52
Figura II (Capítulo 2). Nitrógeno total (%) en las muestras de suelo en <i>Baccharis</i> y Abierto.....	54
Cuadro I (Capítulo 2). Frecuencia relativa y cobertura de las especies en este estudio, ordenadas por frecuencia de mayor a menor.....	55
Cuadro II (Capítulo 3). Promedios de índices de Diversidad (Simpson) y Riqueza según Distancia a la aguada y micrositio.....	57
Cuadro III (Capítulo 4). Detalle del experimento por año.....	58
Figura III (Capítulo 4). Lluvias ocurridas y riegos aplicados mensualmente en los tres años de estudio con relación al promedio histórico (1921-2006).	59
Humedad edáfica en el período del estudio (Capítulo 4).....	60
Figura IV (Capítulo 4). Humedad edáfica (media $\pm 1EE$) en los micrositios <i>Baccharis</i> y Abierto, sin riego (panel izquierdo) y con riego (panel derecho), entre abril y noviembre en los tres años de experimentos.....	61
Figura V (Capítulo 4). Porcentaje de hojas en el canopeo de <i>Baccharis</i> en dos años consecutivos, entre agosto y noviembre.....	62
BIBLIOGRAFÍA.....	63

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Modelo de Bertness y Callaway (1994).....	3
Figura 1.2. Modelo de Malkinson y Tiëlborgger (2010).....	3
Figura 2.1. Mapa de la Provincia de La Pampa, con la región del caldenal, la zona y la distribución de los sitios de muestreo.....	12
Figura 2.2. Cobertura (%) de vegetación, broza y suelo desnudo en las superficies de muestreo en los micrositios <i>Baccharis</i> y Abierto.....	14
Figura 2.3. Cobertura (%) de las gramíneas (a) y hierbas (b) analizadas en las superficies de muestreo ubicadas en <i>Baccharis</i> y Abierto.....	14
Figura 2.4. Altura (a), Número de Inflorescencias (b) y Consumo (c) para las gramíneas analizadas, según su localización en <i>Baccharis</i> vs Abierto.....	16
Figura 2.5. Altura (a), Número de Inflorescencias (b) y Consumo (c) para las hierbas analizadas, según su localización en <i>Baccharis</i> vs. Abierto.....	17
Figura 2.6. Resultados del análisis de correspondencia.....	19
Figura 3.1. Cobertura de <i>P. napostaense</i> (a) y <i>S. elaeagnifolium</i> (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).....	26

Figura 3.2. Altura de plantas de <i>P. napostaense</i> (a) y <i>S. elaeagnifolium</i> (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).	27
Figura 3.3. Porcentaje de consumo de plantas de <i>P. napostaense</i> (a) y <i>S. elaeagnifolium</i> (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).	28
Figura 3.4. Número de inflorescencias promedio de las plantas de <i>P. napostaense</i> (a) y <i>S. elaeagnifolium</i> (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).	29
Figura 4.1. Representación gráfica de las hipótesis alternativas.....	33
Figura 4.2. Consumo (media \pm 1EE) de individuos de <i>P. napostaense</i> a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente decreciente de consumo), con y sin riego.	40
Figura 4.3. Altura (media \pm 1EE) de individuos de <i>P. napostaense</i> a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente creciente de consumo), con y sin riego.	42
Figura 4.4. Número de inflorescencias (media \pm 1EE) de individuos de <i>P. napostaense</i> a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente decreciente de consumo), con y sin riego.	44

INDICE DE IMÁGENES

Imagen 1.1. Ejemplar de <i>B. ulicina</i>	4
Imagen 1.2. Ejemplares de <i>B. ulicina</i> en distintos años	7
Imagen 2.1. Parche de <i>B. ulicina</i> (sub-arbusto de verde intenso en primer plano) en el bosque de caldén (árbol en el fondo de la imagen).	10

ÍNDICE DE DIAGRAMAS

Diagrama 3.1. Diseño de Experimento	25
Diagrama 4.1. Diseño de Experimento	36

Abreviaturas

cm	Centímetro
EE	Error estándar
Fig.	Figura
kms	kilómetros
m	metro
N	Norte
O	Oeste
vs.	<i>versus</i>

Resumen

Balance facilitación-competencia entre plantas a lo largo de gradientes de estrés biótico y abiótico

El balance de interacciones entre plantas determina en gran parte la estructura y composición de una comunidad. La hipótesis de gradiente-estrés propone que las interacciones positivas, de facilitación, son más frecuentes en ambientes con alto estrés físico (ej. temperaturas extremas, sequía) o biótico (fuerte presión de pastoreo), en tanto que las interacciones negativas, de competencia, son preponderantes en condiciones ambientales favorables. Existen numerosos factores no incorporados en estudios previos que podrían modificar esas predicciones. En particular, el balance de interacciones se ha estudiado mayormente entre plantas sometidas a un solo factor de estrés cuando en la naturaleza en muchos casos co-ocurren varios factores. En esta tesis se evaluó el resultado neto del balance de interacciones entre plantas en gradientes de herbivoría y de disponibilidad de agua. Se utilizó como sistema de estudio una planta no palatable común en la región, *Baccharis ulicina* (*Baccharis*, *Asteraceae*), y varias especies de plantas vecinas a ella. Se hicieron muestreos descriptivos a nivel específico y comunitario. Además, se implementaron un experimento de remoción de *Baccharis* en zonas con distinta presión de herbivoría y un experimento de trasplante de una gramínea dentro vs fuera de *Baccharis* en un gradiente de presión de herbívoros y con un tratamiento de riego. Los resultados de esta tesis muestran un efecto positivo importante por parte de *Baccharis* sobre la fecundidad de las especies dominantes de la comunidad en condiciones de herbivoría intensa, sugiriendo que es un efecto dado por protección anti-herbívoro. No hay evidencia de efectos de amortiguación de condiciones ambientales en las especies facilitadas por parte de *Baccharis*. La disponibilidad de agua no modificó el resultado del balance de interacciones positivas y negativas en este sistema. Estos resultados apoyan a la hipótesis de gradiente de estrés en el gradiente de herbivoría por lo que sugieren que el efecto de protección anti-herbívoro es preponderante en el resultado del balance de interacciones en este sistema, y es por tanto un factor clave en la conformación de la comunidad.

Palabras claves: hipótesis de gradiente de estrés, facilitación indirecta, interacciones entre plantas, plantas no palatables, gradiente de herbivoría.

Abstract

The structure and composition of a community are largely determined by the net balance of interactions between plants. The stress gradient hypotheses propose that positive interactions, that is facilitation, are more frequent in communities under high physical (e.g. extreme temperatures, drought) or biotic (herbivore pressure) stress, and that negative interactions would prevail in more favorable conditions. There are several factors, however, that are not included in previous studies about plant interactions that can modify these predictions. Particularly, the balance of interactions has been studied mostly in plants subjected to one stress factor when in nature usually several stress factors occur simultaneously. In this thesis interactions between plants were explored in a gradient of herbivore pressure and water availability. The study system consisted on an unpalatable plant frequent in the area, *Baccharis ulicina* (*Baccharis*, *Asteraceae*), and several neighboring plants species. A *Baccharis* removal experiment was performed in zones with distinct herbivore pressure. Also, a transplanting experiment of a grass inside vs. outside *Baccharis* was conducted in a gradient of herbivory and under irrigation conditions. The results of this thesis showed an important positive effect by *Baccharis* on the fecundity of the dominant species of the community under heavy grazing conditions suggesting that the positive effect was mediated by protection against herbivores. There was no evidence of a direct effect of amelioration of physical stress. Water availability did not modify the results of the net balance of positive and negative interactions in this system. These results support the stress gradient hypothesis in the consumer pressure gradient, suggesting that the effect of protection against herbivores governs the balance of interactions between plants in this system and that this mechanism is, in consequence, a key factor in assembling the community.

Key words: stress gradient hypothesis, indirect facilitation, plant interactions, unpalatable plants, herbivores gradient.

1.1. MARCO CONCEPTUAL

La estructura y composición de una comunidad están en gran parte determinadas por las interacciones positivas y negativas que ocurren entre plantas vecinas (Armas y Pugnaire 2005). Las interacciones negativas, de competencia, ocurren cuando una planta perjudica el desempeño de plantas vecinas (ej. sobrevivencia, crecimiento o fecundidad) a través del consumo de recursos que son limitados (Keddy 2001). Las interacciones positivas, o también llamadas de facilitación, ocurren cuando una especie, denominada “nodriza”, modifica directa o indirectamente el ambiente biótico o abiótico y de esta forma mejora el desempeño de especies vecinas (Brooker y Callaghan 1998; Vandenberghe et al. 2009). La facilitación puede ocurrir de forma directa por amortiguación de condiciones ambientales, modificación del sustrato o incremento de la disponibilidad de recursos, y de modo indirecto por la eliminación de competidores, la atracción de organismos beneficiosos (ej. polinizadores) y la protección del consumo de los herbívoros (Callaway 1995).

Durante varias décadas las investigaciones sobre interacciones entre plantas pusieron el foco en la competencia, ignorando el rol de las interacciones de facilitación en el ensamble de las comunidades (Bruno et al. 2003). Luego, numerosos ejemplos en diversos sistemas evidenciaron la importancia de la facilitación en procesos ecológicos a nivel de población y comunidad. La facilitación puede expandir el nicho fundamental de una especie (Bruno et al. 2003; Bulleri et al. 2015; Filazzola et al. 2017) y modificar sus patrones de distribución (Oesterheld y Oyarzábal 2004; Graff y Aguiar 2011). Además, contribuye a la riqueza específica y diversidad biológica (Callaway, Kikvidze y Kikodze 2000; Cavieres y Badano 2010; Hierro y Cock 2013, Mcintire y Fajardo 2014), puede aumentar el éxito de reclutamiento de las poblaciones (Castro et al. 2004; Lortie y Turkington 2010), y afectar incluso las trayectorias evolutivas de las especies (Valiente-Banuet y Verdú 2008, Kikvidze y Callaway 2009). El reconocimiento de la importancia de la facilitación ha permitido su inclusión en la teoría ecológica (Bruno et al. 2003, Mittelbach 2012).

Las interacciones positivas y negativas son procesos que co-ocurren en una misma comunidad y en un mismo par de individuos (Callaway y Walker 1997; Holmgren et al. 1997). El balance entre ambas determina un resultado neto positivo (facilitación) o negativo (competencia) y, en consecuencia, los efectos en la dinámica poblacional de las especies (Armas y Pugnaire 2005). Ese balance de interacciones depende de muchos factores, tales como las formas de vida (Gómez-Aparicio 2009; He et al. 2013), la edad (Pugnaire y Lázaro 2000; Miriti 2006; García-Cervigón et al. 2016), las estrategias de vida (Liancourt et al. 2005; Maestre et al. 2009; Graff y Aguiar 2016), y el origen (nativo vs. exótico, Kuebbing y Nuñez 2016) de las plantas intervinientes. La teoría sugiere que más allá de las variaciones dadas por los rasgos propios de las plantas, pueden hallarse patrones generales en el balance de interacciones en función de los niveles de estrés en el ambiente (Bertness y Callaway 1994; Alberti et al. 2008; He et al. 2013). La hipótesis de gradiente de estrés (HGE; Bertness y Callaway 1994) predice que el balance neto de las interacciones es positivo, de facilitación, cuando el estrés es elevado, sea este ambiental (abiótico) o por presión de herbívoros (biótico). Las interacciones negativas, por su parte, ocurrirían en situaciones de niveles de estrés intermedio (Fig. 1.1.).

Consistentes con la HGE, algunos trabajos han encontrado facilitación en situaciones de alta presión de los herbívoros (por ejemplo Graff, Aguiar y Chaneton 2007). Otros trabajos, por el contrario, han encontrado que ante elevada presión de herbívoros disminuye el efecto positivo a plantas vecinas, en relación a aquellas situadas en zonas de baja o intermedia presión de herbívoros (Brooker et al. 2006; Smit et al. 2007; Vandenberghe et al. 2009; Saiz y Alados 2012). Esta reducción del efecto positivo puede deberse a que ante la herbivoría intensa y generalizada la planta benefactora sufre daño (Smit et al. 2007), o bien el alimento comienza a escasear llevando a los herbívoros a incrementar el esfuerzo de búsqueda detectando incluso plantas que viven asociadas a otras plantas (Brooker et al. 2006, Soliveres et al. 2011).

Respecto a gradientes de estrés abiótico, se ha destacado que en zonas de aridez, en las que el agua es un recurso limitante, la facilitación directa por amortiguación de condiciones ambientales desfavorables es un mecanismo importante (Tewksbury y Lloyd 2001). Sin embargo, algunos trabajos han demostrado que en las situaciones de aridez prepondera la competencia (Tielbörger y Kadmon 2000; Maestre y Cortina 2004), o bien que ante condiciones muy extremas los efectos positivos disminuyen (Kitzberger et al. 2000; de Bello et al. 2011; Koyama y Tsuyuzaki 2012). Hay un debate vigente en lo que respecta al balance de interacciones entre especies de plantas según gradientes de estrés por disponibilidad de agua (Butterfield et al. 2015).

Dadas las contradicciones en los estudios de facilitación directa e indirecta, aún hay controversia acerca de cómo es la relación entre el nivel de estrés y el balance de interacciones entre plantas vecinas (Maestre y Cortina 2004; Maestre, Valladares y Reynolds 2006; Lortie y Callaway 2006; Maestre et al. 2009). Por ello se han elaborado modelos alternativos que proponen que la facilitación es más importante en condiciones de estrés intermedio mientras que en niveles severos las interacciones podrían ser neutras, o de competencia (ver Fig. 1.2., Malkinson y Tielbörger 2010; Holmgren y Scheffer 2010; Michalet et al. 2013). Las contradicciones halladas pueden deberse a la complejidad que reviste el hecho de que numerosos factores afectan el balance de interacciones, como a las distintas aproximaciones de los estudios: estudios que evalúan interacciones a nivel de pares de especies vs aquellos que las evalúan a nivel comunitario, estudios descriptivos vs. experimentales, o distintas variables de medición sobre las plantas estudiadas (He et al. 2013). También se ha señalado que hay una falta de realismo en los trabajos al considerar un único factor de estrés cuando en la naturaleza en la mayoría de los casos co-existen múltiples factores (Bulleri et al. 2008). La combinación de herbivoría y estrés biótico, por ejemplo, ha sido escasamente explorada. Se ha sugerido que prepondera el efecto de la herbivoría en el resultado del balance de interacciones (Smit et al. 2009) y que interacciones que son positivas en presencia de herbívoros pueden ser negativas en su ausencia, por el efecto de la competencia por agua (por ejemplo, Graff et al. 2007, Filazzola et al. 2017). Clarificar la relación entre estrés y balance de interacciones, así como sus efectos a niveles específico y comunitario, es importante no sólo desde el punto de vista teórico, sino que además permitiría predecir el rol de las interacciones bióticas como mediadoras de las respuestas de la comunidad y de las especies al cambio climático global (Brooker et al. 2008).

El objetivo de esta tesis es contribuir al conocimiento del balance de interacciones entre plantas vecinas sometidas a herbivoría y estrés hídrico y de esta forma re-evaluar la HGE. Se utilizó como sistema de estudio a la planta perenne no palatable *Baccharis ulicina* (de aquí en más *Baccharis*) y las plantas vecinas a ella en el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) en La Pampa, Argentina. Se ha observado que dentro de la superficie ocupada por *Baccharis*, otras plantas exhiben mayor tamaño y un mayor número de

inflorescencias que aquellas viviendo aisladamente (Imagen 1.1.) Dado que la región se caracteriza por tener estrés hídrico la mayor parte del año, y por estar sometida al pastoreo por parte del ganado vacuno (Cano et al. 1980), ambos factores estresantes afectan a la comunidad vegetal, pudiendo contribuir a la observación realizada.

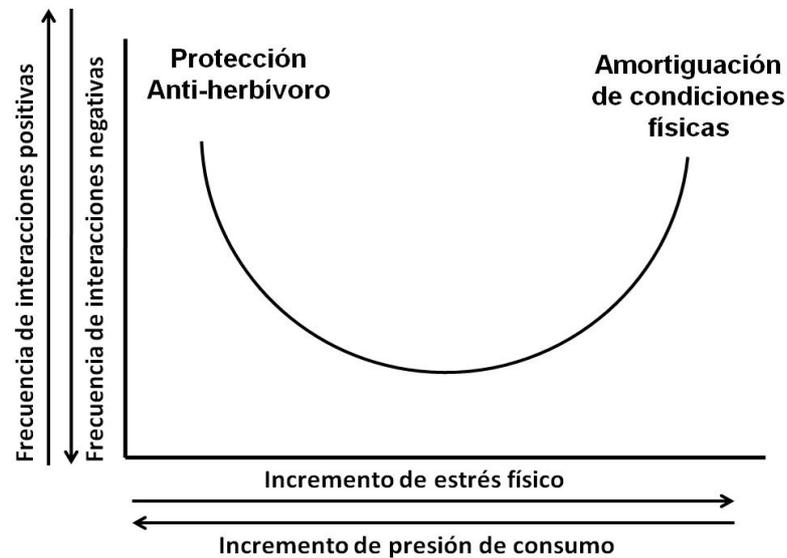


Figura 1.1. Modelo de Bertness y Callaway (1994)

Este modelo relaciona la frecuencia de las interacciones positivas y negativas con el nivel de estrés físico o por presión de herbívoros del ambiente. De acuerdo con este modelo, las interacciones de facilitación prevalecerían cuando el estrés es elevado, ya que ante fuerte presión de consumo es más probable la ocurrencia de facilitación por protección anti-herbívoro y en condiciones de estrés ambiental es más probable la amortiguación de esas condiciones.

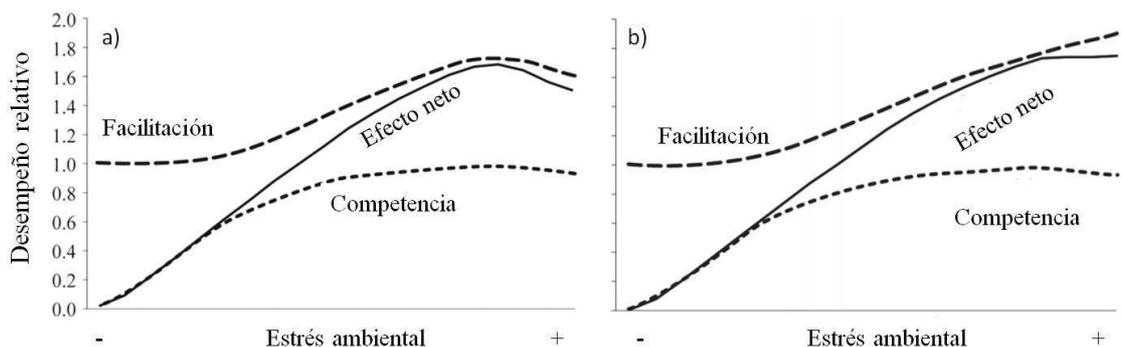


Figura 1.2. Modelo de Malkinson y Tiëlbörger (2010)

Este modelo relaciona el desempeño relativo de las plantas vecinas con los niveles de estrés. El desempeño relativo es el desempeño en función de ambos procesos, competencia y facilitación y a lo largo de un gradiente. Este modelo contempla la multiplicidad de factores, mientras que puede haber facilitación por aumento de nutrientes y humedad, también puede haber competencia por agua y nutrientes, y ambos procesos van modificando su importancia a través de los gradientes de estrés. Eso se expresa usando desempeño relativo. A diferencia del modelo de gradiente de

estrés mostrado en la Fig. 1.1., este modelo propone que, ante estrés severo, el efecto neto tiende a disminuir. Esto ocurriría porque la facilitación disminuye (a) o porque la competencia contrarresta el efecto positivo (b).



Imagen 1.1. Ejemplar de *B. ulicina*

En esta imagen pueden observarse las inflorescencias del pasto palatable, *P. napostaense*, dentro de la zona ocupada por *Baccharis*, así como también el alto consumo por parte de los herbívoros fuera de la zona ocupada por *Baccharis*.

1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

1.2.1. Objetivo general

Entender los mecanismos que modulan la intensidad relativa de las interacciones positivas y negativas entre plantas sometidas a estrés abiótico y consumo por herbívoros.

1.2.2. Objetivos específicos

1. Describir el patrón espacial de asociación entre *Baccharis* y plantas herbáceas y evaluar el efecto neto ejercido por *Baccharis* sobre la comunidad.
2. Evaluar el efecto de la biomasa aérea de *Baccharis* sobre el desempeño de plantas vecinas en función de un gradiente de pastoreo.
3. Determinar cómo la interacción entre estrés biótico y abiótico modifica el resultado neto del balance de interacciones positivas y negativas entre *Baccharis* y otras especies de la comunidad.

1.3.3. Hipótesis

Hipótesis 1. La presencia de *Baccharis* favorece el establecimiento, crecimiento y éxito reproductivo de plantas herbáceas vecinas.

Hipótesis 2. *Baccharis* ejerce efectos positivos sobre plantas herbáceas vecinas debido a la acción indirecta del canopeo que ofrece protección anti-herbívoro y no al efecto directo del mejoramiento de las condiciones edáficas provocadas por *Baccharis*.

Hipótesis 3. *Baccharis* ejerce efectos positivos sobre gramíneas palatables en áreas de fuerte presión de consumo, independientemente de la disponibilidad de agua, debido al efecto preponderante de protección anti-herbívoro. En situaciones de baja o nula herbivoría la baja disponibilidad de agua lleva a la competencia entre plantas vecinas.

1.3.ÁREA DE ESTUDIO

1.3.1. Descripción del sitio

El estudio se realizó dentro del bosque semiárido de caldén (*Prosopis caldenia*, caldenal). Fitogeográficamente, el caldenal es un distrito ubicado en la porción sur de la provincia del Espinal (Cabrera 1994, Fig. 1.4.). Este bosque se caracteriza por conformar un bosque abierto dominado por *P. caldenia* y con especies acompañantes tales como *P. flexuosa*, *Geoffroea decorticans*, *Schinus fasciculatus* y *Jodina rhombifolia*. El estrato herbáceo está compuesto principalmente por gramíneas perennes palatables, *Piptochaetium napostaense*, *Nassella tenuis* y *Poa ligularis* y otras no palatables, mayormente *Jarava ichu*, *N. tenuissima* y *Amelichloa brachychaeta* (Cano 1988).

La región presenta un clima semiárido (precipitación entre 150-250 mm a 250-500 mm, Noy-Meir 1973). La lluvia media anual es de 471,5 mm (datos para General Acha, alrededor de 50 km de los distintos sitios de estudio de la tesis, 1897-1989, www.worldclimate.com), la cual ocurre mayoritariamente entre octubre y abril. Se destaca la variabilidad inter e intra anual de las precipitaciones en la zona (Cano et al. 1980), siendo esto propio de las regiones áridas y semiáridas en todo el mundo (Noy-Meir 1973). Las bajas precipitaciones de la región se consideran un factor limitante para el desarrollo de la producción agropecuaria (Cano et al. 1980). Los datos de temperatura pueden verse en la figura I y los de precipitación en la figura III del Anexo.

El bosque de caldén es utilizado principalmente para el pastoreo de ganado vacuno durante el invierno, ya que sus principales gramíneas de valor forrajero tienen un ciclo invernal. El ciclo de pastoreo es desde abril-mayo hasta el final de la primavera, abarcando períodos de unos 6-7 meses. En algunas zonas también utilizan cultivos de invierno y alternan el pastoreo entre sitios de bosque de caldén y estos cultivos. Pero esto depende de la disponibilidad de tierras aptas para cultivos de invierno, así como de la disponibilidad de fuentes de agua en cada establecimiento (comunicación personal con productores). Los sitios de estudio de esta tesis consisten en establecimientos agropecuarios que utilizan el bosque de caldén para el pastoreo durante el invierno.

El bosque de caldén es un ambiente sometido a la presión de herbívoros y al estrés hídrico, lo que lo hace un sitio ideal para evaluar el balance de interacciones en plantas sometidas a ambos factores de estrés (Veblen 2008).

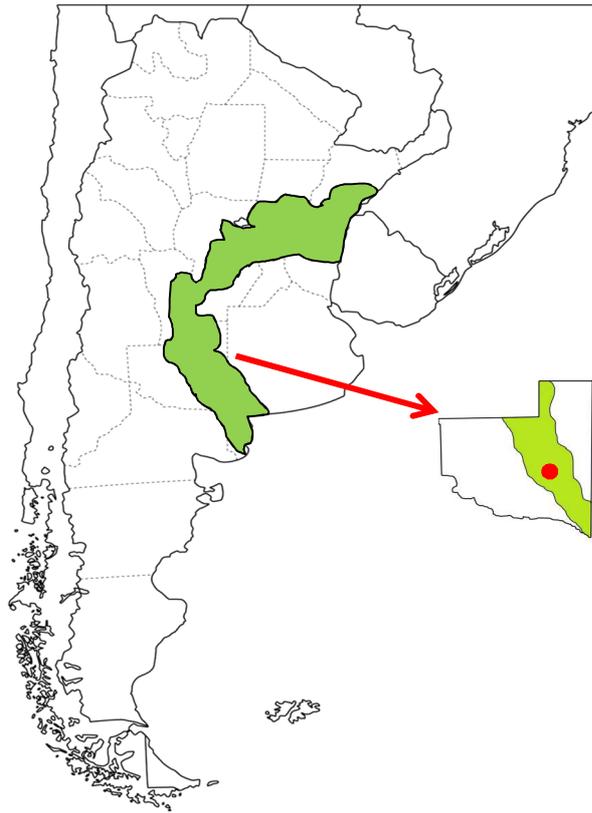


Figura 1.4. Provincia Fitogeográfica del Espinal

En esta figura puede verse la localización del Espinal en la Argentina y la ubicación del bosque de caldén en La Pampa. El punto rojo indica la localización de la zona donde se realizaron los distintos estudios de esta tesis.

1.3.2. Descripción de las especies estudiadas

Baccharis ulicina Hook y Arn. es un subarbusto perenne perteneciente a la familia *Asteraceae*. En Argentina crece en las regiones secas hasta el norte de Patagonia, y además crece en Bolivia (Cano 1988). Es de baja palatabilidad (no ramoneada, salvo en casos de extrema falta de otro forraje, Cano 1988) y muy frecuente en sitios de pastoreo en áreas de bosque de caldén. Su altura puede variar según el momento del año, oscilando entre 20 cm y 70 cm (Troiani y Steibel 2008). También varía el tamaño de su canopeo y la cantidad de follaje a lo largo del año y entre un año y otro (observación personal, ver Imagen 1.2.).

Piptochaetium napostaense (Speg.) Hackel es una gramínea perenne nativa de Argentina que se extiende desde Catamarca hasta Chubut (Cano 1988). Es muy palatable y de buena calidad y cantidad de forraje, por lo tanto, es importante para el productor agropecuario. Se utiliza principalmente desde otoño a primavera, ya que pasado ese período comienza a encañar y en verano baja su valor proteico (Cano 1988).

Otras especies de especial importancia por su uso en el bosque de caldén son *P. ligularis* Nees y *N. tenuis* (Phil.) Barkworth. Estas especies también son nativas en Argentina, y ampliamente distribuidas desde el centro al sur del país (Cano 1988). Al igual que *P. napostaense*, ambas tienen buena cantidad y calidad de forraje, y son utilizadas en invierno (Cano 1988). A diferencia de *P. napostaense*, estas especies son

más sensibles al pastoreo, pudiendo bajar su abundancia por el sobreuso prolongado (Cano 1988).



