Una aproximación funcional al estudio de las invasiones de plantas anuales en el desierto

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

Andrés Guillermo Rolhauser
Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2002
Magister en Recursos Naturales - Universidad de Buenos Aires - 2007

Lugar de trabajo: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan

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

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis
Eduardo Raúl Pucheta
Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Consejero de Estudios
Martín Roberto Aguiar
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor (PhD) en Ecología (Colorado State University)

JURADO DE TESIS

Director de tesis
Eduardo Raúl Pucheta
Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO
Ramiro O. Bustamante
Licenciado en Biología (Universidad de Chile)
Doctor en Biología (Universidad de Chile)

JURADO
Adrián Escudero Alcántara
Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Complutense de Madrid)
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Complutense de Madrid)

JURADO
Martín A. Nuñez
Licenciado en ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)
Doctor (PhD) en Ecología y Biología Evolutiva (University of Tennessee)

Fecha de defensa de la tesis: 16 de MARZO de 2015

AGRADECIMIENTOS

Mucha gente participó de este trabajo y a ellos quiero agradecerles. Eduardo Pucheta me dio la posibilidad de acceder a una beca doctoral y luego me acompañó en todas las etapas de este proceso. También me dio la posibilidad de participar en las actividades de las cátedras de Ecología I y II que él dirige, donde ciertamente aprendí mucha ecología. Incluso me ayudó varias veces con el trabajo de campo, cuando los ayudantes escaseaban. Martín Aguiar supo aconsejarme con mucho criterio a lo largo de todo este proceso. Los tres revisores, Ramiro Bustamante, Adrián Escudero y Martín Nuñez, aportaron valiosos comentarios.

Otras personas, que no figuran en la portada de este manuscrito, hicieron aportes fundamentales. Marisa Nordenstahl me acompañó en más de la mitad de los viajes diarios al campo, que en total fueron unos 70. También me ayudó con el trabajo de laboratorio y con varios experimentos que no fueron presentados aquí. Como si fuera poco, puso su fuerza de trabajo y sus ideas para que el experimento en macetas llegara a buen término. Gabriel Gatica, Agostina Lucero, Octavio Gerlo y Laura Quevedo-Robledo me ayudaron en varios viajes de campo y en el laboratorio; en algunas ocasiones también recibí ayuda de Julieta Carmona, Aníbal Massut y Raúl Tapia. Gabriel G, quien inició su doctorado conmigo, fue un buen amigo y compañero de catarsis, actividad que también compartimos con Yanina Ribas-Fernández. Rosalía Nordenstahl colaboró gentil y divertidamente en el procesamiento de muestras del experimento en macetas. El trabajo de campo no hubiese sido posible sin la colaboración de Margarita Nievas, quien nos permitió el acceso al sitio de estudio. Fernando Biganzoli, además de ser un buen amigo, me ayudó con la implementación de los modelos mixtos que usé en varios capítulos.

Decía que algunos experimentos no fueron presentados aquí. Éstos, sobre algunos efectos del ambiente sobre la germinación y la tolerancia de hojas al estrés térmico, los intentamos llevar a cabo en la Agencia de Extensión Rural Pocito del INTA. A todo su personal le estoy agradecido, en particular a Mónica Ruiz y Nadia Bárcena. Desde la FAUBA, Diego Batlla, Mariano Devoto y Santiago Poggio me dieron buenos consejos para estos experimentos. Mi viejo, Guillermo Rolhauser, fabricó con sus propias manos y herramientas los mejores sacabocados para hojas que existen en el planeta, los que fueron fundamentales para los experimentos de tolerancia al estrés térmico. Espero poder honrar a todos ellos y lograr que los resultados que obtuvimos, si bien no son muchos, vean la luz.

Desde el punto de vista financiero, este trabajo fue posible gracias a becas de posgrado que me fueron entregadas desde el FONCyT y el CONICET y a un subsidio FONCyT (PICT 01322), con el que pudimos sustentar la mayor parte del trabajo de campo y de laboratorio. El Departamento de Biología de la FCEFyN de la UNSJ me dio un lugar de trabajo. El Servicio Meteorológico Nacional nos facilitó gentilmente datos climáticos del área de estudio. También debo agradecer a los dos autos que tuve en San Juan (no simultáneamente) por haberme llevado en todos los viajes al campo, al INTA Pocito y a todos los lugares que necesité para completar este trabajo.

A toda mi familia agradezco el apoyo y el aliento que me dieron durante estos cinco años tan intensos.

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 ésta u otra institución.

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS ..... **iv**

DECLARACIÓN ..... **v**

ÍNDICE GENERAL ..... **vi**

ÍNDICE DE CUADROS ..... **ix**

ÍNDICE DE FIGURAS ..... **xi**

ABREVIATURAS ..... **xvii**

RESUMEN ..... **xviii**

ABSTRACT ..... **xix**

1 Introducción general **1**

1.1 Motivación 2

1.2 Marco conceptual general: aproximación funcional al estudio de las invasiones 2

1.2.1 Nociones sobre ecología funcional 2

1.2.2 Funcionalidad de exóticas y nativas ¿parecido o distinto? 4

1.3 Particularidades de las comunidades de plantas anuales de desierto 5

1.4 Objetivo general y objetivos específicos 5

1.5 Organización y estilo de redacción de la tesis 6

2 Sitio de estudio **9**

2.1 Ubicación 10

2.2 Clima 11

2.3 Suelo 15

2.4 Vegetación 15

2.5 Especies anuales exóticas 15

3 Atributos funcionales de las especies anuales **17**

3.1 Introducción 18

3.2 Nociones sobre atributos funcionales relevantes 18

3.3 Materiales y métodos para la estimación de atributos funcionales 19

3.4 Algunos patrones generales de variación funcional en la comunidad de anuales 20

4 Heterogeneidad espacio-temporal del banco de semillas del suelo 31

4.1 Introducción 32
4.2 Materiales y métodos 33
4.2.1 Muestreo del banco de semillas 33
4.2.3 Análisis de datos 35
4.3 Resultados 36
4.4 Discusión..... 43
4.4.1 Atributos de las semillas y mecanismos de dispersión 43
4.4.2 Consecuencias para la estructura de la vegetación 44
4.4.3 Consecuencias para el proceso de invasión 46

5 Distribución espacio-temporal de las especies anuales en el campo: influencias de sus atributos funcionales, los arbustos y el ganado 47

5.1 Introducción 48
5.2 Materiales y métodos 49
5.2.1