Imagen 1.2. Ejemplares de *B. ulicina* en distintos años

En la imagen de la izquierda puede observarse un ejemplar con su follaje completo, mientras que a la derecha el ejemplar no presenta follaje sino sólo ramas. Ambas fotografías corresponden al mes de noviembre, pero en dos años distintos.

1.3.3. Gradientes de pastoreo en el área de estudio

En diversas regiones del mundo se ha registrado que las fuentes de agua artificiales, instaladas para abastecer al ganado ovino y bovino, generan un patrón de presión de pastoreo diferencial, con efectos pronunciados en la cercanía que disminuyen en tanto aumenta la distancia a la fuente de agua (Brooks et al. 2006). Este patrón tiene efectos más pronunciados en zonas áridas y semiáridas, en las que los herbívoros deben regresar con mucha frecuencia a la fuente de agua (Lange 1969). En el caldenal a menudo los establecimientos agropecuarios presentan escasez de agua para abastecer al ganado, llevando a localizar una única aguada para grandes extensiones (Morici et al. 2003). En este sistema, se han detectado gradientes de presión de pastoreo en función de la distancia a la aguada en potreros de 600 has (Morici et al. 2006). En las zonas cercanas a la aguada, hasta unos 750 m, el pastoreo es excesivo, mientras que a distancias mayores a 1500 m el pastoreo es bajo, pudiendo haber subutilización de las especies valiosas (Nazar Anchorena 1988).

Este patrón, denominado piósfera, ocurre debido a la necesidad de los herbívoros de retornar con frecuencia a la fuente de agua y, a su vez, a la menor superficie disponible en la zona de la aguada (Lange 1969) que, por lo general, está ubicada en la esquina del potrero. Esto ocasiona cambios sobre los componentes físicos y bióticos del sistema. Los cambios físicos en la zona cercana a la aguada son la compactación de suelo por pisoteo, la acumulación de heces (Andrew y Lange 1983) y el consecuente aumento de nutrientes (Fernandez-Gimenez y Allen Díaz 2000). Los cambios bióticos son la disminución de la biomasa aérea de la vegetación (Andrew y Lange 1986), la disminución del éxito reproductivo por individuo así como el menor aporte de semillas al banco de suelo

(Morici et al. 2006). Estos efectos se traducen, a largo plazo, en cambios de la composición de especies, que incluyen la disminución de la cobertura y densidad de gramíneas perennes (Brooks, Matchett y Berry 2006, Todd 2006), los cambios en la cobertura de anuales (Nash et al. 1999, Todd 2006), el aumento de exóticas (Landsberg et al. 2003; Brooks et al. 2006) y la disminución de la riqueza específica (Todd 2006).

En esta tesis se utiliza este gradiente de pastoreo para comparar el balance de interacciones según el nivel de estrés por herbivoría. En mi conocimiento son escasos los trabajos que evalúan el balance de interacciones según gradientes dados por distancias que generan un uso diferencial del sitio (pero ver Verwijmeren et al. 2014, utilizan distancia a refugio). Utilizar un gradiente a la fuente de agua para el estudio de las interacciones resulta conveniente por varias razones. Primero, permite incorporar la variabilidad espacial existente dentro del cuadro (Andrew 1988). Luego, el gradiente desde la aguada representa un impacto acumulado de la exposición a los herbívoros, pudiendo entonces detectar patrones del pastoreo a largo plazo (Todd 2006). Por último, cuando logísticamente es imposible manejar las cargas, los gradientes de pastoreo desde la fuente de agua proveen una manera de observar los impactos de la presión de consumo en el suelo y la vegetación (Fernandez-Gimenez y Allen Díaz 2000). Esta aproximación además genera información valiosa no sólo sobre el balance de interacciones según los niveles de herbivoría, sino también sobre los efectos a nivel comunitario producidos por la distancia a la aguada en los establecimientos agropecuarios de la región.

1.4. APROXIMACIONES METODOLÓGICAS

Se sabe que las distintas aproximaciones metodológicas, así como las variables seleccionadas para el análisis, condicionan fuertemente el resultado de una investigación (He et al. 2013). En esta tesis se aborda el estudio del balance de interacciones entre plantas vecinas mediante diferentes aproximaciones. En el capítulo 2 se presenta un estudio descriptivo del balance de interacciones entre *Baccharis* y plantas vecinas (Hipótesis 1). Los estudios descriptivos poseen la desventaja de no permitir determinar los procesos intervinientes en la conformación de patrones. Sin embargo, mediante la proposición de hipótesis acerca de los procesos que subyacen los patrones se puede mejorar el grado de inferencia (McIntire y Fajardo 2009). Además, los estudios descriptivos tienen ventajas logísticas que hacen posible la incorporación de varios sitios de estudio y la evaluación de los efectos sobre varias especies de plantas y a nivel comunitario (por ejemplo, ver Hierro y Cock 2013, Callaway 2002). En el capítulo 3, se realiza un experimento de remoción del canopeo de *Baccharis* (Hipótesis 2). Aquí se manipula el sistema, pero se mantienen las especies vecinas por lo que es posible indagar sobre los efectos del canopeo y del pastoreo sobre varias especies. En el capítulo 4, por último, se evalúa el efecto conjunto del estrés hídrico y la herbivoría sobre el balance de interacciones a través de un experimento manipulativo (Hipótesis 3). Aquí se controlan las especies interactuando, mediante la adición de plantines *P. napostaense*. Este experimento sólo permite evaluar la interacción a nivel de pares de especies, y no a nivel comunitario, pero el grado de control es mayor respecto a un estudio descriptivo. Se implementa un tratamiento de riego y se evalúa el balance de interacciones en un gradiente de herbivoría. Esto permite conocer los efectos directos e indirectos por separado y en conjunto. De este modo, a través de distintas aproximaciones el objetivo global de la tesis es entender los mecanismos que modulan el signo y la intensidad de las interacciones bióticas entre plantas vecinas.

Capítulo 2 - Aproximación descriptiva al estudio del balance de interacciones entre *Baccharis ulicina* y plantas vecinas en los pastizales del bosque de caldén

2.1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones positivas y negativas entre plantas vecinas ocurren simultáneamente, y el balance neto entre esas interacciones afecta la estructura y composición de una comunidad (Holzapfel y Mahall 1999). Los herbívoros pueden modificar ese balance de interacciones y por lo tanto incidir de manera indirecta, y no sólo directa (como lo hacen a través del consumo selectivo de algunas especies) en la composición, riqueza y diversidad biológica de una comunidad (Callaway et al. 2000, 2005; Hierro y Cock 2013). Por ejemplo, plantas que compiten entre sí pueden, en situaciones de herbivoría intensa, ser favorecidas por vivir asociadas (Graff et al. 2007). Esto ocurre cuando una planta evita que plantas vecinas sufran daño por herbivoría y ese efecto positivo supera a los efectos negativos que conlleva vivir en vecindad (Holmgren et al. 1997).

Una planta puede proteger a otras de la herbivoría por poseer compuestos o estructuras (por ejemplo, plantas con espinas) que repelen o impiden el acceso de los herbívoros, o bien porque funcionan como refugio para que plantas vecinas no sean vistas por los herbívoros (Barbosa et al. 2009). La ocurrencia de este proceso demuestra que a menudo plantas consideradas indeseables en lo que refiere a la producción agropecuaria, tienen un rol importante en el mantenimiento de la biodiversidad en sistemas sobrepastoreados y/o favorecen la permanencia de aquellas especies consideradas deseables y que a menudo tienen una respuesta decreciente al pastoreo (Callaway et al. 2000, 2005).

Si bien las interacciones indirectas mediadas por herbívoros son procesos que han sido documentados ampliamente (por ejemplo ver Baraza, Zamora y Hódar 2006; Brooker et al. 2006; Graff et al. 2007; Smit et al. 2007), los trabajos que evalúan la composición de la comunidad en asociación a una planta y el desempeño de varias plantas en vecindad son poco frecuentes (pero ver Callaway et al. 2000, 2005; Rebollo et al. 2002; Hierro y Cock 2013). De acuerdo a Sotomayor y Lortie (2015), el método más utilizado en el estudio de interacciones indirectas, incluyendo a las interacciones mediadas por herbívoros, es el de pares de especies y la mayoría de los estudios incluyen menos de cinco especies en sus análisis. El balance neto de las interacciones está fuertemente influenciado por los rasgos de las plantas interactuantes (forma de vida, estrategia Maestre et al. 2009; He, Bertness y Altieri 2013; Graff y Aguiar 2016), por ello es importante que los estudios incluyan varias especies pertenecientes a distintos grupos funcionales en sus análisis. Además, los estudios reportan mayormente investigaciones de sólo un sitio (74% de los estudios) y raramente alcanzan los cinco sitios (Sotomayor y Lortie 2015). Es recomendable, por tanto, incluir estudios observacionales a nivel comunitario y en múltiples sitios, que complementen los estudios experimentales (Brooker et al. 2008). Esto permitiría conocer el rol de la facilitación en una comunidad, y por tanto entender su importancia respecto a otros procesos que ocurren en ella (Brooker et al. 2008). La facilitación es considerada importante si permite que un número considerable de especies vecinas sobrevivan y se reproduzcan cuando crecen junto a una planta benefactora (Brooker et al. 2008).

El pastoreo por parte de animales domésticos es uno de los impactos antrópicos más importantes sobre los ecosistemas en el mundo (Callaway et al. 2000). El bosque de caldén de la provincia de La Pampa no es una excepción y es aprovechado para pastoreo de ganado vacuno y a menudo sobrepastoreado, ya sea por ser sometido a altas cargas de ganado como por la falta de descansos estacionales que permitan la recuperación de los pastizales (Cano 1988). Por ello, explorar el balance neto de interacciones entre plantas vecinas, así como detectar si una planta es capaz de favorecer a las vecinas en presencia de herbívoros, o si tiene un rol importante en la conservación de la riqueza y diversidad, resulta de utilidad para la implementación de planes de manejo (Berkowitz et al. 1995). Especies no apetecidas por el ganado, tales como *Baccharis ulicina* –subarbusto perenne no palatable común en la región del bosque de caldén; *Baccharis*, de aquí en más muestran incrementos en su densidad con el sobrepastoreo (Imagen 2.1.), y se las considera a menudo “malezas” porque no son de utilidad para el consumo del ganado doméstico (Cano 1988). Sin embargo, dentro de la superficie ocupada por *Baccharis*, otras plantas pueden tener mayor tamaño y exhibir un mayor número de inflorescencias en sistemas pastoreados. El objetivo de este capítulo es describir ese patrón de asociación observado y documentar los efectos de una planta no palatable sobre plantas vecinas individuales y la comunidad vegetal. La hipótesis de trabajo es que *Baccharis* favorece el establecimiento, crecimiento y éxito reproductivo de plantas herbáceas vecinas en presencia de herbívoros.



Imagen 2.1. Parche de *Baccharis ulicina*.

En esta imagen se observa a *Baccharis* (sub-arbusto de verde intenso en primer plano) en el bosque de caldén (árbol en el fondo de la imagen). En zonas con sobrepastoreo de ganado vacuno *Baccharis* puede instalarse en grandes manchones.

2.2. MÉTODOS

2.2.1. Descripción del sitio

Este estudio se desarrolló en la zona central del distrito del caldenal en la provincia fitogeográfica del espinal, en cercanías a las localidades de Quehué y General Acha, La Pampa. La región es un bosque dominado por *Prosopis caldenia* al que acompañan varias especies de árboles, entre otros *P. flexuosa*. En el estrato herbáceo dominan pastos de importancia forrajera tales como *Piptochaetium napostaense* y *Poa ligularis*, y otras no palatables, mayormente *Jarava ichu*, *Nassella tenuissima* y *Amelichloa brachychaeta*. El clima es semiárido y, por la limitante hídrica, estos bosques son utilizados principalmente para la cría de ganado vacuno con pastoreo invernal, principalmente entre abril-mayo a noviembre-diciembre.

2.2.2. Diseño del estudio y relevamiento de datos

Para describir la asociación entre *Baccharis* y especies herbáceas del caldenal, se realizó un estudio observacional en 10 sitios sometidos a pastoreo de ganado vacuno y distantes entre sí por al menos 3 kms (Fig. 2.1.). El muestreo se realizó en diciembre de 2015, momento de floración de la mayoría de las especies del bosque de caldén. Los sitios se seleccionaron aleatoriamente, teniendo en cuenta que se encontrarán pastoreados por al menos dos meses y con cargas normales para la zona. Por lo tanto, se incluyeron sitios con cargas que oscilaron entre 0,35-1,36 animales por hectárea y con tiempos de pastoreo de entre 2 a 6 meses. En cada sitio, el muestreo se llevó a cabo en zonas en las que se observó la presencia de huellas y heces de ganado. En cada sitio se seleccionaron 5 individuos de *Baccharis* (a excepción de dos sitios con 3 y 4 individuos cada uno). *Baccharis* es una planta que se caracteriza por tener mucha variación en su porte, tamaño y vigor entre años, así como también dentro de un mismo sitio y entre sitios (M. Cock, observación personal). Por ello, en todos los casos, la selección de los individuos se realizó al azar, aunque restringido a aquellos que poseían tamaño y vigor normales, y a su vez fueran relativamente similares entre sí. Luego, a una distancia de al menos 1 m respecto de cada *Baccharis*, y en dirección aleatoria, se seleccionó un espacio abierto libre de la presencia de *Baccharis* y otras plantas con espinas o no palatables que pudieran estar actuando como benefactoras (de aquí en más denominado Abierto).

En ambos micrositios, es decir en cada *Baccharis* y Abierto, se estimó cobertura (%) de vegetación, broza y suelo desnudo en superficies de 0,50 m x 0,50 m. El área cubierta por *Baccharis* no se incluyó dentro del cálculo de vegetación total, dado que el objetivo en este caso es evaluar cómo la presencia de *Baccharis* puede o no aumentar la cobertura de otras especies vecinas. Además, se estimó la cobertura de cada una de las especies vecinas presentes y se midieron variables representativas del desempeño de las plantas. La cobertura se estimó de modo ocular y se contempló la posibilidad de superposición de estratos, pudiendo de este modo la cobertura total superar el 100%. Para medir las variables de desempeño se seleccionaron aleatoriamente tres individuos por especie y se les midió la altura (cm), el número de flores o inflorescencias y el daño por consumo (%). El daño por consumo se estimó de modo ocular como porcentaje de la planta dañada. Sólo se estimó consumo identificado por el corte en la planta. No se identificaron otros tipos de daños. En las superficies de muestreo con *Baccharis*, siempre se midieron individuos localizados dentro de su canopeo. Se tomaron muestras de suelo en ambos micrositios para evaluar sus contenidos de nitrógeno total. Luego de colectadas, las muestras de suelo fueron secadas al aire y almacenadas en frío hasta que fueron analizadas en mayo de 2017.

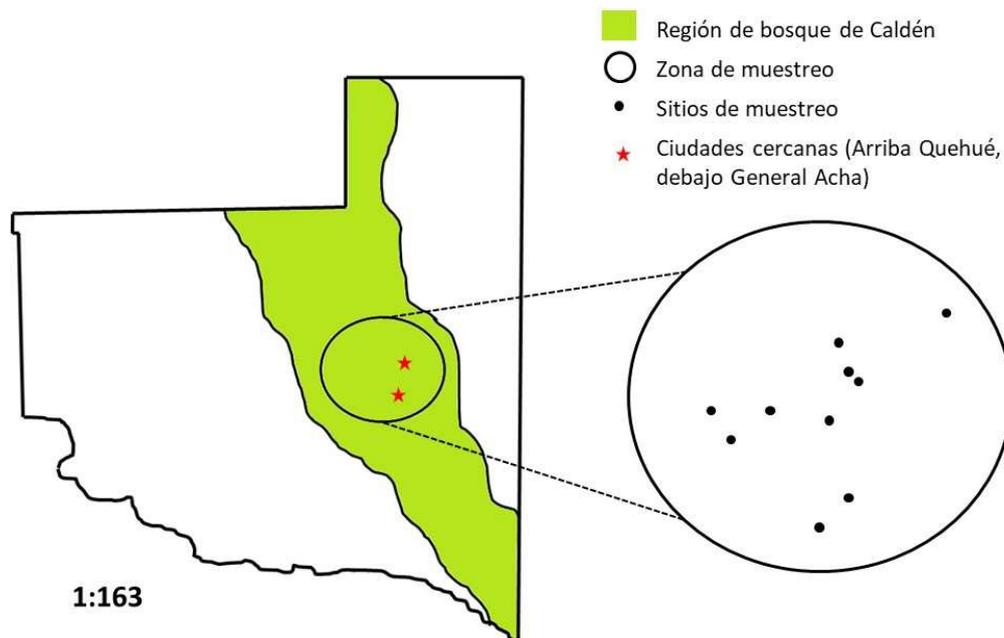


Figura 2.1. Mapa de la Provincia de La Pampa, con la región del caldenal, la zona y la distribución de los sitios de muestreo

2.2.3. Análisis estadístico

Se realizaron análisis estadísticos a nivel específico y comunitario usando el programa R (versión 3.3.1). Para los análisis a nivel específico se seleccionaron aquellas especies que estuvieron presentes en al menos el 20% de las superficies de muestreo en ambos micrositios (Anexo, Cuadro I), de modo de tener suficientes observaciones para realizar el análisis. Esto incluyó 6 especies de gramíneas y 6 de hierbas, por lo que fue posible representar dos grupos según formas de vida en este estudio. Todas las especies incluidas son nativas. En los modelos se incluyó la observación a nivel de micrositio. La variable cobertura incluyó el valor observado por cada especie vecina en cada superficie y el valor cero si la especie no estaba presente. Cobertura (%) de broza, vegetación y suelo desnudo, así como la cobertura (%) de cada especie vecina incorporada a este estudio, se analizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos, con distribución binomial usando la función *glmer* del paquete *lme4* (Bates et al. 2015). Los análisis de las variables de desempeño (promedios de altura y número de inflorescencias) se realizaron mediante modelos lineales mixtos usando la función *lme* del paquete *nlme* (Pinheiro et al. 2008) y los datos se transformaron en caso de no cumplirse los supuestos, utilizando las transformaciones logarítmica y raíz cuadrada, respectivamente. Consumo (%) se analizó del mismo modo que cobertura. En todos los casos se incorporó el factor Micrositio como fijo mientras que como factores aleatorios se incluyeron Par (n=3 a 5 pares *Baccharis*-Abierto por sitio) anidado dentro de Sitio (n=10 sitios). Esto representó un total de 47 superficies de muestreo para cada micrositio, y un número de observaciones variable según la ocurrencia de la especie en esa superficie. La significancia de los efectos fijos se evaluó a través de un análisis de la varianza tipo II del paquete *car* (John y Weisberg 2011). Los valores (χ^2 , gl y p) corresponden a la prueba de Wald para los términos del modelo. Esos valores pueden observarse en el Cuadro 2.1.

Para determinar si la composición de la comunidad difirió entre *Baccharis* y Abierto se realizó un análisis de correspondencia (DCA, Hill y Gauch 1980) y un PERMANOVA, en base a los datos de cobertura por especie. El análisis de correspondencia se realizó incorporando todas las superficies de muestreo que se ubicaron en ambos micrositios, sin separar por sitios. Para este análisis se utilizó la función DECORANA. Luego, con los valores de los ejes de ordenamiento de cada uno de los micrositios se calculó el promedio y el intervalo de confianza del 95 %. Las comunidades se consideraron distintas si no hubo solapamiento de los intervalos de confianza entre micrositios en al menos uno de los ejes (Callaway et al. 2005; Hierro y Cock 2013). Para realizar el PERMANOVA se usó la función adonis ingresando a la fórmula los índices de disimilitud calculados con el método Bray-Curtis (siguiendo la recomendación de Austin 2013). La significancia del factor Micrositio se calculó con 999 permutaciones (siguiendo a Schöb et al. 2017). Se ingresó el factor Sitio como bloque. Para ambos análisis se utilizó el paquete *vegan* (Oksanen 2015). Además, se calculó el índice de diversidad de Simpson y la riqueza para cada una de las superficies de muestreo. Diversidad y Riqueza se analizaron con modelos mixtos confeccionados del mismo modo que para las demás variables y se usaron modelos lineales mixtos y modelos lineales generalizados mixtos con distribución Poisson, respectivamente.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Nivel específico

La cobertura de vegetación fue cerca de 40% mayor en las superficies con *Baccharis* que en el Abierto; en tanto que el suelo desnudo mostró un patrón inverso y muy pronunciado, con tres veces más cobertura en el Abierto (Fig. 2.2.). La cobertura de broza no mostró diferencias significativas entre los sitios de muestreo. En lo que refiere a la cobertura por especie, de las seis gramíneas analizadas, cuatro tuvieron mayor cobertura en las superficies de muestreo situadas en *Baccharis*. *Sporobolus cryptandrus*, por su parte, mostró mayor cobertura en el Abierto (Cuadro 2.1., Fig. 2.3.a). Del grupo de las hierbas, sólo una (*Gamochoaeta subfalca*) mostró diferencias significativas y mayor cobertura en *Baccharis*, pero las diferencias no fueron de gran magnitud. *Plantago patagonica*, si bien mostró mucha variabilidad (la especie es particularmente abundante en uno de los sitios), duplicó su cobertura en el Abierto respecto al *Baccharis* (Fig. 2.3.b).

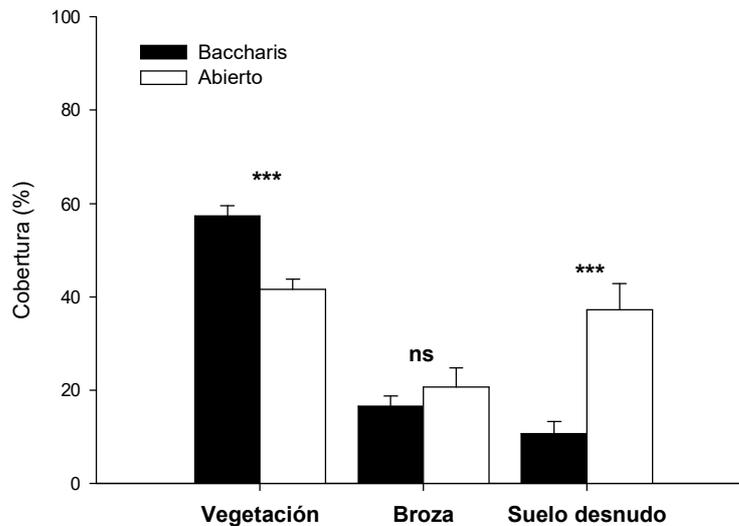


Figura 2.2. Cobertura (%) de vegetación, broza y suelo desnudo en las superficies de muestreo en los micrositos *Baccharis* y Abierto

Las barras indican media+1EE (n= 10 sitios). Las indicaciones ns: $p \geq 0,05$ *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis estadístico. $\chi^2_{Vegetación} = 44,954$, $gl=1$, $p < 0,001$; $\chi^2_{Broza} = 0,4563$ $gl=1$ $p = 0,499$; $\chi^2_{Suelo\ desnudo} = 69,115$ $gl=1$ $p < 0,001$.

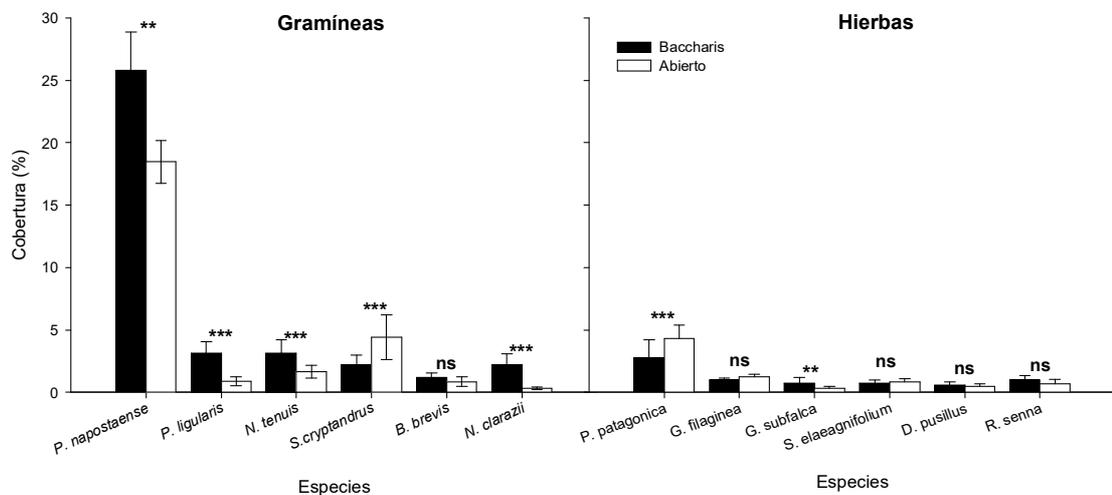


Figura 2.3. Cobertura (%) de las gramíneas (a) y hierbas (b) analizadas en las superficies de muestreo ubicadas en *Baccharis* y Abierto

Las barras indican media+1EE (n= 10 sitios). Las indicaciones ns: $p \geq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados de los análisis estadísticos. Los valores (media+1EE) pueden verse en el Cuadro I del Anexo.

Los individuos de todas las especies analizadas tuvieron mayor tamaño cuando estuvieron situados debajo de *Baccharis* respecto a cuando lo estuvieron en el abierto (Fig. 2.4.a y 2.5.a). Para el grupo de las gramíneas la altura de las plantas en *Baccharis* fue entre el doble y triple, según la especie, que las plantas en el Abierto (Fig. 2.4.a). En cuanto a las hierbas, tendieron a ser más altas cuando estaban situadas en *Baccharis* respecto a las del Abierto, alcanzando a al menos duplicar la altura en los casos de *G.*

subfalca, *D. pusillus* y *R. senna*. En el caso de *P. patagonica* y *Gamochaeta filaginea*, las diferencias de altura fueron menores, aunque significativas (Fig. 2.5.a).

Las gramíneas, a excepción de *Bromus catharticus* var. *rupestris*, produjeron más flores en *Baccharis*. La producción de inflorescencias fue muy baja en el Abierto para tres gramíneas de excelente valor forrajero, *P. napostaense*, *N. clarazii*, y *P. ligularis*, (Fig. 2.4. b). El grupo de las hierbas no mostró diferencias significativas en la producción de inflorescencias según el micrositio (Fig. 2.5.b).

El consumo fue mayor en las plantas creciendo en el Abierto para diez de las doce especies analizadas, que a su vez representan un 17% de las especies registradas (Fig. 2.4.c y 2.5.c). Puede observarse que las gramíneas mostraron niveles de consumo mayores que las hierbas, alcanzando valores del 70% para *P. ligularis* en el Abierto, la cual es muy palatable. Las hierbas por su parte mostraron comparativamente consumos más bajos, entre 3 y 25%.

En cuanto al nitrógeno total, no se encontraron diferencias según micrositio (Test Mann Whitney, $p=0,895$, Figura II, Anexo).

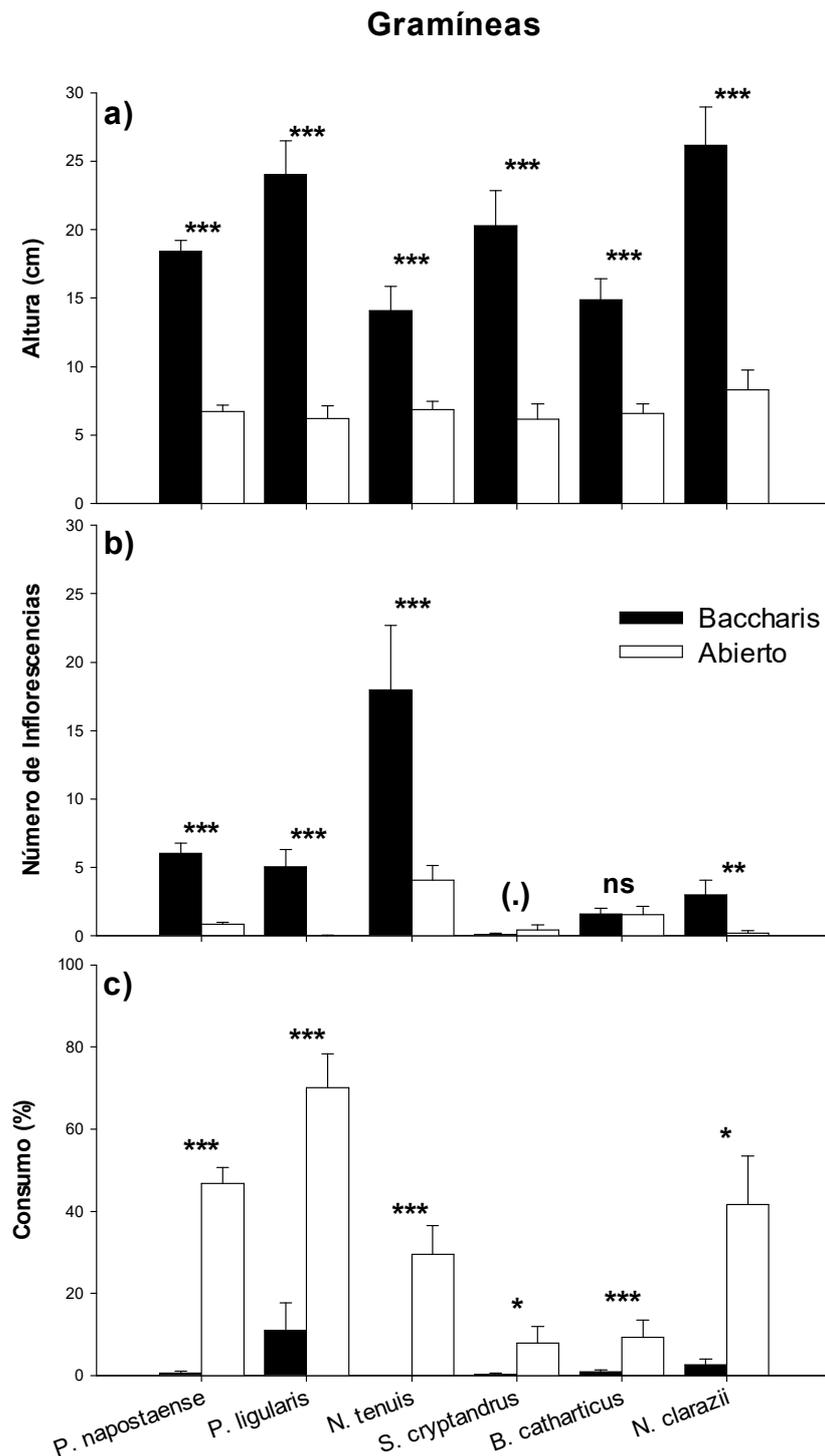


Figura 2.4. Altura (a), Número de Inflorescencias (b) y Consumo (c) para las gramíneas analizadas, según su localización en *Baccharis* vs Abierto

Las barras indican media+1EE (n= 10 sitios). Las indicaciones ns: $p \geq 0,05$, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis estadístico. (.) en *S. cryptandrus* indica que la especie no fue analizada por no poseer flores en la fecha de muestreo. Los valores (media+1EE) pueden verse en el Anexo.

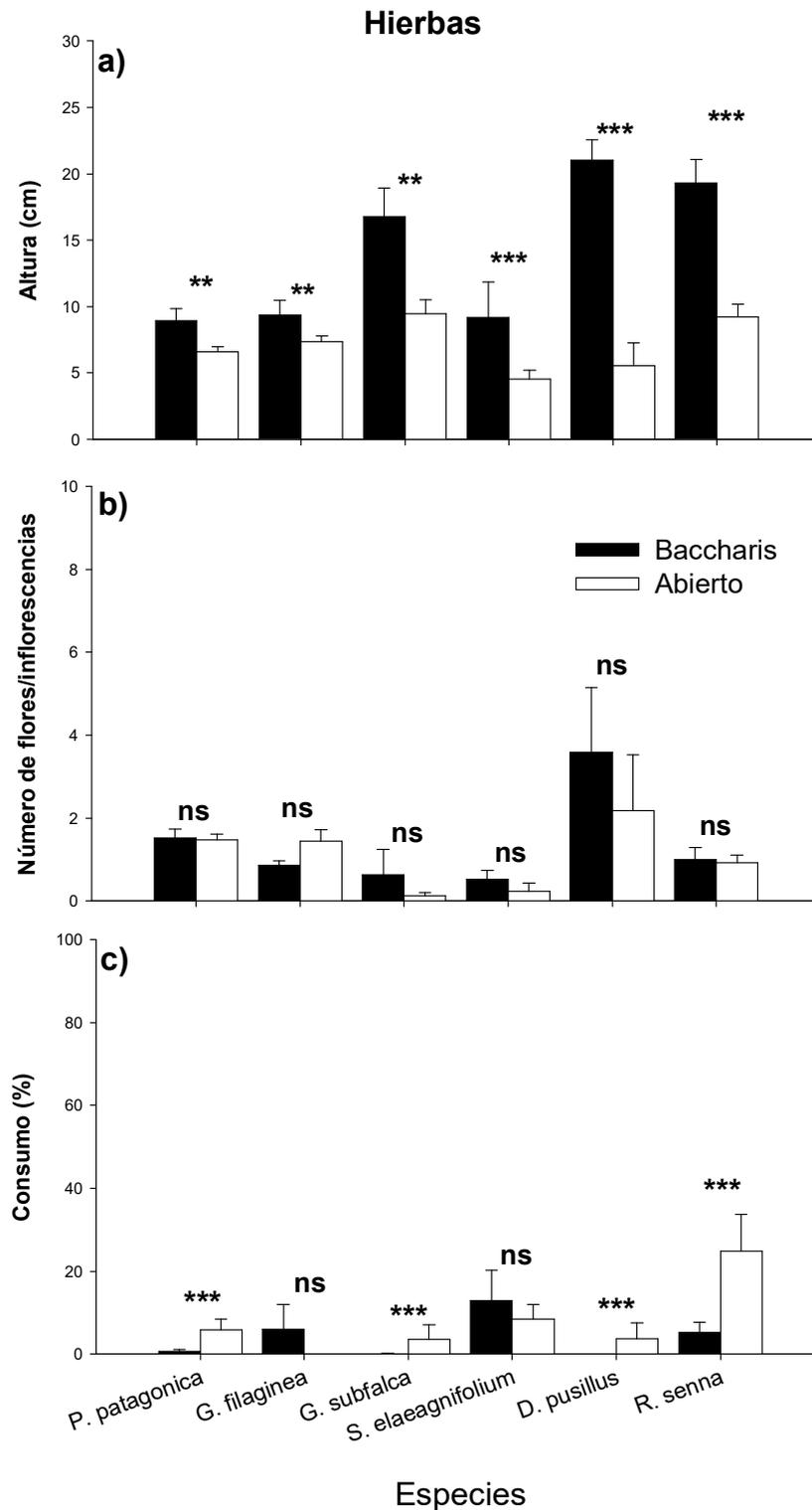


Figura 2.5. Altura (a), Número de Inflorescencias (b) y Consumo (c) para las hierbas analizadas, según su localización en *Baccharis* vs. Abierto

Las barras indican media+1EE (n= 10 sitios). Las indicaciones ns: $p \geq 0,05$, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis estadístico. Los valores (media+1EE) pueden verse en el Anexo.

Cuadro 2.1. Resultados estadísticos de los análisis de las especies de mayor frecuencia relativa

Especie	Altura	Número de inflorescencias	Consumo	Cobertura
<i>Piptochaetium napostaense</i>	$\chi^2=360,82$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=122,02$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=807,52$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=8,513$ gl=1 p=0,003
<i>Poa ligularis</i>	$\chi^2=79,945$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=81,292$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=171,64$ gl=1 p=0,119	$\chi^2=52,205$ gl=1 p<0,001
<i>Nassella tenuis</i>	$\chi^2=74,526$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=16,915$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=61,696$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=16,981$ gl=1 p<0,001
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	$\chi^2=284,49$ gl=1 p<0,001	-	$\chi^2=6,5981$ gl=1 p=0,01	$\chi^2=30,518$ gl=1 p<0,001
<i>Bromus catharticus var. rupestris</i>	$\chi^2=39,268$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=0,4554$ gl=1 p=0,500	$\chi^2=46,081$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=3,204$ gl=1 p<0,073
<i>Nassella clarazii</i>	$\chi^2=60,309$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=9,981$ gl=1 p=0,001	$\chi^2=6,5981$ gl=1 p=0,01	$\chi^2=51,041$ gl=1 p<0,001
<i>Plantago patagonica</i>	$\chi^2=10,007$ gl=1 p=0,001	$\chi^2=0,218$ gl=1 p=0,640	$\chi^2=17,955$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=24,365$ gl=1 p<0,001
<i>Gamochaeta filaginea</i>	$\chi^2=9,390$ gl=1 p=0,002	$\chi^2=11,767$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=2,4308$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=1,885$ gl=1 p=0,169
<i>Gamochaeta subfalca</i>	$\chi^2=10,356$ gl=1 p=0,001	$\chi^2=2,8812$ gl=1 p=0,089	$\chi^2=30,973$ gl=1 p=<0,001	$\chi^2=9,423$ gl=1 p=0,002
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	$\chi^2=21,761$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=2,570$ gl=1 p<0,108	$\chi^2=0,387$ gl=1 p<0,533	$\chi^2=0,8467$ gl=1 p=0,357
<i>Daucus pusillus</i>	$\chi^2=33,607$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=0,4737$ gl=1 p=0,493	$\chi^2=30,973$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=0,469$ gl=1 p=0,493
<i>Rinchosya senna</i>	$\chi^2=37,108$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=0,115$ gl=1 p=0,734	$\chi^2=51,912$ gl=1 p<0,001	$\chi^2=3,130$ gl=1 p=0,076

2.3.2. Nivel comunitario

Según el análisis de correspondencia, la composición de especies no difirió entre los microsítios *Baccharis* y Abierto, como lo demuestra la superposición de los intervalos de confianza de los microsítios en ambos ejes (Figura 2.6.b). El PERMANOVA indica diferencias significativas entre microsítios ($F=4,4366$, $gl=1$, $p=0,001$), pero arroja un valor $R^2=0,046$ por lo que no podría afirmarse que las comunidades son distintas. Asimismo, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre los microsítios para riqueza (*Baccharis*, $8,441\pm 0,331$; Abierto, $8,481\pm 0,444$ ($\bar{X} \pm 1EE$); $\chi^2=0,794$, $gl=1$, $p=0,372$) ni diversidad (*Baccharis*, $0,652\pm 0,206$; Abierto, $0,668\pm 0,490$ ($\bar{X} \pm 1EE$); $\chi^2=0,780$, $gl=1$, $p=0,376$).

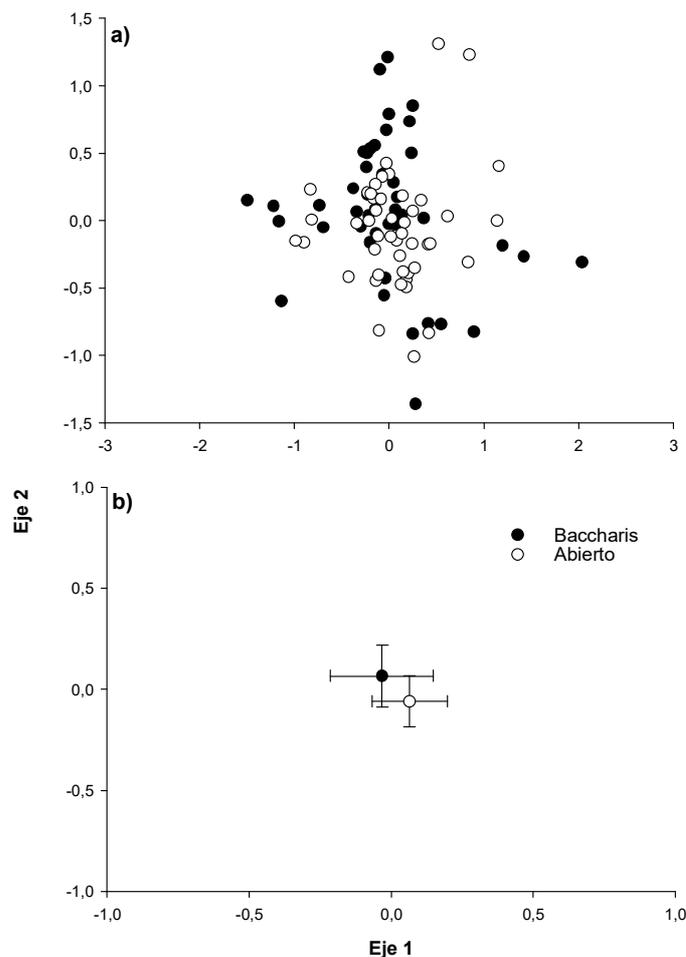


Figura 2.6. Resultados del análisis de correspondencia

Distribución de los valores de ordenación de la cobertura de vegetación en las cuadratas en *Baccharis* vs. Abierto (a, $n=47$ por microsítio) y promedio e intervalo de confianza del 95% de los valores de ordenación (b).

2.4. DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto neto del balance de interacciones de una planta no palatable sobre las plantas asociadas. Los resultados obtenidos sugieren que *Baccharis* ejerce un efecto neto positivo sobre la mayoría de las especies analizadas, y que el principal mecanismo actuando en esa interacción sería la protección frente a la

herbivoría. Diez de las doce especies analizadas, las cuales representan un 17% de las especies registradas en la comunidad, exhibieron mayor consumo cuando estaban en el Abierto, mientras que la mayor parte de los individuos ubicados dentro de *Baccharis* mostraron valores muy bajos o nulos de consumo. En las superficies ocupadas por *Baccharis* hay, además, mayor cobertura de vegetación y menor cobertura de suelo desnudo, por lo que esta especie podría actuar como protectora de la erosión edáfica ante condiciones de sobrepastoreo. Bajo esas condiciones, *Baccharis* logra permanecer e incluso aumentar su densidad (Cano 1988).

El efecto positivo de *Baccharis* se observó mayormente sobre el grupo de las gramíneas. Cinco de las seis gramíneas analizadas son más abundantes dentro de *Baccharis*, y cuatro de ellas son dominantes de la comunidad de estudio, son altamente apetecidas por el ganado y poseen el mayor valor forrajero en la región (Cano 1988). Estas especies representan a su vez un 23% de las gramíneas y un 9 % del total de las especies registradas en la comunidad. Todas las especies analizadas fueron más grandes en *Baccharis* que en el Abierto, pero en las gramíneas la diferencia fue mucho más pronunciada que en las hierbas. Se sabe que el consumo incide fuertemente sobre la altura de las plantas (Vandenberghé et al. 2009; Baraza y Valiente-Banuet 2017), pero además pueden influir la menor radiación solar incidente (Valladares et al. 2016) y el incremento en los niveles de recursos del suelo (Callaway 2007). Aquí no se detectaron diferencias en nitrógeno total entre micrositio. Por su parte, los datos mostraron un mayor consumo en las gramíneas que en las hierbas en los espacios abiertos. Esto sugiere que el ganado las prefiere por sobre las hierbas maximizando en ellas las diferencias de altura según micrositio. La fecundidad de las plantas, por su parte, fue mucho mayor para cuatro de las cinco gramíneas en *Baccharis*, respecto al Abierto, pero no se hallaron diferencias en las hierbas. Es posible que las hierbas, al ser menos consumidas, logren producir inflorescencias independientemente de la protección anti- herbívoro dada por *Baccharis*. En este sistema, la facilitación sería un proceso importante para el grupo de las gramíneas, ya que en ese grupo los efectos positivos se manifiestan en el éxito reproductivo (Brooker et al. 2008). Si *Baccharis* ofrece un refugio en el cual la reproducción de las gramíneas es posible, entonces a partir de allí se generarían semillas que pueden re-colonizar sitios adyacentes luego del sobre-pastoreo, permitiendo la recuperación de las especies de mayor valor forrajero de la región (Callaway et al. 2000; Rebollo et al. 2002; Oesterheld y Oyarzábal 2004).

Estudios previos proponen que las interacciones son especie-específicas (Callaway 1998; Fowler 2002; Lortie y Turkington 2008; Saiz y Alados 2012; Soliveres et al. 2012b), por lo que cada especie puede mostrar distinta intensidad y dirección en el balance de interacciones. Este trabajo ofrece varios ejemplos al respecto. Por un lado, una de las dos especies que no mostró diferencias en su consumo según micrositio fue *Solanum elaeagnifolium*, planta no palatable y que se protege de la herbivoría mediante espinas (Cano 1988). Un estudio previo de facilitación indirecta evidenció que esta planta no es favorecida por vivir en vecindad con una benefactora en presencia de herbívoros (Hierro y Cock 2013). Por otro lado, *Bromus catharticus* var. *rupestris*, mostró diferencias en consumo y altura según micrositio, pero esas diferencias no se manifestaron en el éxito reproductivo. Esta especie, en particular, es capaz de fructificar con poco desarrollo vegetativo, con unos pocos centímetros de altura en su follaje (Cano 1988), por lo que eso explicaría el hecho de que a pesar de ser más consumida en el Abierto eso no repercute en diferencias de fecundidad según micrositio. *Sporobolus cryptandrus* y *P. patagonica*, también fueron menos consumidas en *Baccharis* pero

fueron más abundantes en el Abierto, mostrando una respuesta contraria a la mayoría de las especies, tanto de gramíneas como de herbáceas

Aunque hubo respuestas diferentes a nivel específico, se observaron patrones generales según se trate de gramíneas o hierbas. La forma de vida de las especies interactuantes puede incidir fuertemente en el resultado y la magnitud del balance de interacciones (Gómez-Aparicio 2009; He et al. 2013). Se ha indicado que la forma de vida de la especie benefactora es lo que más influye en el balance de interacciones, siendo los arbustos los que generan un balance positivo (Gómez-Aparicio 2009). Asimismo, en lo que respecta a las plantas beneficiadas, los estudios también indican diferencias. Algunos trabajos indican que los árboles reciben efectos positivos y, las herbáceas, sean gramíneas o hierbas, negativos (Gómez-Aparicio 2009; He et al. 2013). Sin embargo, varios trabajos evidencian que tanto gramíneas como hierbas son favorecidas (Graff et al. 2007, Callaway et al. 2002, Hierro y Cock 2009). En este estudio, las gramíneas fueron más favorecidas que las hierbas, tal vez porque las hierbas sufrieron menos consumo, pero también puede ser que las gramíneas, por tener mayor habilidad competitiva, sufran en menor medida los efectos negativos por parte de *Baccharis*. La mayor habilidad competitiva de las gramíneas, respecto a otros grupos funcionales, ha sido reportado en estudios experimentales (Michalet et al. 2016) así como en meta-análisis (Gomez-Aparicio et al. 2009).

Dado que este estudio es descriptivo, no es posible descartar la incidencia de mecanismos alternativos o complementarios en el patrón encontrado. La mayor abundancia de algunas especies dentro de *Baccharis* puede deberse no sólo a que *Baccharis* facilita sus establecimientos y sobrevivencias, sino a que *Baccharis* puede también afectar la distribución de sus semillas. Si bien en arbustos la pérdida de semillas por granivoría puede ser mayor que en zonas abiertas (Aguar y Sala 1997; Lopez de Casenave et al. 1998), los arbustos también pueden atrapar semillas permitiendo un mayor reclutamiento de individuos debajo de su canopy (Giladi, Segoli y Ungar 2013; Bråthen y Lortie 2016). Del mismo modo, la mayor altura y producción de inflorescencias debajo de *Baccharis* puede deberse no sólo a su menor consumo, sino también al mejoramiento de condiciones ambientales (Callaway 2007). Este estudio no pretende separar todos los mecanismos incidiendo en el patrón, sino conocer si el efecto neto ejercido por *Baccharis* en condiciones de pastoreo es positivo, si ese efecto alcanza el nivel comunitario y si es relevante para la región. De todos modos, si el estudio de un patrón está acompañado por medidas indicadores de procesos, entonces puede proveer un mejor entendimiento del sistema (McIntire y Fajardo 2009). Los datos obtenidos aquí sugieren un proceso de protección frente al consumo por parte de *Baccharis*. Las fuertes diferencias de consumo registradas según micrositio evidencian que la facilitación indirecta, mediada por la herbivoría, es al menos un importante mecanismo en esta interacción.

Los efectos detectados a nivel específico no se manifestaron a nivel comunitario. La composición de especies en los micrositios *Baccharis* y Abierto es similar, según lo indican el análisis de correspondencia y los valores similares de riqueza y diversidad entre micrositios. El PERMANOVA arroja diferencias significativas, pero con un valor R^2 muy bajo, por lo que no puede concluirse que las comunidades son distintas. Si bien se ha señalado y evidenciado que la facilitación es un proceso que tiene efectos sobre la diversidad, son varios los trabajos que, al igual que éste, no detectan un aumento en la biodiversidad en el área ocupada por una especie benefactora (por ejemplo, Rebollo et al. 2002, Madrigal-González et al. 2016). En este sentido, se ha observado que *Opuntia sp.*, un cactus de la estepa de pastos cortos de Norteamérica que provee protección frente a la herbivoría a varios grupos funcionales, no muestra diferencias en cuanto a la composición

de su comunidad en comparación a la zona fuera del cactus, ya sea en condiciones con o sin pastoreo (Rebollo et al. 2002). Es posible que las plantas en el bosque de caldén, al igual que en la estepa de pastos cortos, tengan una alta tolerancia al pastoreo (Milchunas et al. 1988; Rebollo et al. 2002) y por ello puedan permanecer en zonas con y sin protección frente a los herbívoros. Es importante destacar que el efecto a nivel de pares de especies no necesariamente lleva a un efecto en la comunidad (Engel y Weltzin 2008), de allí la necesidad de complementar ambas aproximaciones (niveles específico y comunitario) para entender de forma global la importancia de un proceso en el sistema. Ahora bien, que no se detecten diferencias en biodiversidad entre ambos micrositios no implica que la presencia de *Baccharis* no tenga un rol importante en la comunidad. El bajo consumo y mayor éxito reproductivo de varias especies debajo de su canopeo, sugiere que el proceso de facilitación es relevante para la permanencia de estas especies en el sistema, dentro y fuera de *Baccharis*.

2.5. CONCLUSIONES

Este trabajo demuestra varios efectos de *Baccharis* en los sistemas pastoreados del caldenal en la provincia de La Pampa. Por un lado, dentro de *Baccharis* se observó una mayor cobertura de vegetación y menor de suelo desnudo. Por otro lado, se evidenció que *Baccharis* protege a una alta proporción de especies frente al consumo, con un efecto relevante sobre gramíneas, en las cuales la producción de inflorescencias es mucho mayor viviendo junto a *Baccharis*. Aunque no se detectaron efectos a nivel comunitario por parte de *Baccharis*, es probable que los efectos detectados a nivel específico sean importantes para la amortiguación de las condiciones de sobrepastoreo y, por lo tanto, para la permanencia de las especies asociadas a *Baccharis* en la región.

Capítulo 3 - Efecto del canopeo de *Baccharis ulicina* sobre plantas vecinas en un gradiente de pastoreo

3.1. INTRODUCCIÓN

Entre plantas vecinas ocurren interacciones directas e indirectas que pueden ser positivas, de facilitación, o negativas, de competencia. Algunos efectos positivos directos del canopeo de una planta son la disminución de la desecación, la amortiguación de temperaturas y el incremento de broza debajo de su canopeo (Callaway 2007; Bråthen y Lortie 2016). Esto puede repercutir en el suelo, generando mayor humedad, mayor contenido de nutrientes, y una mayor actividad microbiana (Rodríguez-Echeverría et al. 2015; Lozano et al. 2017). También ocurren efectos negativos directos tales como la competencia por agua y la intercepción de la radiación solar incidente (Callaway 2007). De modo indirecto, el canopeo puede proteger del consumo a plantas vecinas, aumentando su sobrevivencia, crecimiento o *fitness* (Callaway 2007).

El balance neto de esos efectos positivos y negativos, que ocurren simultáneamente, depende en parte de la importancia relativa de los factores estresantes que actúan en un ambiente y la capacidad de las plantas para amortiguarlos. Por ejemplo, en la estepa patagónica Argentina, los factores de estrés preponderantes son la escasez de agua, los vientos intensos y la herbivoría (Graff et al. 2007). Allí, el pasto no palatable, *Stipa speciosa* ofrece reparo del viento a plantas vecinas y al mismo tiempo compite por agua, pero en presencia de herbívoros prepondera el efecto positivo de protección frente al consumo, dando lugar a un efecto neto positivo (Graff et al. 2007).

La facilitación indirecta por protección anti-herbívoro es por lo tanto un fenómeno frecuente en sitios donde la presión de herbívoros es elevada (Hipótesis de gradiente de estrés, Bertness y Callaway 1994). Este tipo de interacción indirecta ha sido muy documentada en el mundo pero la mayoría de los estudios la evaluaron en situaciones de presencia vs ausencia de herbívoros, recibiendo menos atención lo que ocurre en situaciones con presión de herbívoro intermedia (Smit, Rietkerk y Wassen 2009). Luego, aquellos estudios que fueron realizados en gradientes de herbivoría demuestran en su mayoría resultados opuestos al modelo de gradiente de estrés con una disminución de los efectos positivos en condiciones de herbivoría intensa (por ejemplo ver Brooker et al. 2006; Smit et al. 2007; Vandenberghe et al. 2009; Saiz y Alados 2012). Sin embargo, acorde al modelo de gradiente de estrés, Graff et al. (2007) evidencian facilitación en condiciones de alta presión de consumo en un sistema árido, destacando el rol de la herbivoría en ambientes en los que prevalecía la idea de que el mecanismo de facilitación predominante es el directo, de amortiguación de las condiciones ambientales.

Si bien los resultados de los análisis de nitrógeno total en suelo (capítulo 1) no arrojaron diferencias entre *Baccharis* y espacios abiertos, no hay evidencia para descartar que otros factores, tales como textura o la biota del suelo, puedan estar contribuyendo a las diferencias encontradas entre los micrositos. Se sabe que la biota del suelo puede generar efectos positivos a largo plazo, incluso luego de la muerte de una planta benefactora (Lozano et al. 2017). Los microorganismos pueden, por ejemplo, neutralizar compuestos alelopáticos (Ehlers et al. 2014). Hay trabajos previos que evidencian la presencia de compuestos alelopáticos en varias especies del género *Baccharis* (Cazón et al. 2002; Céspedes et al. 2002; Verdi et al. 2005) y específicamente en *B. ulicina* se ha

encontrado que, en ensayos en invernáculo, los compuestos de su raíz y parte aérea pueden tener efectos negativos sobre las raíces de algunas gramíneas (Tucat et al. 2013). Por lo tanto, el suelo es un componente importante que explorar en este sistema. En este capítulo el objetivo es evaluar el efecto de la biomasa aérea de *B. ulicina* sobre plantas vecinas en un gradiente de pastoreo, así como discernir entre esos efectos y los efectos del suelo. La hipótesis de este trabajo es que *B. ulicina* ejerce un efecto neto positivo sobre el desempeño de plantas vecinas, y que ese efecto se debe a la acción indirecta del canopeo en la protección anti-herbívoro y no al efecto directo de las condiciones edáficas en *Baccharis*. Para evaluar esta hipótesis se realizó un experimento de remoción de la planta benefactora. Los experimentos de remoción resultan útiles para separar el efecto de la biomasa aérea del efecto del suelo y la raíz (Michalet et al. 2015) y evaluar los efectos de la pérdida o cambios de abundancia de una especie en un sistema (Díaz et al. 2003; Lortie y Turkington 2008). Si el suelo de *Baccharis* ejerce efectos positivos, entonces una especie palatable exhibirá mayor tamaño y producirá un mayor número de inflorescencias en la Remoción que en Abierto en zonas de baja herbivoría, mientras que una especie no palatable puede exhibir los efectos positivos del suelo, si los hubiera, a lo largo de todo el gradiente de herbivoría.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Descripción del sitio

El estudio se realizó en el establecimiento “La Paz” ubicado 40 km al oeste de la ciudad de General Acha, La Pampa (37° 22' S; 64° 36' O). Esta área se encuentra en el distrito del caldenal, dominada por caldén (*Prosopis caldenia*). Las especies estudiadas son *Baccharis ulicina* (*Baccharis* de aquí en más) sub-arbusto perenne no palatable, y dos especies vecinas, un pasto palatable de importancia económica en la región, *Piptochaetium napostaense* y una hierba no palatable, *Solanum elaeagnifolium*. *S. elaeagnifolium* posee espinas y compuestos que le otorgan defensa frente al consumo de los herbívoros (Cano 1988). Por ello, esta especie resulta útil incluir a fines de detectar posibles efectos directos del suelo.

3.2.2. Diseño experimental y relevamiento de datos

Para este experimento se seleccionaron tres aguadas las cuales distaron entre sí por al menos 2 kms. A partir de cada aguada se establecieron tres zonas a distancias crecientes, cercana (200-500 mts), intermedia (1000-1500 mts) y lejana (>1500 mts). En cada zona respecto a la aguada se seleccionaron al azar 8 pares de *Baccharis*, distantes entre sí por lo menos 10 m. A su vez, la distancia entre los *Baccharis* de cada par fue de al menos 2 m. Al seleccionar los pares de *Baccharis* se buscó que tengan tamaño, forma y vigor similares. Cercano a cada par, también a un mínimo de 2 m, se ubicó aleatoriamente el espacio abierto, sin *Baccharis*. Se buscó en todos los casos maximizar la distancia a los *Baccharis* circundantes. Luego, uno de los individuos de *Baccharis* de cada par fue removido previo al inicio del ciclo de pastoreo invernal (ver Diagrama 3.1.). La remoción se realizó en el mes de abril, previo al ingreso del ganado. La remoción no fue total, dado que extraer a un individuo de *Baccharis* de raíz generaría mucho disturbio. Por lo tanto, solo se removió la biomasa aérea realizando un corte al ras del suelo, y se repitió ese corte a lo largo del estudio de modo de evitar el crecimiento de rebrotes de *Baccharis*. De todos modos, cabe destacar que la remoción, aunque parcial, puede ocasionar no sólo el efecto de disturbio en el suelo, sino también puede modificar el aporte de nutrientes y generar cambios físicos en la estructura de hábitat (Díaz et al. 2003). En este trabajo, se eliminó

el efecto del canopeo (luz, temperatura, protección frente al consumo) pero no se eliminaron los posibles efectos del suelo y de la raíz.

En noviembre, momento de floración de la mayoría de las plantas del caldenal y el final del ciclo de pastoreo, se estimó en todos los microsítios la cobertura por especie (en %) en plots de 0,50 x 0,50 m y se midieron variables representativas del desempeño de las plantas. Para ello, se seleccionaron aleatoriamente tres individuos por especie, a los que se les midió altura (cm), número de flores o inflorescencias y se les estimó el daño por consumo (en %).

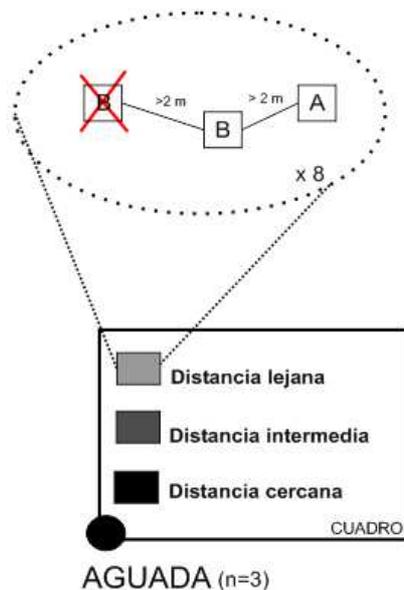


Diagrama 3.1. Diseño de Experimento

Se determinaron tres zonas a distancias crecientes desde la fuente de agua. En cada una de ellas se establecieron subréplicas conformadas por pares de *Baccharis* (B en el diagrama) y espacios Abiertos (A en el diagrama) ubicados en dirección aleatoria, todos distantes entre sí al menos 2 m. Luego, a uno de los individuos de *Baccharis* se lo removió (cruz en diagrama), mientras que al otro se lo dejó intacto.

3.2.3. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron mediante el programa R (versión 3.4.1). Se analizaron especies que estén presentes en al menos 90 plots, y que a su vez éstos estén distribuidos en los distintos microsítios y distancias a la aguada. Además de este criterio se tomó en cuenta la palatabilidad de modo de poder incluir en el estudio dos situaciones de palatabilidad contrastantes. Por ello, se realizó el análisis de los datos tomados para dos especies, *P. napostaense* (n=161 plots) y *S. elaeagnifolium* (n=90 plots). Las demás especies en el sistema presentaron abundancias tan bajas que no permitieron el análisis estadístico.

Se incluyó en cada modelo la observación a nivel de planta. La variable cobertura incluyó el valor observado por cada especie en cada superficie. No se incorporó el valor cero en caso de ausencia de la especie, porque en el caso de la remoción puede interpretarse que la ausencia se deba al tratamiento, lo cual no puede afirmarse que así sea. La cobertura se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos, con distribución binomial usando la función *glmer* del paquete *lme4* (Bates et al. 2015). La altura y el consumo (%) se analizaron mediante modelos lineales mixtos usando la función *lme* del paquete *nlme* (Pinheiro et al. 2008). El consumo fue transformado utilizando la transformación arcoseno para el cumplimiento de los supuestos. El número de inflorescencias se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos, con distribución Poisson usando la función *glmer* del paquete *lme4* (Bates et al. 2015). En todos los casos se incorporaron los factores Micrositio, Distancia (esto es distancia a la

aguada) como fijos mientras que como factores aleatorios se incluyó Aguada (n=3), Distancia (n=3), Subréplica (n=1-8 repeticiones de *Baccharis*-Remoción-Abierto, variando según la ocurrencia de la especie en esas repeticiones) y la planta vecina (n=1-3 según el número de individuos presentes), anidadas en ese orden. Esto representó un total de 72 superficies de muestro para cada microsítio, y un número de observaciones variable según la ocurrencia de la especie en esa superficie. La significancia de los efectos fijos se evaluó a través de un análisis de la varianza tipo II del paquete *car* (John y Weisberg 2011). Los valores (χ^2 , gl y p) corresponden a la prueba de Wald para los términos del modelo.

Para conocer los efectos a nivel comunitario, se calcularon el índice de diversidad de Simpson y la riqueza para cada una de las superficies de muestreo. Diversidad y Riqueza se analizaron con modelos mixtos confeccionados del mismo modo que para las demás variables y se usaron modelos lineales mixtos y modelos lineales generalizados mixtos con distribución Poisson, respectivamente. Se realizó además un PERMANOVA para saber si hay diferencias en la comunidad según Micrositios en las diferentes zonas a distancias crecientes desde la aguada. Para ello se usó la función *adonis* del paquete *vegan* ingresando a la fórmula los índices de disimilitud calculados con el método Bray-Curtis (siguiendo la recomendación de Austin 2013). La significancia de los factores Micrositio y Distancia se calculó con 999 permutaciones (Schöb et al. 2017). Se ingresó el factor Sitio como bloque. Se consideró que las comunidades serían distintas si el valor p es menor a 0,05 y siempre que el valor R^2 no sea muy bajo.

3.3. RESULTADOS

La cobertura de *P. napostaense* en los microsítios *Baccharis* y Remoción alcanzó un 50% más que en el Abierto en la zona cercana, mientras que en la zona intermedia y lejana no hubo diferencias de cobertura entre los tres microsítios ($\chi^2_{\text{Micrositio*Distancia}}=9,758$ gl=4, p=0,044, Fig. 3.1.a). La cobertura de *S. elaeagnifolium* por su parte no mostró diferencias significativas según microsítio en ninguna de las zonas establecidas a distancias crecientes a la aguada ($\chi^2_{\text{Micrositio*Distancia}}=2,436$ gl=4, p=0,6561, $\chi^2_{\text{Micrositio}} = 2,058$, gl=2, p=0,357, Fig. 3.1.b).

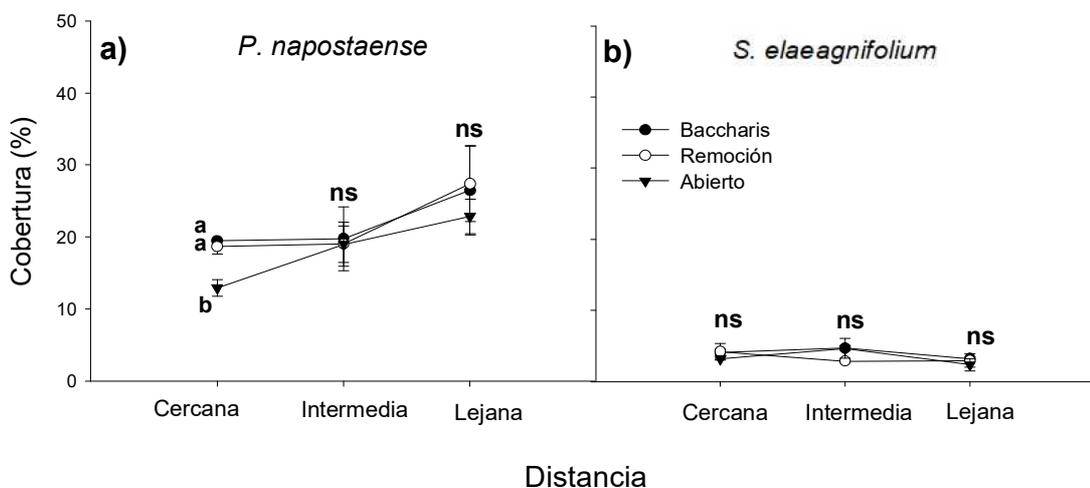


Figura 3.1. Cobertura de *P. napostaense* (a) y *S. elaeagnifolium* (b) según el microsítio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre)

Las barras indican media \pm 1EE (n= 3 aguadas). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (p<0,05) entre los micrositos en cada zona y a distancias crecientes desde la fuente de agua. ns indica que no hay diferencias significativas (p>0,05) entre ninguno de los micrositos.

La altura de *P. napostaense* fue el doble en *Baccharis* respecto al Abierto y la Remoción en la zona cercana, y esas diferencias se redujeron a distancias crecientes a la fuente de agua, pero siempre con diferencias significativas con mayor altura en *Baccharis* que en los micrositos sin canopeo ($\chi^2_{\text{Micrositio*Distancia}}=36,636$ gl=4 p<0,001). En las zonas cercana y lejana, no hubo diferencia de altura entre el Abierto y la Remoción, pero si las hubo en la zona intermedia (Fig. 3.2.a). *S. elaeagnifolium* mostró una tendencia a mayor altura en *Baccharis* pero no hubo diferencias significativas en la zona lejana a la aguada ($\chi^2_{\text{Micrositio}}=28,263$ gl=2 p<0,001, Fig. 3.2.b).

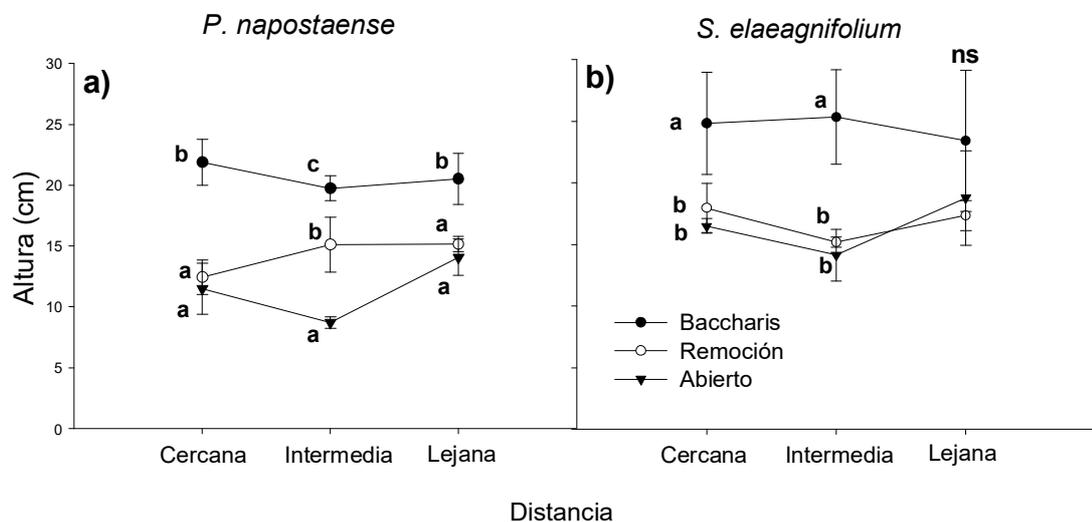


Figura 3.2. Altura de plantas de *P. napostaense* (a) y *S. elaeagnifolium* (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).

Las barras indican media \pm 1EE (n= 3 aguadas). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (p<0,05) entre los micrositos en cada zona y a distancias crecientes desde la fuente de agua. ns indica que no hay diferencias significativas (p>0,05) entre ninguno de los micrositos.

Piptochaetium napostaense fue escasamente consumido en *Baccharis* y mostró valores de alrededor de 20 % tanto en el Abierto como en la Remoción en la zona cercana a la aguada para luego decrecer a distancias crecientes desde la fuente de agua ($\chi^2_{\text{Micrositio*Distancia}}=29,090$ gl=4 p<0,001, Fig. 3.3.a.). *S. elaeagnifolium* por su parte no mostró diferencias de consumo según micrositio o distancia a la aguada ($\chi^2_{\text{Micrositio*Distancia}}=4,365$ gl=4 p<0,358, Fig. 3.3.b.)

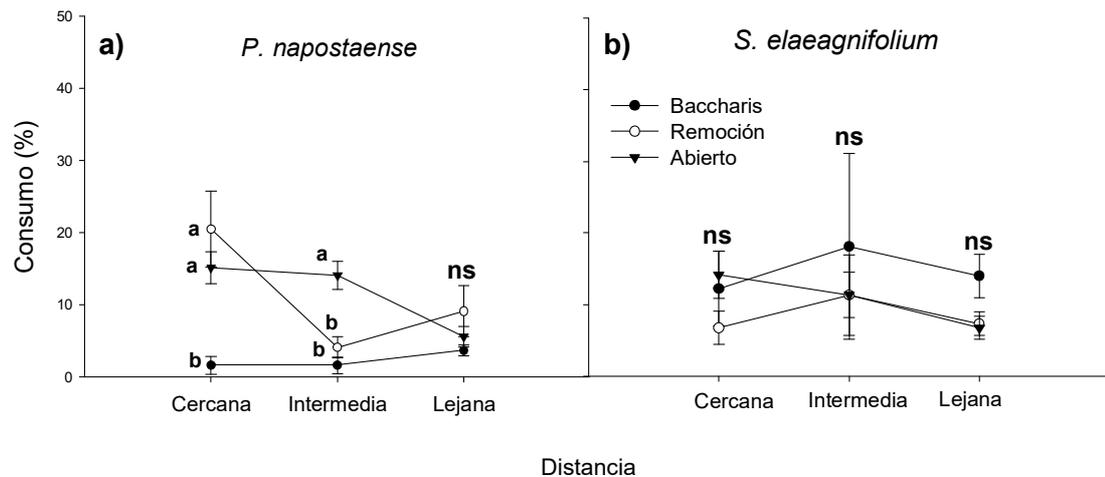


Figura 3.3. Porcentaje de consumo de plantas de *P. napostaense* (a) y *S. elaeagnifolium* (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre). Las barras indican media \pm 1EE (n= 3 aguadas). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre los micrositios en cada zona y a distancias crecientes desde la fuente de agua. **ns** indica que no hay diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ninguno de los micrositios.

Respecto al número de inflorescencias, en la zona cercana a la aguada los individuos de *P. napostaense* produjeron más inflorescencias cuando estaban situados en *Baccharis* que en la Remoción, y en la Remoción respecto al Abierto ($\chi^2_{\text{Micrositio} \times \text{Distancia}} = 113,423$ gl=4 $p < 0,001$). En la zona intermedia las plantas produjeron más inflorescencias en *Baccharis* y en la Remoción respecto al Abierto. No se detectaron diferencias entre ninguno de los micrositios en la zona lejana a la aguada (Fig. 3.4.a). En *S. elaeagnifolium* no se encontraron diferencias según micrositios ($\chi^2_{\text{Micrositio}} = 3,497$ gl=2 $p = 0,174$, Fig. 3.4.b).

Respecto al análisis comunitario, los análisis de riqueza y diversidad no detectaron diferencias significativas (Riqueza: $\chi^2_{\text{Micrositio} \times \text{Distancia}} = 1,063$ gl=4 $p = 0,9000$, $\chi^2_{\text{Micrositio}} = 2,2399$ gl=2, $p = 0,3263$; Diversidad: $\chi^2_{\text{Micrositio} \times \text{Distancia}} = 3,9825$ gl=4 $p = 0,4083$, $\chi^2_{\text{Micrositio}} = 3,3328$ gl=2, $p = 0,1889$). Los valores promedio y error estándar de riqueza y diversidad se presentan en el cuadro II del Anexo. El PERMANOVA no arrojó diferencias significativas para la interacción Micrositio*Distancia ($F = 0,7806$, gl=6, $p = 0,810$), pero se detectaron diferencias para los factores Micrositio ($F = 2,099$, gl=3, $p = 0,002$) y Distancia ($F = 5,498$, gl=2, $p = 0,001$). Sin embargo, los valores de R^2 fueron muy bajos en los tres casos ($R^2_{\text{Micrositio} \times \text{Distancia}} = 0,035$, $R^2_{\text{Micrositio}} = 0,062$ y $R^2_{\text{Distancia}} = 0,026$), indicando que la composición de las comunidades en los sitios es similar.

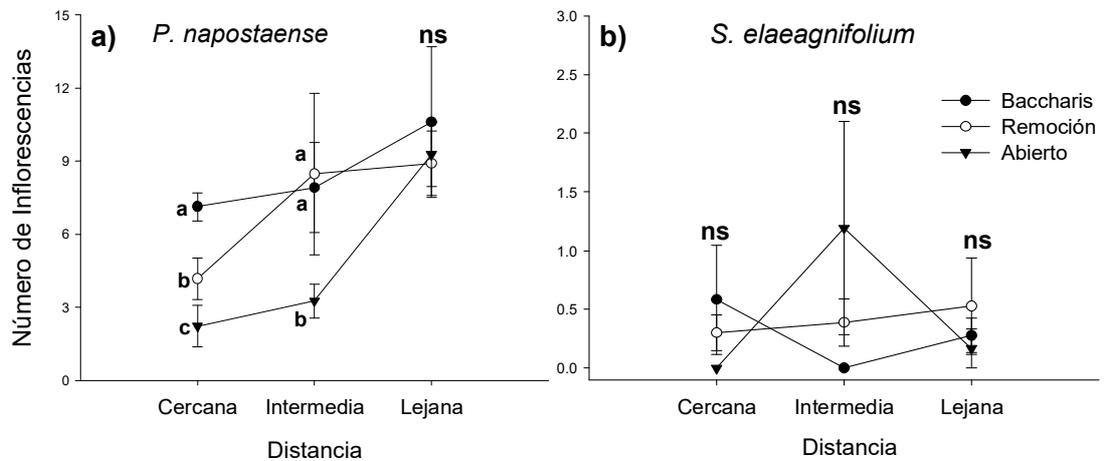


Figura 3.4. Número de inflorescencias promedio de las plantas de *P. napostaense* (a) y *S. elaeagnifolium* (b) según el micrositio y la distancia a la aguada al finalizar el ciclo de pastoreo (noviembre).

Las barras indican media \pm 1EE (n= 3 aguadas). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre los micrositios en cada zona y a distancias crecientes desde la fuente de agua. ns indica que no hay diferencias significativas entre ninguno de los micrositios.

3.4. DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue determinar si las condiciones edáficas debajo de *Baccharis* contribuyen al efecto positivo que éste ejerce sobre plantas vecinas. No hay evidencia de que el suelo pueda estar incidiendo en los patrones hallados, sino que hay una respuesta específica por parte de la planta palatable, *P. napostaense*, que es diferencial respecto al gradiente de consumo, lo que sugiere que la facilitación ocurre mediante mecanismos indirectos, de protección antiherbívoro. A su vez, la respuesta de *P. napostaense* en el gradiente de consumo es acorde a la hipótesis de gradiente de estrés, dado que se observó mayor producción de inflorescencias y menor consumo en *Baccharis* respecto a los micrositios sin canopeo en alta presión de consumo, y esos efectos positivos se disiparon a baja presión de herbívoros.

Mediante la remoción del canopeo de *Baccharis* el propósito fue además indagar acerca del efecto de la pérdida de esta especie en la abundancia y desempeño de las plantas vecinas (Díaz et al. 2003; Lortie y Turkington 2008). En la zona de mayor presión de consumo, el porcentaje de cobertura de *P. napostaense* en la Remoción fue mayor que en la del Abierto y tan alta como en la de *Baccharis*, lo que sugiere que un ciclo de pastoreo no sería suficiente para generar una reducción de la abundancia de pastos palatables. La abundancia de *S. elaeagnifolium*, por su parte, no varía entre los tres micrositios bajo ninguna situación de pastoreo, lo que apoya la idea de que el mecanismo de facilitación es indirecto, ya que sólo se detectaron diferencias entre micrositios en especies palatables.

Tanto *P. napostaense* como *S. elaeagnifolium* exhibieron mayor altura cuando estuvieron situados en *Baccharis* respecto a los micrositios sin canopeo. En *P. napostaense*, si bien el sombreado pudo incidir (Valladares et al. 2016), las diferencias en altura pueden explicarse principalmente por los datos de consumo, ya que éste fue mayor en individuos situados en los micrositios sin canopeo respecto a aquellos que crecieron junto a *Baccharis* (Vandenbergh et al. 2009; Baraza y Valiente-Banuet 2017), apoyando la hipótesis de facilitación por protección anti-herbívoro. En *S. elaeagnifolium*, en

cambio, no se observaron diferencias en consumo entre ninguno de los micrositios, por lo que la mayor altura en *Baccharis* podría explicarse principalmente por el efecto de sombreo (Valladares et al. 2016). Los individuos de *P. napostaense* en la Remoción exhibieron mayor tamaño que en el Abierto en la zona intermedia. Esas diferencias de tamaño encontradas entre ambos micrositios sin canopeo no puede atribuirse a un efecto directo del suelo. Hay que considerar que la altura inicial de las plantas en la Remoción es mayor que las del Abierto, por lo cual luego de un período de pastoreo las plantas en la Remoción pueden seguir superando en altura a aquellas situadas en el Abierto, dado que en la zona intermedia la herbivoría no es severa. Es decir, los experimentos de remoción muestran el efecto histórico en las plantas (Diaz et al. 2003), ya que no se inician con plantines en iguales condiciones. Si bien el efecto histórico puede representar una limitante para entender los mecanismos de facilitación, éste también aporta información relevante acerca de las consecuencias de la pérdida de *Baccharis* en el sistema. Este estudio sugiere que la pérdida del canopeo de *Baccharis* puede llevar a un detrimento importante en el tamaño de *P. napostaense* en el corto plazo sólo si el pastoreo es intenso.

Otra evidencia que aporta este estudio a favor de los mecanismos indirectos es la ausencia de un efecto positivo sobre la producción de inflorescencias en la zona de baja intensidad de pastoreo. Las plantas de *P. napostaense* no exhiben diferencias en fecundidad según micrositio en la zona alejada de la aguada. La detección de facilitación en zonas de baja herbivoría hubiera sugerido la ocurrencia de efectos positivos directos (Callaway 2007). Aquí el pasto palatable mostró, sin embargo, mayor producción de inflorescencias en *Baccharis* sólo en las zonas cercana e intermedia, pero no en la lejana, de baja intensidad de pastoreo. *P. napostaense* en la Remoción produjo mayor número de inflorescencias que en el abierto en la zona intermedia, pero no en la lejana, por lo que no puede inferirse que haya efectos del suelo en las diferencias observadas. Además, en la hierba no palatable nunca se observaron diferencias en el número de inflorescencias según micrositios. En conjunto, estos resultados sugieren, de nuevo, que el proceso de facilitación en este sistema es indirecto, por protección anti herbívoro.

Respecto a los efectos a nivel comunitario, este estudio en consistencia con el capítulo anterior no detecta diferencias en riqueza, diversidad ni composición de las comunidades en los distintos micrositios. Tal como se menciona en el capítulo anterior, hay otros estudios que al igual que este detectan efectos específicos, pero no comunitarios (por ejemplo, Rebollo et al. 2002, Madrigal-González et al. 2016).

3.5. CONCLUSIONES

El pasto palatable mostró mayor altura, fecundidad y número de inflorescencias en *Baccharis* que en las zonas sin canopeo en situaciones de mayor intensidad de pastoreo, mientras que la hierba no palatable no presentó patrones según micrositio (a excepción de diferencias que pueden explicarse por el efecto de sombreo), ni según intensidad de pastoreo. Estos patrones en conjunto sugieren que las diferencias halladas en éste y el capítulo 2 se deben, al menos en gran parte, a un mecanismo de protección frente a los herbívoros que se manifiesta, tal como propone la hipótesis de gradiente de estrés, en zonas con elevada presión de herbívoros. Este estudio, descarta la influencia de la biota del suelo en los patrones observados, pues no se detecta un efecto positivo sobre plantas viviendo en la Remoción en zonas de baja herbivoría ni en la planta no palatable.

Capítulo 4 - Balance de interacciones entre plantas sometidas a estrés hídrico y a la presión de herbívoros

4.1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones bióticas son procesos claves en la conformación de las comunidades (HilleRisLambers et al. 2012). Entre plantas vecinas ocurren simultáneamente interacciones negativas y positivas, y el efecto neto de estas interacciones depende del nivel de estrés en el ambiente (Callaway y Walker 1997, Holmgren, Scheffer y Huston 1997). Aún persiste un debate acerca de cómo es ese balance de interacciones en función de un factor de estrés y más aún, de varios factores estresantes co-ocurriendo en un ambiente (Brooker et al. 2008; Bulleri et al. 2011; Verwijmeren et al. 2014). De acuerdo a la Hipótesis de Gradientes de Estrés (Bertness y Callaway 1994), en condiciones más estresantes el balance neto de las interacciones es positivo, de facilitación, mientras que en condiciones más favorables, predominan las interacciones negativas, de competencia. Esto se fundamenta en que algunas plantas son capaces de amortiguar condiciones de estrés, por ejemplo, disminuyendo la temperatura y aumentando la humedad debajo de su canopeo (facilitación directa, Callaway 2007) o protegiendo a plantas vecinas de los herbívoros (facilitación indirecta, Callaway 2007). Por el contrario, en ambientes más favorables, que permiten una alta tasa de adquisición de recursos (Callaway 2007) y sostienen mayor densidad de individuos (Lawrence y Barraclough 2015) es esperable que se intensifique la competencia.

Si bien hay estudios que apoyan las predicciones del modelo de gradiente-estrés (por ej. ver Pugnaire y Luque 2001; Callaway et al. 2002; Le Bagousse-Pinguet 2008, He, Bertness y Altieri 2013, entre otros), también existen resultados contradictorios (por ej. ver Tielbörger y Kadmon 2000; Maestre y Cortina 2004, entre otros) por lo que se han propuesto hipótesis alternativas para explicar el balance de interacciones en función del estrés. Según el modelo unimodal (Malkinson y Tielbörger 2010; Holmgren y Scheffer 2010), la facilitación es más importante en condiciones de estrés intermedio mientras que en niveles severos las interacciones podrían ser neutras, o de competencia (Michalet et al. 2013). Las interacciones neutras pueden ocurrir cuando el estrés perjudica al benefactor llevando a la disminución de su efecto positivo (por ejemplo, ante elevada presión de herbívoros, el benefactor es consumido, Baraza, Zamora y Hódar 2006), o bien cuando el efecto del estrés es tan grande que anula el efecto positivo de la planta benefactora (Kitzberger et al. 2000; Koyama y Tsuyuzaki 2012). Por otro lado, balances netos negativos en extremos de gradientes de aridez son frecuentes debido a que la competencia por agua supera al efecto positivo de la planta benefactora (Tielbörger y Kadmon 2000; Maestre y Cortina 2004; Armas y Pugnaire 2005).

Varios factores podrían alterar las predicciones del modelo de gradiente de estrés. Por lo general, el balance de interacciones ha sido mayormente evaluado bajo un único factor estresante, y esto pudo haber contribuido a inconsistencias en las predicciones del modelo ya que normalmente en la naturaleza co-ocurren varios factores (Bulleri et al. 2011; Soliveres et al. 2011, 2012a; Mod et al. 2014). Recientemente algunos trabajos que evaluaron la acción conjunta de dos factores de estrés demostraron que niveles elevados de un factor pueden anular la facilitación frente a otro factor estresante, modificando así las predicciones del modelo. Por ejemplo, en condiciones de baja concentración de nutrientes un arbusto tiene menor biomasa y por tanto, menor capacidad de amortiguar las condiciones de sequía,

perdiendo su potencial como benefactor en zonas áridas (Le Bagousse-Pinguet et al. 2013). También se ha observado que ante la acción combinada de sequía y viento, las plantas en cojín, que típicamente se las ha evidenciado como benefactoras (Cavieres et al. 2005; Badano et al. 2007), no tienen efecto positivo sobre las plantas vecinas (de Bello et al. 2011). Sin embargo, aún son escasos los estudios que evalúan la acción conjunta de varios factores estresantes de forma co-ocurrente por lo que hasta el momento las predicciones no son claras (pero ver Bulleri *et al.* 2011; Soliveres *et al.* 2011, 2012). En particular, no hay estudios empíricos que evalúen cómo el estrés abiótico (i.e. sequía) combinado con distintos niveles de estrés biótico (i.e. herbivoría) modifica el balance de interacciones negativas y positivas.

La superposición de estrés biótico y abiótico generaría distintos escenarios (Bulleri et al. 2011). En presencia de consumidores, las interacciones positivas se mantendrían independientemente del nivel de estrés hídrico debido al efecto preponderante de protección anti-herbívoro (Smit et al. 2009). Por otro lado, también es posible que la protección anti-herbívoro sea importante si el ambiente es favorable, ya que sostiene mayor abundancia de herbívoros (Smit et al. 2009; Bulleri et al. 2011). Por su parte, en condiciones desfavorables, la competencia por agua podría superar el efecto positivo de protección anti-herbívoro, o bien el alimento disponible se reduciría, pudiendo aumentar el esfuerzo de búsqueda de alimento por parte del herbívoro, por lo que la ocurrencia de extremos en ambos factores anularía el efecto de protección anti-herbívoro (Soliveres et al. 2011). Por lo tanto, también es probable que la facilitación indirecta sea importante en ambientes con estrés físico intermedio (Maestre y Cortina 2004; Smit et al. 2009).

En este capítulo el objetivo es evaluar el balance de interacciones entre plantas sometidas a dos factores de estrés co-ocurrentes, biótico y abiótico. Para ello, se realizó un experimento con plantas ubicadas en dos microsítios, debajo de una planta benefactora y en un espacio libre de la benefactora (de aquí en más, Abierto) sometidas a distintos niveles de presión de consumo y a distinta disponibilidad de agua. La hipótesis general es que la interacción entre el estrés biótico y el abiótico modifica el balance de interacciones interespecíficas en plantas. Específicamente propongo las siguientes hipótesis alternativas, mutuamente excluyentes:

- a.** En condiciones de alto estrés hídrico y presión de consumo, el balance neto de las interacciones es positivo debido al efecto conjunto de amortiguación de condiciones ambientales y de protección anti-herbívoro (Figura 4.1.a).
- b.** En condiciones de alto estrés hídrico, el balance neto de las interacciones es negativo debido a que el efecto de la competencia del benefactor por el recurso agua supera al positivo de protección frente a la herbivoría (Figura 4.1.b).

Las predicciones asociadas a estas hipótesis son las siguientes:

- a.** El consumo en las plantas situadas debajo del canopy del benefactor será menor que aquellas en espacios abiertos. Por lo tanto, las plantas debajo del canopy del benefactor alcanzarán mayor tamaño y producirán más inflorescencias respecto a los del micrositio Abierto en zonas con fuerte presión de consumo. En condiciones de sequía en tratamiento sin riego, las plantas tendrán mayor tamaño y producirán más flores cuando crecen junto al benefactor independientemente de los niveles de pastoreo, por el efecto de amortiguación de condiciones ambientales (consistente con la hipótesis de gradiente de estrés).
- b.** En condiciones de sequía se espera que, independientemente de los niveles de pastoreo, en los microsítios no regados las plantas situadas debajo del canopy del benefactor alcancen un tamaño igual o menor que aquellas situadas en el micrositio

Abierto, así como también produzcan menor cantidad de flores, debido al efecto de competencia por agua (acorde al modelo de Malkinson y Tielbörger 2010).

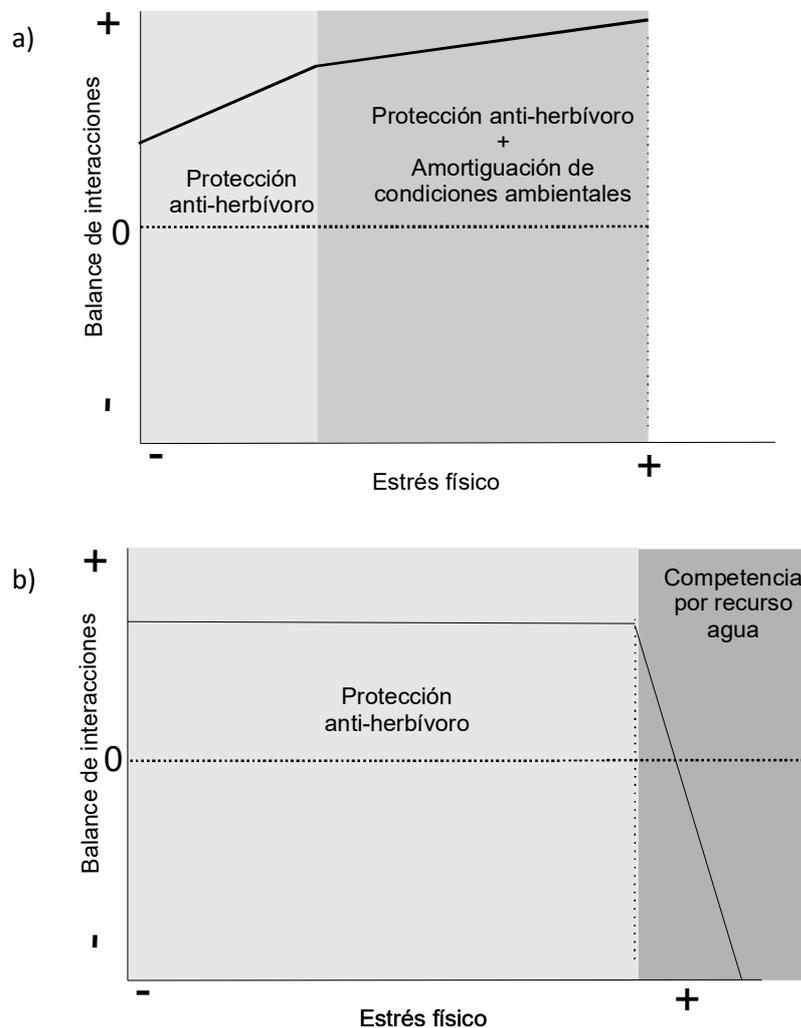


Figura 4.1. Representación gráfica de las hipótesis alternativas

a) En condiciones de herbivoría intensa, el mecanismo de protección antiherbívoro actúa a lo largo de todo el gradiente de estrés físico, y en conjunto con el mecanismo de amortiguación del estrés físico las interacciones positivas se intensifican en tanto este aumenta. b) Alternativamente, en situaciones de estrés físico puede ocurrir que, en lugar de amortiguar las condiciones ambientales la planta compita con sus vecinas, contrarrestando el efecto de protección antiherbívoro y resultando por tanto en un balance neto de interacciones neutro o negativo.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. Descripción del sitio y especies estudiadas

El estudio se realizó en los establecimientos “La Paz”, ubicado 40 km al oeste de la ciudad de General Acha, La Pampa (37°17'38.17"S, 65°1'18.95"O), y el establecimiento “Los Lienzos”, ubicado 10 km al norte de la localidad de Quehué, La Pampa (37°2'49.72"S, 64°27'11.92"O). Los sitios están separados por 55 km y están localizados en el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*). La planta benefactora es *Baccharis ulicina*, un subarbusto perenne no palatable. La planta vecina utilizada en este estudio es *Piptochaetium napostaense*, especie forrajera de importancia para el

pastoreo de invierno y primavera en el caldenal (Agrasar, Steibel y Troiani 2005). *Piptochaetium napostaense* es bastante resistente al pastoreo, pero en sobrepastoreo disminuye drásticamente el número de cañas floríferas comprometiendo su presencia futura (Cano 1988). Ambas especies ocurren comúnmente en el bosque de caldén (Cano 1988).

4.2.2. Producción de plantas para el experimento

En este experimento se utilizaron plantas de *P. napostaense* producidos en invernáculo en diciembre de 2013 y 2014. Se eligió esta especie por ser de importancia en la región, dominante en el sistema, y factible de cultivar para el desarrollo del experimento. Para ello, se colectaron semillas de varias poblaciones de la especie en el bosque de Caldén entre diciembre de 2010 y diciembre de 2012. Las semillas fueron sembradas en macetas plásticas de 8 cm de diámetro por 18 cm de profundidad rellenas con suelo del área de bosque de Caldén. Las plantas crecieron durante alrededor de dos meses en el invernáculo y un mes en el exterior, para favorecer su aclimatación. Al cabo de este período fueron trasplantadas al campo. Se produjeron 960 plantas para el trasplante y 300 para reposición en caso de mortandad durante el periodo de establecimiento. Previo al trasplante, se comprobó que los individuos no presenten diferencias significativas según los distintos tratamientos a los que se efectuó el trasplante (Tratamiento de micrositio –en el benefactor o en el Abierto – $\chi^2=0,059$, gl= 1, p= 0,807, Tratamiento de pastoreo $\chi^2=5,899$, gl= 3, p= 0,206). La altura promedio de los individuos trasplantados fue $13,530 \pm 0,081$ cm (media \pm EE).

4.2.3. Diseño experimental y muestreo

El experimento se desarrolló durante tres años consecutivos, entre 2013 y 2015. Cada réplica estuvo representada por el gradiente de pastoreo que se origina a partir de una fuente de agua (aguada), situada en el extremo de un cuadro, y estuvieron separadas entre sí por al menos 2 km. En 2013 se replicó cuatro veces (en los establecimientos La Paz y Los Lienzos). En 2014 el sitio de Los Lienzos se incendió por lo que dejó de utilizarse. El experimento se reinició entonces con 3 aguadas en 2014 (todas ubicadas en el establecimiento La Paz), pero en 2015 una aguada dejó de utilizarse tiempo antes del muestro final por lo que en 2015 se tienen sólo dos réplicas (ver Cuadro III, Anexo). Cada cuadro tuvo una extensión de entre 600 has y 650 has, y se establecieron tres zonas respecto a la aguada, cercana (200-500 m), intermedia (1000-1500 m) y lejana (>1500 m). Además, se instalaron clausuras en la zona lejana para tener un control sin pastoreo. Se optó por colocarlas en la zona lejana dado que allí se minimiza la posibilidad de rotura por el menor tránsito de ganado. Además de este modo se evita incluir en el tratamiento de pastoreo nulo otros efectos que son propios del pastoreo intenso, tales como la compactación del suelo y el mayor aporte de nutrientes. Las clausuras consistieron en estructuras de hierro y alambre tanto púa como común, de 1 m x 1 m de superficie y aproximadamente 1 m de altura. Se colocó una clausura por cada individuo de *Baccharis*. Su función fue excluir a los grandes herbívoros (principalmente al ganado y ciervo colorado (*Cervus elaphus*), pero no a los micromamíferos (principalmente tuco-tuco, *Ctenomys haigi*).

En cada una de las aguadas y en cada zona de muestreo, se seleccionaron aleatoriamente tres (2013) o cinco (2014 y 2015; en estos años se aumentó el número de pares porque el número de sitios se redujo, ver Cuadro III, Anexo) pares de individuos de *Baccharis*, considerando que los individuos de cada par fueran similares en tamaño y vigor y que la distancia mínima entre pares fuera de 10 m. Asimismo, los

individuos de cada par se seleccionaron dejando una distancia entre ellos de alrededor de 2 m. Cercano a cada *Baccharis* (aprox. 2 m, medido desde el final del canopeo de *Baccharis*) y en dirección aleatoria, se seleccionó un espacio libre de la presencia de esta especie y de otros potenciales benefactores (denominado micrositio Abierto). De este modo, se obtuvieron grupos de dos *Baccharis* con sus respectivos espacios abiertos, de manera que en la estación seca uno de esos pares *Baccharis*-Abierto fue regado mientras que el otro par se dejó sin riego. Cada grupo de dos pares, *Baccharis*-Abierto constituyó una subréplica (Diagrama 4.1.). Se dibujó un mapa con la ubicación de cada unidad experimental para evitar el uso de marcas que podrían modificar el comportamiento de pastoreo (Graff et al. 2007)

En ambos micrositios se trasplantaron los individuos de *P. napostaense* producidos en invernáculo (N total=960 plantas). Primero, se removió la vegetación presente en un área circular de 0,25 m² en cada micrositio. En abril de 2013 y 2014 se trasplantaron dos y cuatro plantas, respectivamente. En 2013 se realizaron riegos posteriores al trasplante para favorecer el establecimiento, pero aun así se perdieron muchos individuos. En 2014 las elevadas precipitaciones posteriores al trasplante (157 mm en abril, el triple del promedio histórico para la zona) favorecieron el establecimiento y sobrevivencia de las plantas en el campo e hicieron que los riegos fueran innecesarios. En el año 2015 se realizó el seguimiento de las plantas ya establecidas en 2014, ya que las condiciones favorables permitieron su alta sobrevivencia. La alta mortandad de plantas en 2013, tanto en el período de establecimiento como a lo largo del desarrollo del experimento, imposibilitó continuar con el seguimiento de esos mismos individuos al siguiente año.

cargas que oscilan entre 0,100 y 0,500 EV/ha¹ (Roberto et al. 2008). El periodo de pastoreo es de entre 4 a 7 meses, según el manejo y las condiciones climáticas de cada año. En este estudio, el tiempo de pastoreo fue de 4-5 meses en 2013, de 3-5 meses en 2014 y de 5 meses en 2015.

El tratamiento de riego consistió en agregar una cantidad de agua equivalente a un 50% más que el promedio histórico mensual (siguiendo a Soliveres et al. 2011; Le Bagousse-Pinguet et al. 2013; promedio según registro para la localidad de General Acha, período 1921-2006), sólo cuando la precipitación no superara el promedio histórico durante la estación seca. Para favorecer la infiltración y evitar los derrames de agua, el riego se aplicó en dosis de entre 8 y 12 mm/día por micrositio, y durante un máximo de tres días consecutivos. El riego se efectuó en un par *Baccharis*-Abierto de cada subréplica, sobre la superficie circular de 0,25 m².

Durante los tres años de experimento, se midió la humedad edáfica usando el medidor Fieldscout TDR 100 a 0,20 m de profundidad. La medida se efectuó entre 10 y 15 días posteriores al riego, para evaluar si efectivamente se lograba un aumento de la humedad edáfica por un tiempo razonable. En ambientes semiáridos, la actividad de las plantas ocurre principalmente en valores superiores al 10% de humedad edáfica (Soliveres et al. 2011), por lo que se tomó a ese valor como referencia para evaluar si el riego permitió un aumento biológicamente significativo de la humedad edáfica. Además, este valor constituyó una referencia, junto con la precipitación, para separar objetivamente a los años (y a las estaciones) en seco o húmedo.

El muestreo de plantines se realizó entre mediados y finales de noviembre de cada año, momento de floración de *P. napostaense* y finalización del ciclo de pastoreo invernal. En cada uno se midió la altura por planta (como estimador de tamaño) y se contó el número de inflorescencias de los individuos (como estimador de fecundidad). Además, se estimó de manera visual el porcentaje de consumo en cada una de las plantas, para determinar si *Baccharis* protegió a plantas vecinas de la herbivoría. El consumo se estimó en % y basado en la cantidad de planta remanente. También se midió el tamaño y el porcentaje de hojas de *Baccharis* para obtener información de su estado.

4.2.5. Precipitación y riegos durante el estudio

Las precipitaciones ocurrieron siempre en forma de lluvia y fueron variables entre años y entre estaciones. El promedio histórico anual para la zona es de 471,5 mm (www.worldclimate.com, 1921-2006). De los tres años del estudio, el año 2013 fue el más seco, con una precipitación anual levemente inferior al promedio histórico (456,5 mm). El año 2014 fue el año más húmedo, con una precipitación anual muy superior al promedio (692, mm). El año 2015, por su parte, registró una precipitación anual levemente superior al promedio (526 mm).

Dos de los años de experimentos, 2013 y 2015, tuvieron una marcada estación seca en invierno, tal como ocurre típicamente en la región. En 2013, la lluvia fue inferior al promedio histórico en invierno, pero durante la primavera, la lluvia superó el promedio histórico (Anexo, Figura III). Por ello, se aplicaron riegos de junio a agosto. Dado que el riego se aplicó una vez que el ganado ingresó al sitio, uno de los

¹“La unidad vaca o equivalente vaca (E.V.) es el promedio anual de los requerimientos de una vaca de 400 kg de peso que gesta y cría un ternero hasta el destete a los 6 meses de edad con 160 kg de peso, incluido el forraje consumido por el ternero” (Bavera, G. A. 2006. Recopilación* para el Curso de Producción Bovina de Carne, FAV UNRC).

sitios no recibió una cantidad considerable de agua ya que el ganado ingresó una vez finalizada la estación seca. Sin embargo, se lo incorporó para incrementar el tamaño de muestra dado que los resultados no se vieron afectados cualitativamente por la inclusión o exclusión de este sitio en el análisis (siguiendo a Lopez et al. 2016). En 2014 no se realizaron riegos porque la precipitación igualó o superó el promedio histórico durante todo el año (Anexo, Figura III). En 2015, en cambio, ocurrió nuevamente un invierno seco y una primavera lluviosa (desde octubre). Por lo tanto, los riegos se aplicaron de junio a septiembre (Anexo, Figura III). En mayo de 2015 se registró una precipitación menor al promedio histórico, pero el riego no se realizó porque hubo precipitaciones excesivas en abril que resultaron en una humedad alta del suelo hasta mayo.

4.2.6. Análisis estadístico

Para el análisis de los datos se ajustaron modelos mixtos usando el programa R versión 3.3.1 (2016). Los factores Distancia, Micrositio y Riego fueron tratados como fijos, mientras que Aguada (n=4 en 2013 y n=3 en 2014 y n=2 en 2015) y Subréplica (n=3 en 2013 y n=5 en 2014 y 2015) fueron ingresados al modelo como factores aleatorios. Distancia se anidó dentro de Aguada, y Subréplica dentro de Distancia. El dato que ingresó al modelo fue la medida para cada planta individual, por lo que individuo se ingresó anidado al modelo dentro de Subréplica. Se modeló cada año por separado debido a la variabilidad inter-anual existente.

Para la variable altura se usaron Modelos Lineales Mixtos (LMM) mientras que porcentaje de consumo y número de inflorescencias se analizaron mediante Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMM), con distribución Binomial y Poisson respectivamente. Se usaron los paquetes *nlme* (LMM) y *lme4* (GLMM).

El análisis de humedad edáfica se realizó con modelos lineales mixtos de medidas repetidas (por mes) usando el paquete *nlme*. Para comparar micrositios regados con no regados se incorporaron al modelo Micrositio y Riego como factores fijos, mientras que para la comparación de la humedad según micrositio *Baccharis-Abierto* el factor fijo fue Micrositio, ingresando al modelo sólo los datos sin riego. Los factores Sitio, Distancia y Subréplica fueron ingresados a los modelos como aleatorios (anidados en ese orden). La variable humedad cumplió el supuesto de normalidad y homocedasticidad por lo que no fue transformada. Los resultados de los análisis de humedad edáfica se presentan en el Anexo.

Para todos los casos, la significancia de los efectos fijos se evaluó en base al modelo completo (es decir, con todos los factores) a través de un análisis de la varianza tipo II del paquete *car*. Los valores (χ^2 , gl y p) corresponden a la prueba de Wald para los términos del modelo. Cuando hubo diferencias significativas se procedió a las pruebas post hoc con corrección de Bonferroni usando el paquete *lsmeans*.

4.3. RESULTADOS

4.3.2. Protección anti-herbívoro según nivel de consumo

En los tres años de experimentos, el nivel de consumo sobre *P. napostaense* disminuyó en tanto aumentó la distancia respecto a la fuente de agua, alcanzando niveles mínimos en las clausuras -niveles bajos de consumo, cercanos a cero, ocurren por la presencia de roedores, los cuales no fueron excluidos- (Fig. 4.2.). En 2013

Baccharis ofreció protección frente a la herbivoría (Micrositio*Distancia, $\chi^2=8,015$, $gl=3$, $p=0,045$, Fig. 4.2.). En el Abierto el consumo varió entre 10% y 15% dependiendo de la presión de herbívoros, siendo mayor que en las plantas situadas en *Baccharis*, para las cuales se registraron consumos alrededor de cero. Del mismo modo, en 2014 las plantas en el Abierto de la zona cercana e intermedia fueron consumidas entre 7-20%, mientras que en *Baccharis* se registraron consumos en torno al cero (Micrositio*Distancia 2014: $\chi^2=66,956$, $gl=3$, $p<0,001$, Fig. 4.1.). A diferencia de los años anteriores, en el año 2015 *Baccharis* ofreció protección frente al consumo en las zonas intermedia y lejana, pero no en la zona cercana a la aguada (Micrositio*Distancia, $\chi^2=13,398$, $gl=3$, $p=0,003$, Fig. 4.2.). En 2015 las plantas en la zona cercana a la aguada registraron valores de consumo de entre 40-50% tanto en el micrositio Abierto como en *Baccharis*.

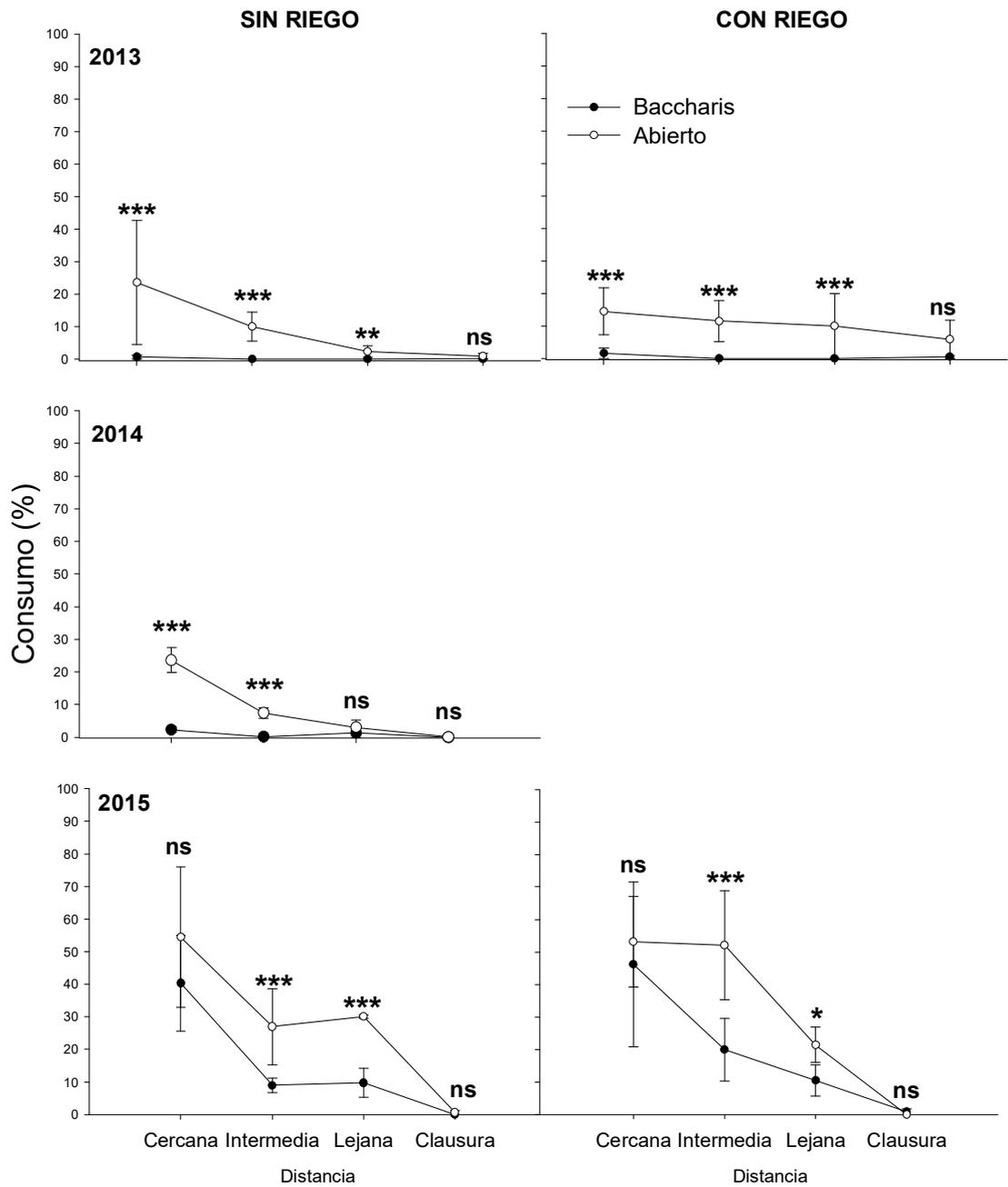


Figura 4.2. Consumo (media \pm 1EE) de individuos de *P. napostaense* a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente decreciente de consumo), con y sin riego. Las siguientes indicaciones ns: $p \geq 0,05$, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis post hoc, con corrección Bonferroni, de las comparaciones entre micrositios según los tratamientos. n=4 (2013), n=3 (2014) y n=2 (2015).

4.3.3. Efecto de *Baccharis* ante condiciones de estrés biótico y abiótico sobre el desempeño de *P. napostaense*

Tamaño

Durante los tres años de experimento, las plantas de *P. napostaense* en *Baccharis* tendieron a ser más altas respecto a aquellas situadas en el Abierto (Fig. 4.3.), pero no siempre se encontraron variaciones según los factores Riego y Distancia. En 2013, las plantas en *Baccharis* duplicaron en altura a las del Abierto en las zonas de mayor consumo (distancias cercana e intermedia), en el tratamiento sin riego, mientras que en los regados las diferencias entre micrositio se mantuvieron independientemente del consumo, incluido en clausuras (Micrositio*Riego, $\chi^2=4,234$, gl=1, p=0,03, Micrositio*Distancia, $\chi^2=11,492$, gl=3, p=0,009, Fig. 4.3.). En 2014, las plantas situadas en *Baccharis* fueron aproximadamente un 50% más altas que las plantas situadas en el Abierto, tanto en la zona cercana e intermedia, siendo estas diferencias menores, aunque significativas, en la zona lejana y en las clausuras (Micrositio*Distancia, $\chi^2=16,702$, gl=3, p<0,001, Fig. 4.3.). En 2015 no se detectó una interacción significativa Micrositio*Distancia ($\chi^2 = 6,640$, gl=3, p=0,084) pero el análisis post hoc demuestra diferencias según micrositio en las zonas de distancia intermedia y lejana, ya sea con o sin riego. A diferencia de los años anteriores, y consistente con lo que ocurre en la variable consumo, en 2015 no hay diferencias de altura según micrositio en la zona cercana a la aguada (Fig. 4.3.). El riego no tuvo efectos sobre la altura en el año 2015 (Micrositio*Riego, $\chi^2 = 1,019$, gl=1, p=0,312, Riego, $\chi^2 = 0,220$, gl=1, p=0,6384).

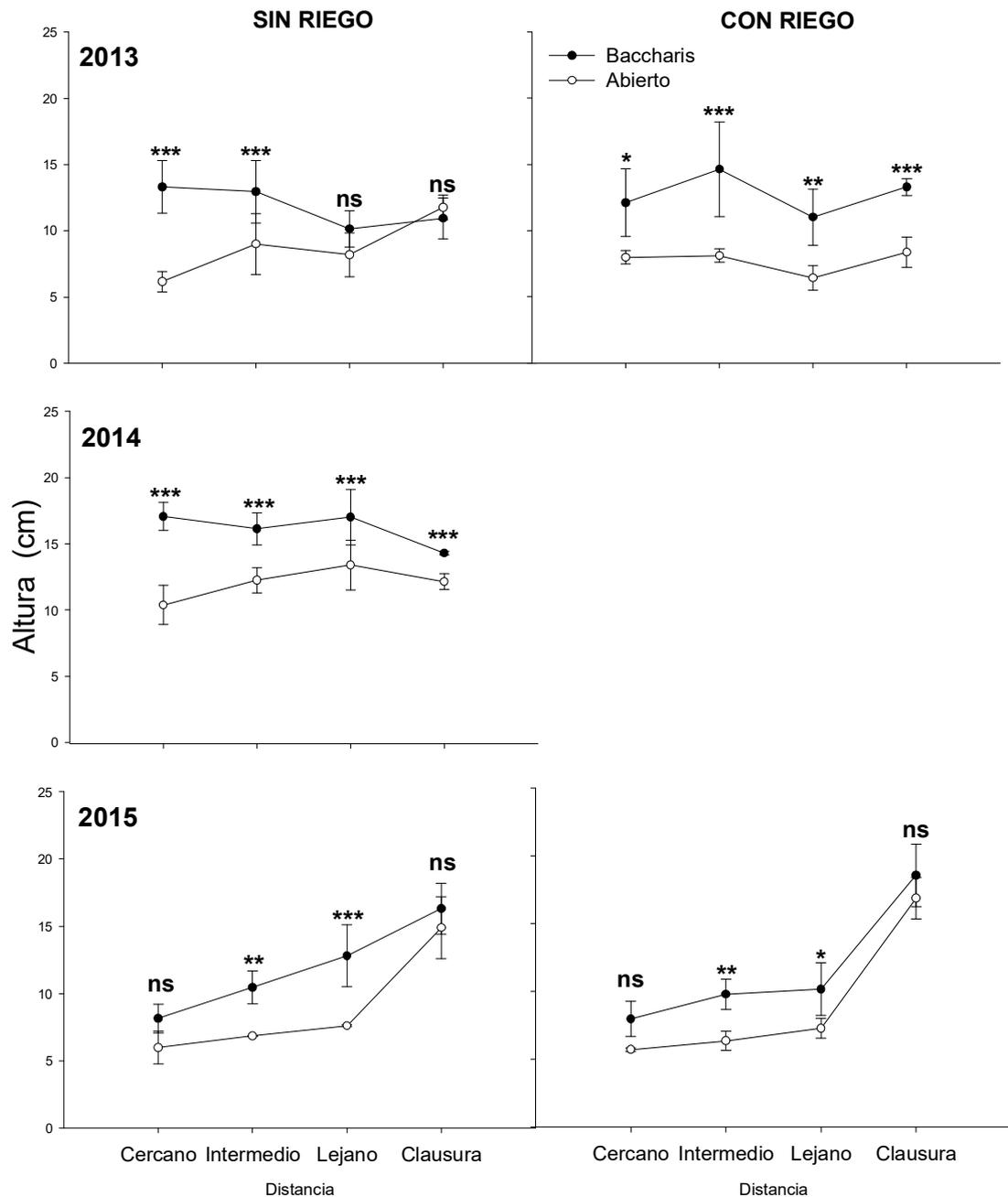


Figura 4.3. Altura (media \pm IEE) de individuos de *P. napostaense* a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente creciente de consumo), con y sin riego. Las siguientes indicaciones ns: $p \geq 0,05$, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis post hoc, con corrección Bonferroni, de las comparaciones entre micrositios según los tratamientos. n=4 (2013) y n=3 (2014) y n=2 (2015)

Fecundidad

En dos de los tres años de experimentos, hubo diferencias en fecundidad según micrositio (Fig. 4.4.). En 2013, año de pronunciada sequía, la producción de inflorescencias fue en general escasa y varió según micrositio y distancia (Micrositio*Distancia, $\chi^2=9,568$, gl= 3, p= 0,022). En la zona cercana a la aguada los individuos de *P. napostaense* tendieron a producir más flores que en el Abierto, pero se detectaron diferencias sólo ante fuerte presión de consumo en plantines con riego, con cuatro veces más inflorescencias en *Baccharis* que en el Abierto (Fig. 4.4.). En 2014, las plantas situadas en *Baccharis* en la zona cercana produjeron un 40% más de inflorescencias respecto al Abierto, mientras que en la intermedia la diferencia fue de un 20% (Micrositio*Distancia, $\chi^2=31,136$, gl=3, p<0,001, Figura 4.4.). Tanto en 2013 como 2014, no hubo diferencia en la producción de inflorescencias entre micrositios en zonas con baja presión de consumo o en ausencia de herbívoros (Fig. 4.4.). En 2015, no se detectaron diferencias en el número de inflorescencias según micrositio (Micrositio, $\chi^2=0,999$, gl=1, p=0,317), aunque el análisis post hoc detecta diferencias marginalmente significativas en la zona lejana con riego (p=0,047, Figura 4.3.).

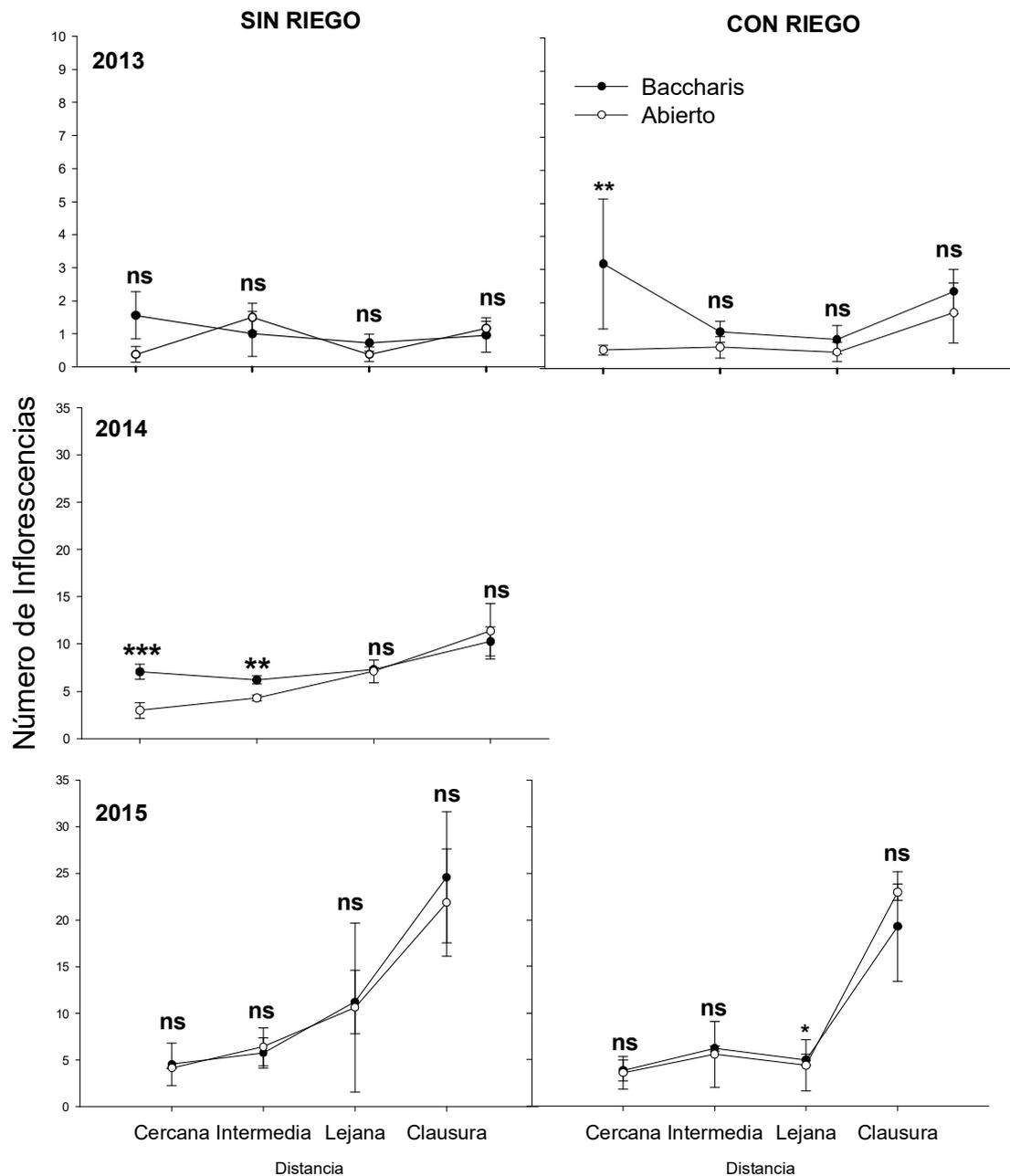


Figura 4.4. Número de inflorescencias (media \pm 1EE) de individuos de *P. napostaense* a distancias crecientes desde la fuente de agua y en clausuras (gradiente decreciente de consumo), con y sin riego.

Las siguientes indicaciones ns: $p \geq 0,05$, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$ corresponden a los resultados del análisis post hoc, con corrección Bonferroni, de las comparaciones entre micrositios según los tratamientos. $n=4$ (2013) y $n=3$ (2014) y $n=2$ (2015). Nótese que en 2013 la escala es distinta al resto debido a que en ese año la producción de inflorescencias fue muy baja.

4.4. DISCUSIÓN

El objetivo de este estudio fue evaluar el balance de interacciones intra-específicas entre plantas sometidas a distintos niveles de herbivoría y según la disponibilidad de

agua. Tal como propone la hipótesis de gradiente de estrés, y numerosos trabajos que la apoyan (por ej. Pugnaire y Luque 2001; Callaway et al. 2002; Le Bagousse-Pinguet 2008, He, Bertness y Altieri 2013, Al-Namazi, El-Bana y Bonser 2017), en este estudio las interacciones positivas variaron en ocurrencia e intensidad según la presión de herbívoros, siendo el balance de interacciones positivo para las plantas creciendo junto a *Baccharis* en situaciones de severa presión de consumo. Sin embargo, opuesto a la hipótesis de gradiente de estrés, ese balance neto cambió a neutro y no a negativo, en zonas de baja o nula presión de herbívoros, para todas las variables analizadas a excepción de altura (esta puede seguir registrando respuesta según micrositio en ausencia de herbívoros por el efecto de sombreo). En condiciones de alto estrés hídrico por su parte, el balance no fue positivo, ni negativo debido tal vez al efecto preponderante de la competencia por agua (tal como proponen modelos opuestos a la HGE, Michalet et al. 2013), sino que fue siempre neutro.

Baccharis ofreció protección frente a los herbívoros. Esto se evidenció por los bajos o nulos valores de consumo y el mayor tamaño de los individuos de *P. napostaense* creciendo junto a *Baccharis*, en comparación con aquellos creciendo en el Abierto, en presencia de herbívoros. Más aún, la producción de inflorescencias fue mayor en las plantas situadas en *Baccharis*, en zonas con elevada presión de consumo, pero nunca en zonas de baja o nula presión de herbívoros. Estos datos sugieren que en ausencia de herbívoros el balance neto es neutro y que en este sistema predomina una interacción indirecta, mediada por herbívoros (Callaway 1995).

Las plantas no protegidas son más frecuentemente consumidas resultando en una reducción en su altura (Baraza y Valiente Banuet 2017), por lo que las diferencias de tamaño de las plantas entre *Baccharis* vs. Abierto se maximizaron a mayor presión de herbívoros. La altura por lo tanto no es sólo un estimador de tamaño, sino que también demuestra la menor intensidad de consumo en las plantas dentro de *Baccharis* (Smit et al. 2007). Pero además se observaron diferencias de tamaño que no fueron resultado del consumo diferencial según micrositio, sino de otros factores. Por un lado, es posible que el riego indirectamente, al mejorar la vigorosidad de las plantas, atrajo a los herbívoros (incluyendo micromamíferos, no excluidos en clausuras) induciendo su consumo. Esto puede verse en 2013, en el que las plantas situadas en *Baccharis* fueron más alta que las situadas en el Abierto aún en bajos niveles de herbivoría cuando se regaron. Por otro lado, es posible que la mayor altura en plantas debajo de *Baccharis* en zonas de baja o nula herbivoría se deba al mejoramiento de las condiciones ambientales (Callaway 2007) y/o a la menor radiación solar incidente debajo de *Baccharis* (Valladares et al. 2016). En todo caso, los parámetros de *fitness* son claves para evaluar los efectos positivos de una planta sobre otra (Tielbörger y Kadmon 2000). Es esperable que las interacciones positivas no favorezcan únicamente el crecimiento, sino también la reproducción de las plantas (Baraza y Valiente-Banuet 2017). Si hubiera efecto importante de mejoramiento de condiciones ambientales, tan importante como la protección anti-herbívoro, se habría observado también un efecto positivo sobre la reproducción de las plantas viviendo junto a *Baccharis* en ausencia de herbívoros, lo cual no se observó en este estudio.

De acuerdo con la HGE, balances netos negativos son esperables en condiciones favorables. Sin embargo, no encontramos evidencia de que el balance neto de interacciones entre *Baccharis* y plantas vecinas sea negativo, sino neutro, en condiciones de buena disponibilidad de agua y sin herbívoros. Este efecto neto neutro puede entenderse tanto como la ausencia de efectos o el resultado de la equivalencia entre interacciones positivas y negativas actuando en simultáneo (Callaway y Walker

1997; Holmgren et al. 1997; Wright et al. 2014). También en contraposición a la HGE, en zonas semiáridas se ha reportado que la competencia por agua supera el efecto positivo de protección anti-herbívoro y resulta por tanto en un balance neto de competencia (Graff et al. 2007). Aquí, el efecto positivo de protección anti-herbívoro se manifestó aún en condiciones de alto estrés físico, evidenciando el rol importante, aunque solo recientemente reconocido, que esta interacción indirecta tiene en la estructuración de comunidades semiáridas (Baraza et al. 2006; Graff et al. 2007; Veblen 2008).

La disponibilidad de agua no es un factor que module, de manera directa, las interacciones entre plantas en este sistema. Estudios previos han encontrado efectos de la disponibilidad de agua en gradientes temporales, según estación o año, algunos con resultados acordes a la hipótesis de gradiente de estrés (esto es, cambio de facilitación a competencia con aumento de disponibilidad de agua, Pugnaire y Lázaro 2000; Soliveres et al. 2011) y otros con resultados opuestos (estos es, cambio de competencia a facilitación con aumento de humedad, Barchuk y Díaz 2005). Pero en este estudio, el balance de interacciones no se modificó en función de las variaciones temporales (inter-anales) de disponibilidad de agua. En lo que respecta a experimentos manipulativos de aplicación de tratamientos de riego en el balance de las interacciones, si bien algunos estudios de corto plazo detectaron un cambio a la facilitación en condiciones bajo riego (Kitzberger et al. 2000), otros estudios al igual que este no han detectado cambios en el balance de interacciones según el riego (Ibáñez y Schupp 2001), aún evaluándolo a lo largo de muchos años (Metz y Tielbörger 2016). La falta de efectos del tratamiento de riego puede deberse a que el desempeño de las plantas no se vea limitado por la falta de agua aun creciendo aisladamente, por lo que el estrés no tenga efectos sobre ellas (He et al. 2013). Estudios futuros podrían evaluar el efecto de ambos factores estresantes en plantas con distintas estrategias de vida (ej. tolerantes vs no tolerantes al estrés, Maestre et al. 2009) así como incluir la simulación de sequías más severas o sequías pronosticadas según el cambio climático global, que no contempladas en el presente trabajo.

Las variaciones en la disponibilidad de agua pueden generar además efectos indirectos. Una sequía podría, por reducción del alimento disponible, aumentar la presión y el esfuerzo de búsqueda de los herbívoros, llevando a anular la facilitación por protección anti-herbívoro (Baraza et al. 2006; Veblen 2008; Soliveres et al. 2011). Sin embargo, en el sistema de estudio no se evidenciaron tales efectos indirectos. A diferencia de algunos estudios previos que evalúan las interacciones bajo distinta disponibilidad de agua y en presencia de herbívoros silvestres (por ejemplo ver Soliveres et al. 2011), en este trabajo las cargas del herbívoro predominante, el ganado doméstico, son manejadas por el hombre. Por lo tanto, es probable que los efectos indirectos no se evidencien en tales circunstancias.

Por último, es importante destacar que en el tercer año de experimento la relación entre el balance de interacciones y la presión de herbívoros fue diferente a los años anteriores, evidenciando la variabilidad temporal en el balance de interacciones en ambientes semiáridos y la importancia de efectuar estudios a largo plazo (Tielbörger y Kadmon 2000). *Baccharis* protegió a las plantas vecinas del consumo por herbívoros en zonas de baja e intermedia presión de consumo, y no en la zona de presión más severa. Esto se evidenció en las diferencias de consumo y tamaño de las plantas en *Baccharis* vs Abierto en esas zonas. Pero esa protección frente al consumo no significó una mayor producción de inflorescencias en *Baccharis* respecto a plantas creciendo en el Abierto. En 2015 ya no se observan efectos

positivos de *Baccharis* sobre *P. napostaense*. Esto pudo deberse a que los niveles de consumo en plantas en *Baccharis* ya no fueron nulos o tan bajos como en años anteriores. Esta modificación en el balance de interacciones puede deberse a cambios en la estructura del benefactor, ya que en ese año *Baccharis* perdió su follaje (y a veces hasta ramas, Fig. V, Anexo) y eso disminuyó su capacidad de proteger a plantas vecinas. De hecho, los rasgos de las plantas tanto vecinas como benefactoras han sido recientemente propuestos como elementos importantes en el resultado de las interacciones, causantes a menudo de los resultados contradictorios en los testeos de la hipótesis de gradiente de estrés (Anthelme et al. 2017). Baraza et al. (2006) advierten que “el vecino importa” al encontrar que el grado de protección ofrecido a plantas vecinas depende de la palatabilidad del benefactor. Otros estudios en ambientes áridos y semiáridos también han encontrado que el tamaño y edad del benefactor influyen en el resultado de una interacción (Pugnaire y Lázaro 2000; Tewksbury y Lloyd 2001; Miriti 2006; Bråthen y Lortie 2016; Anthelme et al. 2017). Son necesarios nuevos experimentos que pongan el foco no sólo en la planta vecina sino también en la planta benefactora para evaluar la relación entre sus rasgos y el balance de interacciones en distintos niveles de estrés.

4.5. CONCLUSIONES

Este trabajo destaca la importancia de la herbivoría en el balance de interacciones en un sistema semiárido, donde el agua es también limitante. La variación espacial y temporal en la disponibilidad de agua, factor considerado fundamental en la conformación de una comunidad en sistemas áridos, no ha tenido efecto en el resultado neto del balance de interacciones entre *Baccharis* y plantas vecinas. Este trabajo apoya las predicciones del modelo de gradientes de estrés en el gradiente de herbivoría, pero no en el gradiente de estrés abiótico, ya que las interacciones fueron positivas sólo ante alta presión de herbívoros, pero neutras en condiciones de baja o alta disponibilidad de agua en ausencia de herbívoros.

Capítulo 5 - Discusión General

Las interacciones entre plantas son procesos ampliamente reconocidos por su rol en la estructuración de las comunidades y en el mantenimiento de la biodiversidad (Armas y Pugnaire 2005; HilleRisLambers et al. 2012). Las interacciones positivas, de facilitación, se conocen desde hace ya mucho tiempo (ejemplo Phillips 1909, : Hunter y Aarssen 1988) pero es a partir de 1994, con la proposición del modelo de gradiente de estrés, que surgen una gran cantidad de trabajos que exploraron la importancia, frecuencia e intensidad de las interacciones positivas en las comunidades. Hoy a más de 20 años de la emergencia de esta área de investigación, siguen habiendo debates abiertos y preguntas por responder (Michalet y Pugnaire 2016). Por ello aún existe la necesidad de desarrollar nuevos experimentos que avancen por sobre las limitaciones de estudios previos para contribuir al esclarecimiento de la relación entre el balance de interacciones positivas y negativas y los niveles de estrés en las comunidades (Brooker et al. 2008). Esta información es relevante para entender cómo las comunidades pueden responder a los cambios en los niveles de estrés en el ambiente que pueden devenir con el cambio climático global (Brooker et al. 2008).

En este sentido, la propuesta de esta tesis fue evaluar el balance neto de interacciones entre plantas según dos factores de estrés actuando en simultáneo (capítulo 4), aspecto escasamente incorporado en estudios previos (pero ver Bulleri et al. 2008; Soliveres et al. 2011; Le Bagousse-Pinguet et al. 2013). Además se incluyeron varias especies (capítulo 2) dado que se ha señalado que el resultado de las interacciones entre plantas puede variar según las especies interactuantes (Callaway 1998). También se incluyeron distintas metodologías (descriptivo, experimental – adición y remoción-) para superar las limitaciones de una u otra y complementar los resultados.

El sistema de estudio de esta tesis es *Baccharis ulicina* y plantas vecinas del pastizal natural del bosque de caldén (*P. caldenia*). Para documentar el patrón de asociación, se realizó un muestreo descriptivo en el que se evaluó la cobertura y el desempeño de plantas viviendo dentro vs fuera de *Baccharis*, así como sus efectos a nivel comunitario (capítulo 2). Luego, para evaluar los efectos directos e indirectos de *Baccharis* sobre plantas vecinas en un gradiente de herbivoría, así como documentar los efectos de su pérdida en el sistema, se realizó un experimento de remoción en zonas a distancias crecientes desde la fuente de agua (capítulo 3). Por último, para conocer el efecto conjunto del estrés biótico y abiótico, se realizó un experimento manipulativo de riego, en un gradiente de herbivoría dado por la distancia a la fuente de agua (capítulo 4).

Los resultados sugieren que hay variaciones en la intensidad de las interacciones según especies, pero las diferencias más importantes en lo que respecta al signo de esas interacciones se expresan a nivel de grupo, siendo las interacciones positivas para la mayor parte de las gramíneas y neutras para las hierbas (capítulo 1). La forma de vida ha sido señalada como un factor clave en el resultado del balance de interacciones, pero el foco ha sido mayormente puesto en la forma de vida de la planta benefactora (por ejemplo ver Gómez-Aparicio, Zamora 2004; He et al. 2013). Los datos de consumo sugieren que *Baccharis* protege a plantas vecinas de los herbívoros (facilitación indirecta) por lo que es posible que aquí la mayor palatabilidad de las gramíneas, respecto a las hierbas (Cano 1988), haya dado lugar a esta diferencia según las formas de vida. Estudios futuros debieran comparar plantas de distintas formas de vida con un grado similar de palatabilidad así como evaluar mecanismos directos, tales como la menor radiación solar

incidente, o las diferencias en temperaturas entre *Baccharis* y los espacios Abiertos, para tener una idea más clara de los mecanismos que inciden de modo diferencial sobre plantas vecinas de distintas formas de vida.

Los resultados de esta tesis apoyan las predicciones del modelo de gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994) en el gradiente de herbivoría. Los experimentos desarrollados (capítulos 2 y 4) mostraron que la planta palatable *P. napostaense* produce más inflorescencias en *Baccharis* que en el Abierto en la zona cercana a la aguada, con mayor presión de herbívoros, siendo estas diferencias menores a menor presión de consumo. Si bien hay mucha evidencia a favor del modelo de gradiente de estrés por protección anti-herbívoro, cabe destacar que ésta corresponde mayormente a estudios realizados en presencia vs ausencia de herbívoros (Fowler 2002; Rebollo et al. 2002; Oesterheld y Oyarzábal 2004; Gómez-Aparicio et al. 2008), o a estudios que evalúan el balance de interacciones sólo en presencia de herbívoros (Callaway et al. 2000; Hierro y Cock 2013). Por su parte, estudios realizados en verdaderos gradientes de presión de consumo muestran resultados opuestos a los encontrados en esta tesis y a la hipótesis de gradiente de estrés, con interacciones positivas que se debilitan en situaciones de alta herbivoría (Brooker et al. 2006; Smit et al. 2007; Saiz y Alados 2012). En concordancia con la hipótesis de gradiente de estrés, esta tesis presenta ejemplos de facilitación en condiciones de alto estrés biótico (ver además Graff et al. 2007).

Baccharis ejerce efectos positivos sobre varias plantas vecinas, pero no hubo mayor diversidad o riqueza de especies debajo de su canopeo respecto de los espacios abiertos (capítulo 1). Cabe destacar que el hecho de que no se haya encontrado mayor diversidad biológica debajo del canopeo de *Baccharis* no implica que la especie no está contribuyendo a la diversidad de esa comunidad. Si una planta favorece la persistencia de otras especies de la comunidad, favoreciendo su fecundidad, entonces no se puede descartar el hecho de que esa planta benefactora esté contribuyendo a la diversidad de la comunidad como un todo (Cavieres et al. 2016). En esta tesis se demuestra un efecto sobre la fecundidad de varias especies de gramíneas, el cual puede contribuir a la persistencia de ellas en el sistema (Callaway et al. 2002)

Tanto los experimentos de remoción (capítulo 3) como de riego (capítulo 4) muestran la ocurrencia de interacciones neutras en zonas de baja o nula herbivoría. Este resultado es contrario a las predicciones del modelo de gradiente de estrés según el estrés abiótico, que predice la ocurrencia de interacciones positivas en comunidades sometidas a estrés hídrico. Estos resultados no son sorprendentes, dado que las mayores contradicciones en la literatura respecto a la hipótesis de gradiente de estrés se presentan en gradientes de disponibilidad de agua (Butterfield et al. 2015). Además, un estudio reciente indica que la comunidades de plantas en sistemas áridos se estructuran principalmente según la temperatura, no la precipitación (Butterfield y Munson 2016). Es posible que la incorporación de las estrategias de vida de las plantas interactuantes pueda esclarecer las contradicciones halladas en la literatura (Maestre et al. 2009). Según Maestre et al. (2009) es esperable un balance neto neutro en condiciones de bajo estrés por recurso (ejemplo agua), cuando la planta benefactora es tolerante de estrés y la planta vecina es competitiva, aunque todavía no hay evidencia suficiente para explicar los mecanismos de esta proposición. Aquí, de todos modos, no se detectaron diferencias en el resultado neto de las interacciones según la disponibilidad de agua.

Dado que en esta tesis el objetivo fue evaluar el balance neto, y no los efectos positivos y negativos separadamente, no es posible determinar si el balance neutro se debe a efectos positivos y negativos que se oponen (Holmgren et al. 1997) o a la ausencia total de alguno de los efectos. Sin embargo, los experimentos en esta tesis no ofrecen evidencia

de efectos contrapuestos. El experimento de riego no detectó diferencias entre micrositios regado vs no regado, por lo que no hay evidencia de competencia por agua. Es posible que *Baccharis* y sus gramíneas y herbáceas vecinas exploren profundidades distintas en el suelo, y por tanto extraigan agua de distintos niveles, evitando así la competencia por este recurso (Holmes 1996; Dyer y Rice 1999). Tal vez hay otros mecanismos, no incorporados en este estudio, que expliquen la ocurrencia de los balances netos neutros en ausencia de herbívoros.

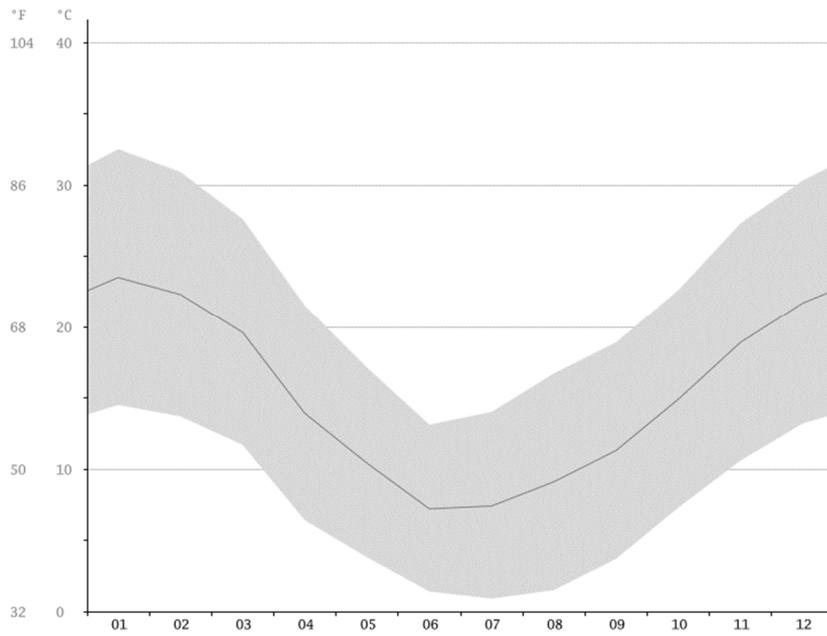
Otro aspecto que emerge de esta tesis, aunque no ha sido objeto directo de estudio, es la importancia de los rasgos de las plantas en el resultado neto de las interacciones entre plantas vecinas (Chalmandrier et al. 2017; Schöb et al. 2017). El tercer año del experimento de herbivoría y riego combinado (capítulo 4) mostró un patrón de interacciones distinto a los años previos, lo cual parece estar asociado a los cambios en la estructura de *Baccharis*, que manifestó una importante pérdida de follaje. Otro estudio, al igual que esta tesis, sugiere que las variaciones temporales encontradas en el balance de interacciones se deben a los cambios a través del tiempo propios de la planta potencialmente benefactora (Leverett 2017). Además, recientemente se ha destacado la influencia de otros rasgos tales como la densidad de ramas y la altura del canopeo de la planta benefactora (Anthelme et al. 2017; Schöb et al. 2017). El experimento en el capítulo 4 no fue diseñado para evaluar la influencia de los rasgos de la benefactora, por lo que son necesarios nuevos experimentos diseñados para confirmar las observaciones aquí registradas. Otro aspecto que requiere de atención es la influencia que el estrés puede tener sobre la planta benefactora, modificando sus rasgos y por tanto su potencial como benefactora. Esto se ha reportado con un arbusto en condiciones de escasez de nutrientes, en las cuales pierde su potencial benefactor en zonas áridas (Le Bagousse-Pinguet et al. 2013). No se descarta la posibilidad de que esto ocurra en el sistema de estudio de esta tesis. El balance de interacciones puede variar no sólo entre especies sino a nivel intraespecífico, y esto debe ser tomado en cuenta en estudios futuros. Incorporar mediciones de desempeño de la planta benefactora puede aportar información en este sentido (Schöb et al. 2014; Sortibrán et al. 2014).

En resumen, en esta tesis en lo teórico se concluye que 1- El resultado neto del balance de interacciones varía según la forma de vida de las plantas vecinas (capítulo 2), 2- La pérdida de *Baccharis* tiene un efecto negativo sobre el desempeño de las especies que viven junto a ella, aunque no hay evidencia que indique que su pérdida lleve a un cambio en la abundancia de éstas (capítulo 3), 3- La herbivoría tiene un efecto preponderante modelando las interacciones en este sistema, mientras que la disponibilidad de agua no modifica ese balance (capítulo 4) y 4- Las características del benefactor afectan el resultado del balance de interacciones y este es un aspecto que requiere de más estudios (capítulo 4).

En lo práctico esta tesis evidencia que *Baccharis* tiene un rol positivo en la fecundidad de los pastos de mayor relevancia para la actividad ganadera de la región y, si bien es una planta indeseable para el productor, es una especie factible de ser utilizada para la restauración de sistemas sobre-pastoreados. Por lo tanto, su eliminación no debe ser objeto en planes de manejo de pastizales naturales.

Anexo

Figura I. Temperatura promedio para General Acha, de enero a diciembre.
Los datos fueron extraídos de es.climate-data.org



Cuadros de Promedios ± 1 ES (n=10 sitios, donde el promedio de cada sitio corresponde a las 5 subréplicas), de las distintas variables de desempeño en Gramíneas y Hierbas en los micrositios *Baccharis* y Abierto (Capítulo 2).

- Gramíneas

Altura

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. napostaense</i>	18,406 \pm 0,812	6,723 \pm 0,4506
<i>P. ligularis</i>	23,988 \pm 2,474	6,217 \pm 0,903
<i>N. tenuis</i>	14,071 \pm 1,780	6,851 \pm 0,626
<i>S. cryptandrus</i>	20,266 \pm 2,576	6,137 \pm 1,120
<i>B. catharticus</i>	14,880 \pm 1,535	6,571 \pm 0,701
<i>N. clarazii</i>	26,143 \pm 2,198	8,277 \pm 1,435

Inflorescencias

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. napostaense</i>	6,004 \pm 0,738	0,850 \pm 0,133
<i>P. ligularis</i>	5,023 \pm 1,262	0,018 \pm 0,018
<i>N. tenuis</i>	17,986 \pm 4,675	4,063 \pm 1,075
<i>S. cryptandrus</i>	*	*
<i>B. catharticus</i>	1,607 \pm 0,429	1,555 \pm 0,575
<i>N. clarazii</i>	2,986 \pm 1,072	0,200 \pm 0,200

Consumo

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. napostaense</i>	0,593 \pm 0,400	46,692 \pm 3,879
<i>P. ligularis</i>	11,011 \pm 6,642	70,046 \pm 8,309
<i>N. tenuis</i>	0 \pm 0	29,500 \pm 6,910
<i>S. cryptandrus</i>	0,300 \pm 0,300	7,883 \pm 4,002
<i>B. catharticus</i>	0,819 \pm 0,510	9,2063 \pm 4,206
<i>N. clarazii</i>	2,652 \pm 1,333	41,666 \pm 11,737
<i>S. cryptandrus</i>	0,300 \pm 0,300	7,883 \pm 4,002

- **Hierbas**

Altura

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. patagónica</i>	8,912±0,942	6,590±0,389
<i>G. filaginea</i>	9,348±1,098	7,350±0,426
<i>G. subfalca</i>	9,183±2,651	4,5444±0,653
<i>S. elaeagnifolium</i>	16,785±2,137	9,462±1,050
<i>D. pusillus</i>	19,312±1,784	9,218±0,962
<i>R. senna</i>	21,016±1,539	5,520±1,733

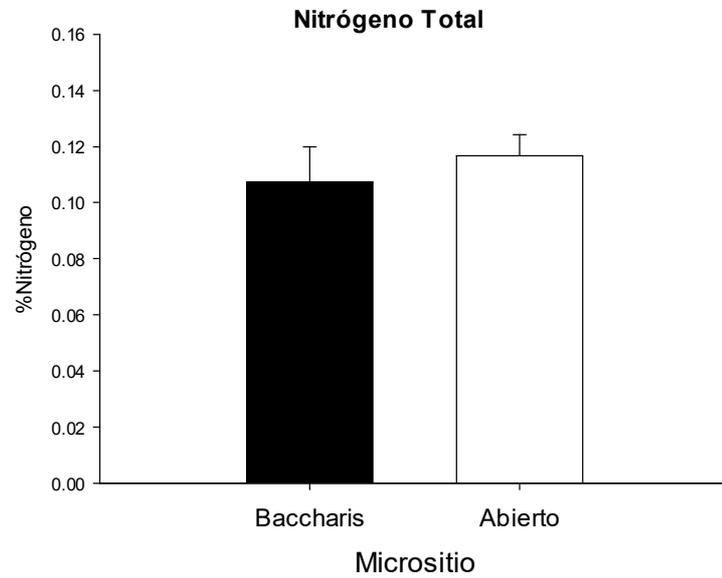
Inflorescencias

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. patagónica</i>	1,519±0,216	1,466±0,137
<i>G. filaginea</i>	0,861±0,101	1,446±0,262
<i>G. subfalca</i>	0,526±0,207	0,233±0,194
<i>S. elaeagnifolium</i>	0,625±0,625	0,129±0,07
<i>D. pusillus</i>	1,000±0,288	0,920±0,177
<i>R. senna</i>	3,583±1,567	2,180±1,342

Consumo

Especie	<i>Baccharis</i>	Abierto
<i>P. patagónica</i>	0,666±0,454	5,850±2,617
<i>G. filaginea</i>	6,044±5,989	0±0
<i>G. subfalca</i>	0,104±0,104	3,516±3,516
<i>S. elaeagnifolium</i>	12,875±6,885	8,467±3,463
<i>D. pusillus</i>	0	3,750±3,375
<i>R. senna</i>	5,266±1,059	24,861±8,915

Figura II (Capítulo 2). Nitrógeno total (%) en las muestras de suelo en *Baccharis* y Abierto. Se extrajeron 3 muestras en *Baccharis* y 3 en Abierto, en los primeros 10 cm de suelo en 9 sitios. Las tres muestras fueron mezcladas para el análisis, lo que llevo a un total de 18 muestras para el análisis. Las muestras se analizaron mediante el método Kjeldhal modificado. No se detectaron diferencias entre micrositios (Test Mann Whitnet, $p=0.895$)



Cuadro I (Capítulo 2). Frecuencia relativa y cobertura de las especies en este estudio, ordenadas por frecuencia de mayor a menor.

La frecuencia corresponde al número de superficies de muestreo en la que la especie se presenta/número total de superficies de muestreo, mientras que la cobertura corresponde al promedio \pm 1ES (n=10 sitios, donde el promedio de cada sitio corresponde a las 5 subréplicas, incorporando el valor cero si la especie no está presente). Las especies incorporadas en el estudio son las primeras doce (resaltadas en *negrita*), encontradas en el menos 20% de las superficies de muestreo.

Especie	Frecuencia relativa		Cobertura (%)	
	Baccharis	Abierto	Baccharis	Abierto
<i>Piptochaetium napostaense</i>	0,979	1,000	25,805 \pm 3,036	18,460 \pm 1,695
<i>Gamochaeta filaginea</i>	0,702	0,660	1,023 \pm 0,138	1,221 \pm 0,246
<i>Plantago patagonica</i>	0,553	0,766	2,783 \pm 1,433	4,314 \pm 1,081
<i>Poa ligularis</i>	0,468	0,234	3,120 \pm 0,956	0,885 \pm 0,375
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	0,468	0,468	2,202 \pm 0,794	4,410 \pm 1,776
<i>Bromus brevis</i>	0,362	0,277	1,228 \pm 0,326	0,863 \pm 0,372
<i>Gamchaeta subfalca</i>	0,340	0,277	0,780 \pm 0,445	0,330 \pm 0,180
<i>Nassella tenuis</i>	0,340	0,362	3,127 \pm 1,075	1,650 \pm 0,521
<i>Nassella clarazii</i>	0,319	0,191	2,220 \pm 0,874	0,327 \pm 0,118
<i>Rinchosya senna</i>	0,319	0,213	1,015 \pm 0,354	0,670 \pm 0,369
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	0,319	0,383	0,720 \pm 0,277	0,860 \pm 0,219
<i>Daucus pusillus</i>	0,255	0,277	0,595 \pm 0,223	0,505 \pm 0,176
<i>Hordeum euclaston</i>	0,191	0,149	1,810 \pm 1,381	0,310 \pm 0,166
<i>Linaria canadensis</i>	0,170	0,191	0,400 \pm 0,196	0,460 \pm 0,210
<i>Nassella tenuissima</i>	0,170	0,106	0,570 \pm 0,272	0,240 \pm 0,151
<i>Poa lanuginosa</i>	0,170	0,085	1,400 \pm 0,872	0,553 \pm 0,319
<i>Relbunium richardianum</i>	0,170	0,213	0,363 \pm 0,123	0,289 \pm 0,113
<i>Botriochloa sp</i>	0,149	0,128	2,040 \pm 1,688	1,080 \pm 0,848
<i>Microgyne trifurcata</i>	0,149	0,128	0,252 \pm 0,117	0,087 \pm 0,033
<i>Nassella trichotoma</i>	0,149	0,021	0,680 \pm 0,404	0,100 \pm 0,100
<i>Conyza bonariensis</i>	0,128	0,319	0,153 \pm 0,065	0,328 \pm 0,062
<i>Nierembergia aristata</i>	0,128	0,277	0,210 \pm 0,137	0,409 \pm 0,230
<i>Baccharis pingraea</i>	0,085	0,106	0,160 \pm 0,160	0,240 \pm 0,178
<i>Gnaphalium gaudichaudianum</i>	0,085	0,064	0,180 \pm 0,180	0,180 \pm 0,109
<i>Hoffmanseggia glauca</i>	0,085	0,064	0,100 \pm 0,080	0,050 \pm 0,034
<i>Lepidium bonariense</i>	0,085	0,106	0,105 \pm 0,046	0,103 \pm 0,044
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	0,085	0,213	0,367 \pm 0,181	0,410 \pm 0,203
<i>Medicago minima</i>	0,085	0,064	0,173 \pm 0,085	0,210 \pm 0,149
<i>Sphaeralcea crispa</i>	0,085	0,064	0,167 \pm 0,114	0,207 \pm 0,148
<i>Digitaria californica</i>	0,064	0,064	0,380 \pm 0,243	0,200 \pm 0,160

Espece	Frecuencia relativa	Cobertura (%)	Espece	Frecuencia relativa
<i>Glandularia parodii</i>	0,064	0,106	0,140±0,099	0,117±0,060
<i>Hyalis argentea</i>	0,064	0,043	0,160±0,111	0,060±0,042
<i>Panicum urvilleanum</i>	0,064	0,043	0,340±0,340	0,180±0,180
<i>Parietaria sp.</i>	0,064	0,000	0,200±0,200	0,000
<i>Pfaffia gnaphalioides</i>	0,043	0,064	0,040±0,027	0,120±0,120
<i>Setaria leucopila</i>	0,043	0,000	0,433±0,433	0,000
<i>Aphanes parodii</i>	0,021	0,064	0,080±0,080	0,060±0,060
<i>Baccharis crispa</i>	0,021	0,043	0,100±0,100	0,100±0,080
<i>Brisa subaristata</i>	0,021	0,021	0,100±0,100	0,100±0,100
<i>Carduus nutans</i>	0,021	0,021	0,020±0,020	0,020±0,020
<i>Cerastium arvense</i>	0,021	0,000	0,060±0,043	0,000
<i>Clematis montevidensis</i>	0,021	0,021	0,667±0,667	0,067±0,066
<i>Erodium cicutarium</i>	0,021	0,085	0,033±0,033	0,120±0,068
<i>Gomphrena martiana</i>	0,021	0,064	0,100±0,100	0,150±0,106
<i>Pappophorum caespitosum</i>	0,021	0,000	0,060±0,060	0,000
<i>Prosopis caldenia</i>	0,021	0,000	0,033±0,033	0,000
<i>Spharalcea sp.</i>	0,021	0,000	0,033±0,033	0,000
<i>Thelesperma megapotamica</i>	0,021	0,043	0,020±0,020	0,040±0,026
<i>Gramínea no identificada 2</i>	0,021	0,000	0,020±0,020	0,000
<i>Aristida subulata</i>	0,000	0,043	0,000	0,120±0,085
<i>Baccharis ulicina</i>	0,000	0,064	0,000	0,063±0,040
<i>Bidens pilosa</i>	0,000	0,021	0,000	0,033±0,033
<i>Euphorbia sp.</i>	0,000	0,021	0,000	0,003±0,003
<i>Hysterionica hasionoides</i>	0,000	0,021	0,000	0,010±0,010
<i>Taraxacum officinale</i>	0,000	0,021	0,000	0,120±0,120
<i>Gramínea no identificada 1</i>	0,000	0,021	0,000	0,080±0,080

Continuación Cuadro I.

Cuadro II (Capítulo 3). Promedios de índices de Diversidad (Simpson) y Riqueza según Distancia a la aguada y micrositio.

Diversidad

Distancia	Baccharis	Abierto	Remoción
Cercana	0,727±0,017	0,684±0,035	0,702±0,012
Intermedia	0,770±0,026	0,665±0,066	0,736±0,045
Lejana	0,661±0,091	0,655±0,029	0,608±0,085

Riqueza

Distancia	Baccharis	Abierto	Remoción
Cercana	8,733±0,371	8,133±0,156	8,046±0,246
Intermedia	9,516±0,418	8,383±1,507	9,626±1,239
Lejana	8,714±1,248	7,904±1,125	8,695±0,797

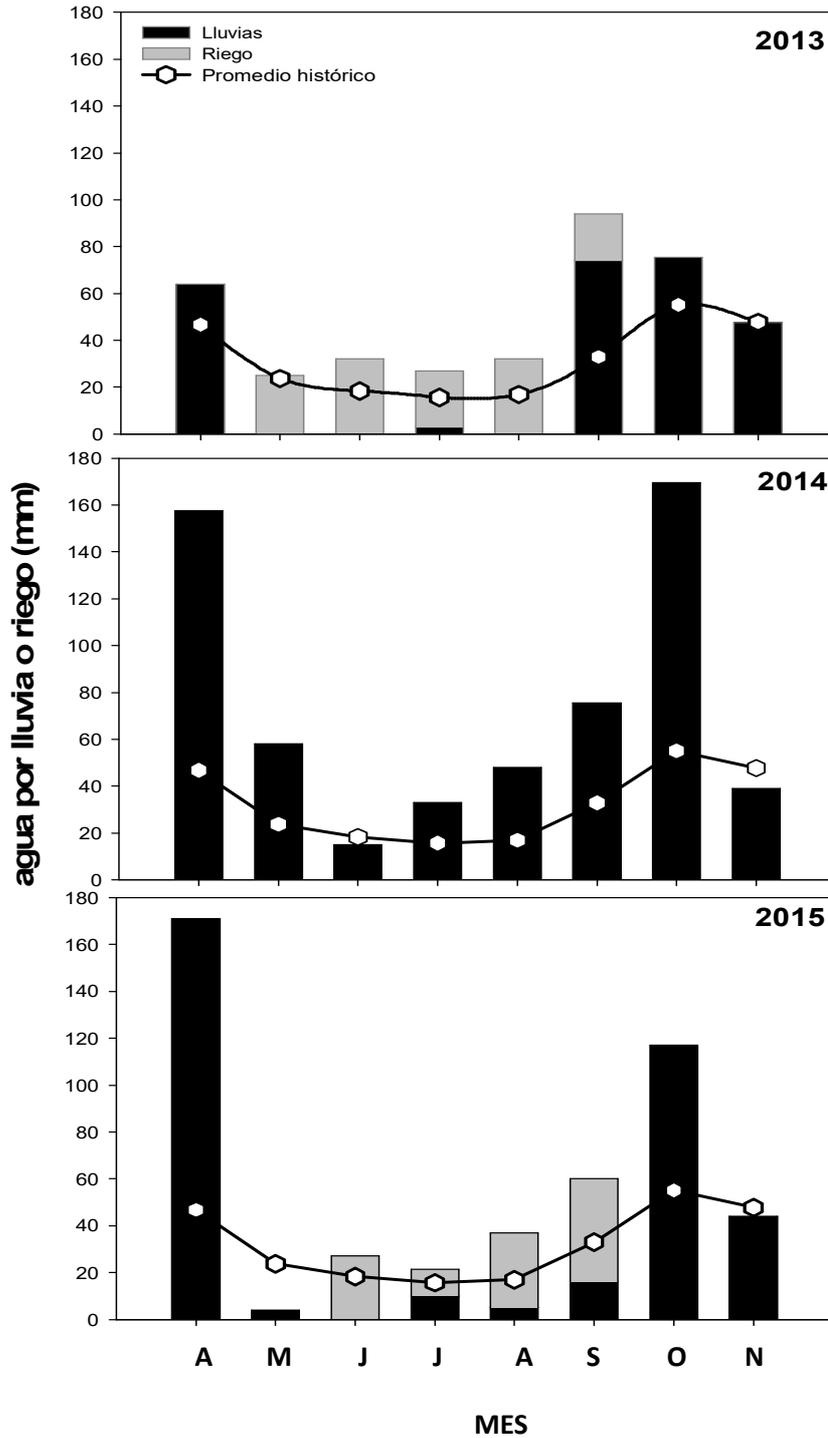
Cuadro III (Capítulo 4). Detalle del experimento por año.

Año	Número de aguadas	Número de Subréplicas por distancia	Número total de micrositios	Número de individuos por Micrositio	Número total de individuos	Tratamiento de Riego
2013	4	3	6 <i>Baccharis</i> /6 Abiertos	2	384	SI
2014	3	5	10 <i>Baccharis</i> /10 Abiertos	4	960	NO
2015	2	5	10 <i>Baccharis</i> /10 Abiertos	4	640	SI

Cada subréplica corresponde a 2 pares *Baccharis*-Abierto, ya que al momento de regar un par era regado y el otro par no.

Figura III (Capítulo 4). Lluvias ocurridas y riegos aplicados mensualmente en los tres años de estudio con relación al promedio histórico (1921-2006).

Las lluvias registradas en los años corresponden a los datos tomados en la caminera de la Policía de la provincia de La Pampa situada en General Acha (<http://www.policia.lapampa.gov.ar/contenidos/ver/lluvias>).



Humedad edáfica en el período del estudio (Capítulo 4)

En el año 2013, de precipitación inferior al promedio histórico y con una marcada estación seca, la humedad edáfica fue en promedio inferior a 10% para los meses de invierno, y superó ese valor a partir de la primavera, momento en el que comienza la estación húmeda (Figura IV en el presenta Anexo). El riego aumentó la humedad de modo que los micrositios regados tuvieron una diferencia de entre 2 y 4% más de humedad respecto a los no regados (Riego, $\chi^2=6,089$, $gl=1$, $p=0,010$) y a su vez los valores de humedad del regado tuvieron valores promedios cercanos o superiores al 10%. No se encontraron diferencias en la humedad edáfica entre *Baccharis* sin riego y el Abierto sin riego en ninguno de los meses evaluados en el año 2013 (Micrositio*Mes, $\chi^2=0,807$, $gl=4$, $p=0,937$). En 2014, año en que la precipitación anual y mensual superó el promedio histórico, la humedad edáfica se mantuvo por encima del 10% tanto en la primavera como en el invierno. Se detectaron diferencias de humedad entre *Baccharis* y Abierto (Micrositio, $\chi^2=34,123$, $gl=1$, $p<0,001$), aunque en magnitud no son importantes (Figura IV). El año 2015 tuvo una marcada estación seca que se extendió hasta septiembre inclusive. El riego aplicado durante esos meses aumentó la humedad edáfica (Riego*Mes, $\chi^2=224,881$, $gl=4$, $p<0,001$). La humedad de los espacios regados se acercó en promedio al valor de 10%, pero nunca lo superó ampliamente. En 2015 entre *Baccharis* y Abierto sin riego se detectaron diferencias (Micrositio, $\chi^2=114,001$, $gl=1$, $p<0,001$), aunque nuevamente como puede observarse en el grafico no hay diferencias importantes en magnitud entre la humedad de *Baccharis* y la del Abierto.

Figura IV (Capítulo 4). Humedad edáfica (media±1EE) en los micrositos *Baccharis* y Abierto, sin riego (panel izquierdo) y con riego (panel derecho), entre abril y noviembre en los tres años de experimentos.

La línea punteada indica un valor de referencia de 10% de humedad, por encima del cual se concentra la actividad biológica en ambientes semiáridos (Soliveres et al. 2011).

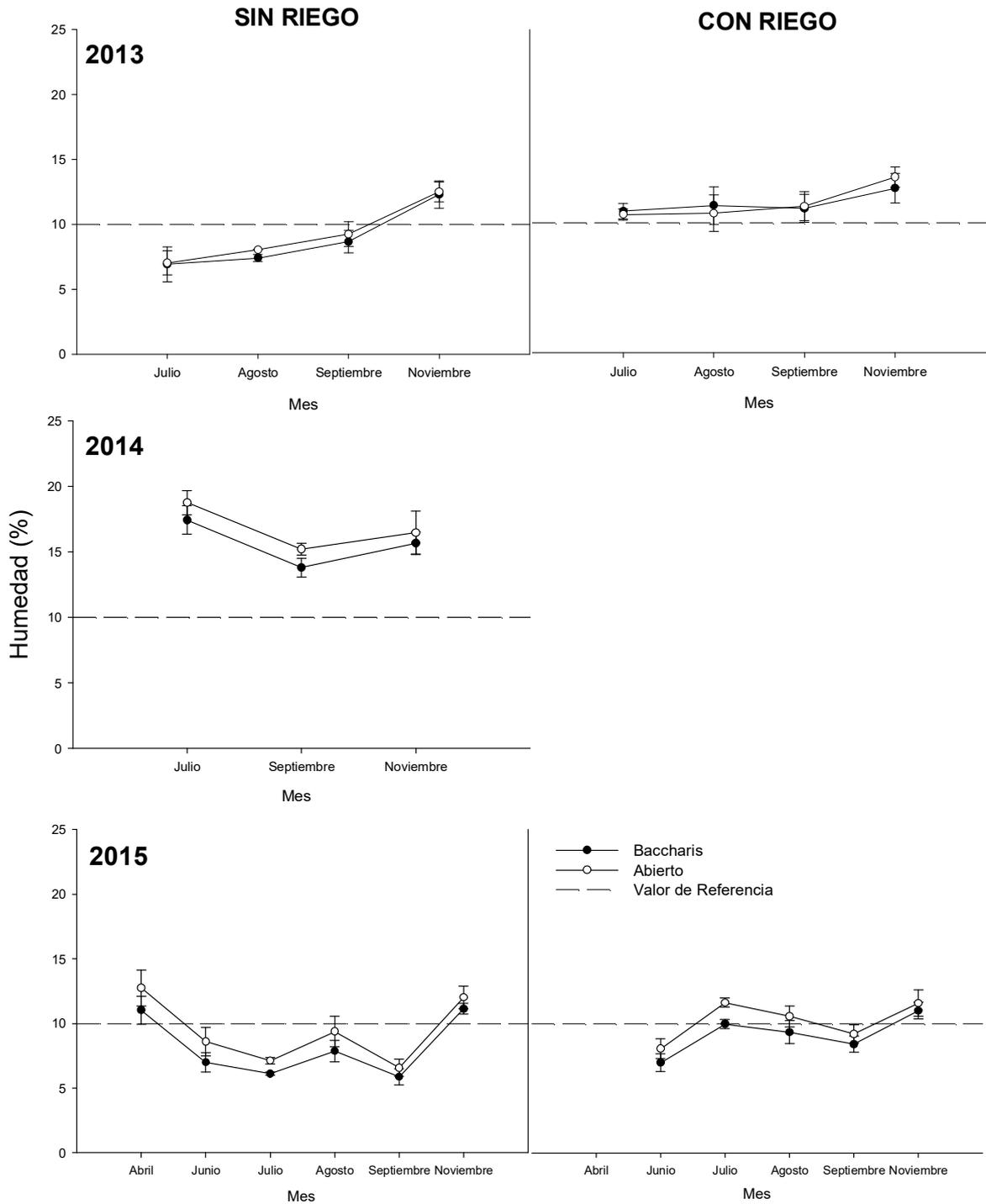
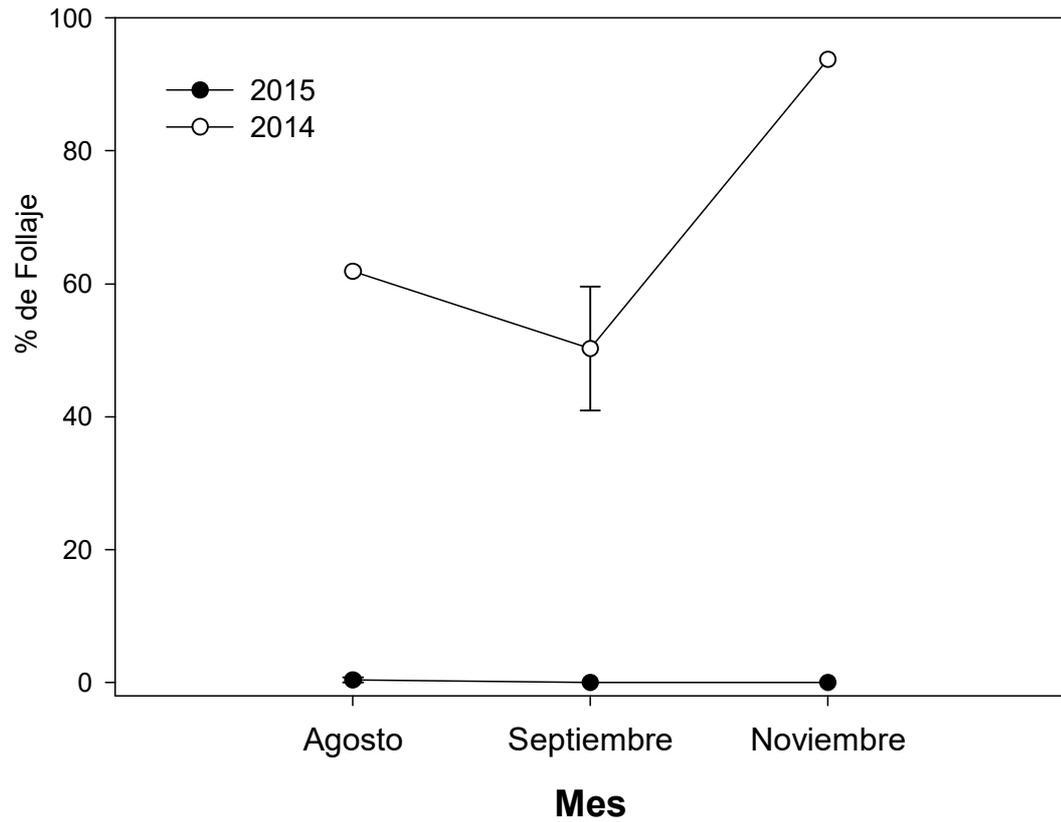


Figura V (Capítulo 4). Porcentaje de hojas en el canopeo de *Baccharis* en dos años consecutivos, entre agosto y noviembre.

P. napostaense produce semillas en diciembre. Sin embargo, la formación de las inflorescencias comienza por lo general a partir de septiembre (observación a campo). De allí la importancia del estado de *Baccharis* en este período en particular.



Bibliografía

- Aguiar MR, Sala OE (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology* 78:93–100. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[0093:SDCTDO]2.0.CO;2
- Al-Namazi AA, El-Bana MI, Bonser SP (2017) Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecol Evol* 1–9. doi: 10.1002/ece3.2690
- Alberti J, Escapa M, Iribarne O, et al (2008) Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in Argentinean marshes. *Ecology* 89:155–164
- Andrew MH, Lange RT (1986) Development of a new piosphere in arid chenopod shrubland grazed by sheep. 2. Changes to the vegetation. *Aust J Ecol* 11:411–424
- Andrew MH, Lange RT (1983) Development of a new piosphere in arid chenopod shrubland grazed by sheep . 1 . Changes to the soil surface. *Aust J Ecol* 11:395–410
- Anthelme F, Menseses RI, Huaman Valero NN, et al (2017) Fine nurse variations explain discrepancies in the stress-interaction relationship in alpine regions. *Ecography (Cop)*. doi: 10.1111/ecog.02537
- Armas C, Pugnaire FI (2005) Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *J Ecol* 93:978–989. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01033.x
- Austin MP (2013) Inconsistencies between theory and methodology: A recurrent problem in ordination studies. *J Veg Sci* 24:251–268. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01467.x
- Badano EI, Villarroel E, Bustamante RO, et al (2007) Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *J Ecol* 95:682–688. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01262.x
- Baraza E, Valiente-Banuet A (2017) Proximity to other plants determines the effect of livestock exclusion on eight species in the semiarid scrublands of Mexico. *Ecol Eng* 98:57–63. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.10.053
- Baraza E, Zamora R, Hódar J a. (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: Neighbours matter. *Oikos* 113:148–156
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, et al (2009) Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:1–20. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120242

- Barchuk AH, Díaz MP (2005) Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. 695–705
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Package “lme4.” Fitting Linear Mix Model Using lme4 *J Stat Softw* 67:1–48
- Berkowitz AR, Canham CD, Kelly VR, Kelly R (1995) Competition vs . Facilitation of Tree Seedling Growth and Survival in Early Successional Communities. *Ecology* 76:1156–1168
- Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:27–29
- Bråthen KA, Lortie C (2016) A portfolio effect of shrub canopy height on species richness in both stressful and competitive environments. *Funct Ecol* 30:60–69. doi: 10.1111/1365-2435.12458
- Brooker RW, Callaghan T V (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its gradients: a model relationship to environmental. *OIKOS* 81:196–207
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie C (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecol* 96:18–34. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x
- Brooker RW, Scott D, Palmer SCF, Swaine E (2006) Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *J Ecol* 94:637–645. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01129.x
- Brooks ML, Matchett JR, Berry KH (2006) Effects of livestock watering sites on alien and native plants in the Mojave Desert, USA. *J Arid Environ* 67:125–147. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.09.022
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18:119–125
- Bulleri F, Bruno JF, Benedetti-ecchi L (2008) Beyond Competition : Incorporating Positive Ecosystem Invasibility. 6:1136–1140. doi: 10.1371/journal.pbio.0060162
- Bulleri F, Bruno JF, Silliman BR, Stachowicz JJ (2015) Facilitation and the niche : implications for coexistence , range shifts and ecosystem functioning. doi: 10.1111/1365-2435.12528
- Bulleri F, Cristaudo C, Alestra T, Benedetti-Cecchi L (2011) Crossing gradients of

- consumer pressure and physical stress on shallow rocky reefs: A test of the stress-gradient hypothesis. *J Ecol* 99:335–344. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01750.x
- Butterfield BJ, Bradford JB, Armas C, et al (2015) Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. *Funct Ecol* n/a-n/a. doi: 10.1111/1365-2435.12592
- Butterfield BJ, Munson SM (2016) Temperature is better than precipitation as a predictor of plant community assembly across a dryland region. *J Veg Sci* 27:938–947. doi: 10.1111/jvs.12440
- Cabrera AL (1994) *Regiones fitogeográficas argentinas, Primera re.* Acme, Buenos Aires
- Callaway RM (1995) Positive Interactions among Plants. *Bot Rev* 61:306–349
- Callaway RM (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities
- Callaway RM (1998) Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82:202–207
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, et al (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844–848. doi: 10.1038/nature00805.1.
- Callaway RM, Kikodze D, Chiboshvili M, Khetsuriani L (2005) Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86:1856–1862
- Callaway RM, Kikvidze Z, Kikodze D (2000) Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89:275
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and Facilitation: a Synthetic Approach To Interactions in Plant Communities. *Ecology* 78:1958–1965
- Cano E (1988) *Pastizales Naturales de La Pampa. Tomo I. Convenio AACREA-Provincia de La Pampa, La Pampa*
- Cano E, Fernandez B, Montes M, Otros (1980) *Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa. Clima, Geomorfología, Suelo y Vegetación.*
- Castro J, Zamora R, Hódar J a., Gómez JM (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: Consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J Ecol* 92:266–277
- Cavieres L a., Quiroz CL, Molina-Montenegro M a., et al (2005) Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7:217–226. doi: 10.1016/j.ppees.2005.09.002

- Cavieres LA, Hernández-Fuentes C, Sierra-Almeida A, Kikvidze Z (2016) Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Funct Ecol* 30:52–59. doi: 10.1111/1365-2435.12545
- Cazón A, de Viana ML, Gianello JC (2002) Comparación del efecto fitotóxico de aleloquímicos de *Baccharis boliviensis* (Asteraceae) en la germinación de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae). *Ecol Austral* 12:73–78
- Céspedes CL, Uchoa A, Salazar JR, et al (2002) Plant growth inhibitory activity of p-Hydroxyacetophenones and tremetones from chilean endemic *Baccharis* species and some analogous: A comparative study. *J Agric Food Chem* 50:2283–2292
- Chalmandrier L, Münkemüller T, Colace MP, et al (2017) Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *J Ecol* 105:277–287. doi: 10.1111/1365-2745.12658
- de Bello F, Dolezal J, Dvorsky M, et al (2011) Cushions of *Thylacospermum caespitosum* (Caryophyllaceae) do not facilitate other plants under extreme altitude and dry conditions in the north-west Himalayas. *Ann Bot* 108:567–573. doi: 10.1093/aob/mcr183
- Díaz S, Symstad AJ, Chapin FS, et al (2003) Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends Ecol Evol* 18:140–146. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00007-7
- Dyer AR, Rice KJ (1999) Effects of competition on resource availability and growth of a Californian bunchgrass. *Ecology* 80:2697–2710. doi: 10.2307/177251
- Ehlers BK, Charpentier A, Grøndahl E (2014) An allelopathic plant facilitates species richness in the Mediterranean garrigue. *J Ecol* 102:176–185. doi: 10.1111/1365-2745.12171
- Engel EC, Weltzin JF (2008) Can community composition be predicted from pairwise species interactions? *Plant Ecol* 195:77–85. doi: 10.1007/s11258-007-9300-2
- Fernandez-Gimenez M. A-DB (2000) Vegetation change along gradients from water sources in three grazed Mongolian ecosystems. *Plant Ecol* 0:1–18
- Filazzola A, Sotomayor DA, Lortie CJ (2017) Modelling the niche space of desert annuals needs to include positive interactions. doi [101111/oik04688] 1–8
- Fowler NL (2002) The joint effects of grazing, competition, and topographic position on six savanna grasses. *Ecology* 83:2477–2488
- García-Cervigón AI, Iriando JM, Linares JC, Olano JM (2016) Disentangling facilitation along the life cycle: impacts of plant-plant interactions at vegetative and

- reproductive stages in a Mediterranean forb. *Front Plant Sci* 7:1–11. doi: 10.3389/fpls.2016.00129
- Giladi I, Segoli M, Ungar ED (2013) Shrubs and herbaceous seed flow in a semi-arid landscape: Dual functioning of shrubs as trap and barrier. *J Ecol* 101:97–106. doi: 10.1111/1365-2745.12019
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Castro J, Hódar J a (2008) Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *J Veg Sci* 19:161–172. doi: 10.3170/2007-8-18347
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, M. GJ (2004) APPLYING PLANT FACILITATION TO FOREST RESTORATION : A META-ANALYSIS OF THE USE OF SHRUBS AS NURSE PLANTS. *Ecol Appl* 14:1128–1138
- Graff P, Aguiar MR (2011) Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. *Processes and patterns in arid rangelands. Oikos* 120:1023–1030. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19059.x
- Graff P, Aguiar MR (2016) Do species strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem? *Ecology* doi: 10.1002/ecy.1703. doi: 10.1111/ijlh.12426
- Graff P, Aguiar MR, Chaneton EJ (2007) Shift in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88:188–199
- He Q, Bertness MD, Altieri AH (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol Lett* 16:695–706. doi: 10.1111/ele.12080
- Hierro JL, Cock MC (2013) Herbivore-mediated facilitation alters composition and increases richness and diversity in ruderal communities. *Plant Ecol* 214:1287–1297. doi: 10.1007/s11258-013-0251-5
- Hill MO, Gauch HG (1980) Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47–58. doi: 10.1007/BF00048870
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, et al (2012) Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43:227–48. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411
- Holmes TH (1996) Patterns of Growth and Soil-water Utilization in some Exotic Annuals

- and Native Perennial Bunchgrasses of California. *Ann Bot* 78:233–243. doi: 10.1006/anbo.1996.0117
- Holmgren M, Scheffer M (2010) Strong facilitation in mild environments: The stress gradient hypothesis revisited. *J Ecol* 98:1269–1275. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01709.x
- Holmgren M, Scheffer M, Huston M a. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975
- Holzapfel C, Mahall B (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the mojave desert. *Ecology* 80:1747–1761
- John F, Weisberg S (2011) Package “car.” An {R} Companion to Appl Regression, Second Ed Thousand Oaks CA Sage URL <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Keddy PA (2001) *Competition* (2nd edition)
- Kikvidze Z, Callaway RM (2009) Ecological Facilitation May Drive Major Evolutionary Transitions. *Bioscience* 59:399–404. doi: 10.1525/bio.2009.59.5.7
- Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000) Effects of Climatic Variability on Facilitation of Tree Establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924
- Koyama A, Tsuyuzaki S (2012) Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. *J Veg Sci* 24:473–483. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01474.x
- Kuebbing SE, Nuñez MA (2016) Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nat Plants* 2:16134. doi: 10.1038/nplants.2016.134
- Landsberg J, James CD, Morton SR, et al (2003) Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands\rdoi:10.1111/j.1365-2664.2003.00862.x. *J Appl Ecol* 40:1008–1024
- Lange RT (1969) The piosphere: sheep track and dung patterns. *J Range Manag* 22:396–400
- Lawrence D, Barraclough TG (2015) Evolution of resource use along a gradient of stress leads to increased facilitation. *Oikos* n/a-n/a. doi: 10.1111/oik.02989
- Le Bagousse-Pinguet Y, Börger L, Quero J-L, et al (2015) Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *J Ecol* n/a-n/a. doi: 10.1111/1365-2745.12480

- Le Bagousse-Pinguet Y, Forey E, Touzard B, Michalet R (2013) Disentangling the effects of water and nutrients for studying the outcome of plant interactions in sand dune ecosystems. *J Veg Sci* 24:375–383. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01462.x
- Leverett LD (2017) Germination phenology determines the propensity for facilitation and competition. *Ecology* 0:1–10. doi: 10.1002/ecy.1933
- Liancourt P, Callaway RM, Michalet R (2005) Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86:1611–1618. doi: 10.1890/04-1398
- Lopez RP, Squeo F, Armas C, et al (2016) Enhanced facilitation at the extreme end of the aridity gradient in the Atacama Desert: a community-- level approach. *Ecology* 97:1593–1604. doi: 10.1890/15-1152.1
- Lopez de Casenave J, Cueto V, Marone L (1998) Granivory in the Monte Desert, Argentina: Is it Less Intense than in Other Arid Zones of the World? *Glob Ecol Biogeogr* 7:197–204
- Lortie CJ, Callaway RM (2006) Re-analysis of meta-analysis: Support for the stress-gradient hypothesis. *J. Ecol.* 94:7–16
- Lortie CJ, Turkington R (2008) Species-specific positive effects in an annual plant community. *Oikos* 117:1511–1521. doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16664.x
- Lozano YM, Armas C, Hortal S, et al (2017) Disentangling above- and below-ground facilitation drivers in arid environments: the role of soil microorganisms, soil properties and microhabitat. *New Phytol.* doi: 10.1111/nph.14499
- Madrigal-González J, Kelt DA, Meserve PL, et al (2016) Shrub-ephemeral plants interactions in semiarid north-central Chile: Is the nurse plant syndrome manifested at the community level? *J Arid Environ* 126:47–53. doi: 10.1016/j.jaridenv.2015.08.001
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x
- Maestre FT, Cortina J (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc Biol Sci* 271 Suppl:S331–S333. doi: 10.1098/rsbl.2004.0181
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds, J, F. (2006) The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further

- insights from arid environments. *J Ecol* 94:17–22. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01089.x
- Malkinson D, Tielbörger K (2010) What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119:1546–1552. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18375.x
- McIntire EJB, Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* 201:403–416. doi: 10.1111/nph.12478
- McIntire EJB, Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90:46–56
- Metz J, Tielbörger K (2016) Spatial and temporal aridity gradients provide poor proxies for plant-plant interactions under climate change: A large-scale experiment. *Funct Ecol* 30:20–29. doi: 10.1111/1365-2435.12599
- Michalet R, Brooker RW, Lortie CJ, et al (2015) Disentangling direct and indirect effects of a legume shrub on its understorey community. *Oikos* 1–12. doi: 10.1111/oik.01819
- Michalet R, Le Bagousse-Pinguet Y, Maalouf JP, Lortie CJ (2013) Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: The collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *J Veg Sci* 25:609–613. doi: 10.1111/jvs.12123
- Michalet R, Schöb C, Xiao S, et al (2016) Beneficiary feedback effects on alpine cushion benefactors become more negative with increasing cover of graminoids and in dry conditions. *Funct Ecol* 30:79–87. doi: 10.1111/1365-2435.12507
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth WK (1988) A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *Am Nat* 132:87–106. doi: 10.1086/676645
- Miriti MN (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *J Ecol* 94:973–979. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01138.x
- Mod HK, le Roux PC, Luoto M (2014) Outcomes of biotic interactions are dependent on multiple environmental variables. *J Veg Sci* 25:1024–1032. doi: 10.1111/jvs.12148
- Morici E, Ernst R, Kin a, et al (2003) Efecto del pastoreo en un pastizal semiárido de Argentina según la distancia a la aguada. *Arch Zootec* 52:59–66
- Morici EFA, Kin AG, Mazzola MB, et al (2006) Efecto del pastoreo sobre las gramíneas perennes *Piptochaetium napostaense* y *Poa ligularis* en relación con la distancia a la

- aguada . The effect of cattle grazing on the perennial grasses *Piptochaetium napostaense* and *Poa ligularis* in relation to the water. *RevFacAgronomía - UNLPam* 17:3–12
- Nash MS, Whitford WG, de Soyza AG, et al (1999) Livestock Activity and Chihuahuan Desert Annual-Plant Communities: Boundary Analysis of Disturbance Gradients. *Ecol Appl* 9:814–823. doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0814:LAACDA]2.0.CO;2
- Noy-Meir I (1973) Desert Ecosystems: Environment and producers. *AnnuRevEcolSyst* 4:25–51
- Oosterheld M, Oyarzábal M (2004) Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107:576–582
- Oksanen J (2015) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3. <https://CRANR-project.org/package=vegan> 43. doi: 10.1016/0169-5347(88)90124-3
- Phillips FJ (1909) *A Study of Piñon Pine*. Univ Chicago Press 48:216–223
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, et al (2008) *NLME: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, Version 3.1-128*, R package. <URL <http://CRANR-project.org/package=nlme>> 336
- Pringle HJR, Landsberg J (2004) Predicting the distribution of livestock grazing pressure in rangelands. 31–39
- Pugnaire FI, Lázaro R (2000) Seed Bank and Understorey Species Composition in a Semi-arid Environment : The Effect of Shrub Age and Rainfall. *Ann Bot* 86:807–813. doi: 10.1006/anbo.2000.1240
- Pugnaire FI, Luque MT (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93:42–49
- Rebollo S, Milchunas DG, Noy-Meir I, Chapman PL (2002) The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98:53–64
- Rodríguez-Echeverría S, Lozano YM, Bardgett RD (2015) Influence of soil microbiota in nurse plant systems. *Funct Ecol* 30:30–40. doi: 10.1111/1365-2435.12594
- Saiz H, Alados CL (2012) Changes in Semi-Arid Plant Species Associations along a Livestock Grazing Gradient. *PLoS One* 7:e40551. doi: 10.1371/journal.pone.0040551
- Schöb C, Callaway RM, Anthelme F, et al (2014) The context dependence of beneficiary

- feedback effects on benefactors in plant facilitation. *New Phytol*
- Schöb C, Macek P, Pistón N, et al (2017) A trait-based approach to understand the consequences of specific plant interactions for community structure. *J Veg Sci* 28:696–704. doi: 10.1111/jvs.12523
- Smit C, Rietkerk M, Wassen MJ (2009) Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *J Ecol* 97:1215–1219. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01555.x
- Smit C, Vandenberghe C, Den Ouden J, Müller-Schärer H (2007) Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: Changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152:265–273. doi: 10.1007/s00442-006-0650-6
- Soliveres S, Eldridge DJ, Hemmings F, Maestre FT (2012a) Nurse plant effects on plant species richness in drylands: The role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 14:402–410. doi: 10.1016/j.ppees.2012.09.003
- Soliveres S, Eldridge DJ, Hemmings F, Maestre FT (2012b) Nurse plant effects on plant species richness in drylands: The role of grazing, rainfall and species specificity. *J PPEES Sources*. doi: 10.1016/j.ppees.2012.09.003
- Soliveres S, García-Palacios P, Castillo-Monroy AP, 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. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18993.x
- Sortibrán L, Verdú M, Valiente-Banuet A (2014) Nurses experience reciprocal fitness benefits from their distantly related facilitated plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 16:228–235. doi: 10.1016/j.ppees.2014.07.001
- Sotomayor DA, Lortie CJ (2015) Indirect interactions in terrestrial plant communities: emerging patterns and research gaps. *Ecosphere* 6:1–23. doi: 10.1890/ES14-00117.1
- Tewksbury JJ, Lloyd JD (2001) Positive interactions under nurse-plants: Spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127:425–434. doi: 10.1007/s004420000614
- Tielbörger K, Kadmon R (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544–1553
- Todd SW (2006) Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *J Appl Ecol* 43:293–304. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01154.x

- Troiani HO, Steibel P (2008) Reconocimiento de Malezas: Región subhúmeda y semiárida pampeana.
- Tucat G, Bentivegna D, Busso C, et al (2013) Efecto fitotóxico de *Baccharis ulicina* sobre la germinación y crecimiento inicial de *Avena sativa*, *Lolium perenne* y *Raphanus sativus*. 45:63–77
- Valiente-Banuet A, Verdú M (2008) Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *J Ecol* 96:489–494. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01357.x
- Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA (2016) Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecol Divers* 874:1–15. doi: 10.1080/17550874.2016.1210262
- Vandenbergh C, Smit C, Pohl M, et al (2009) Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic Appl Ecol* 10:427–436. doi: 10.1016/j.baae.2008.08.009
- Veblen K (2008) Season-and herbivore-dependent competition and facilitation in a semiarid savanna. *Ecology* 89:1532–1540. doi: 10.1890/07-0973.1
- Verdi LG, Maria I, Brighente C, et al (2005) Género *Baccharis* (Asteraceae): Aspectos químicos, económicos y biológicos. *Quim Nov* 28:85–94
- Verwijmeren M, Rietkerk M, Bautista S, et al (2014) Drought and grazing combined: Contrasting shifts in plant interactions at species pair and community level imp. *J Arid Environ* 111:53–60. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.08.001
- Wright A, Schnitzer SA, Reich PB (2014) Living close to your neighbors: The importance of both competition and facilitation in plant communities. *Ecology* 95:2213–2223. doi: 10.1890/13-1855.1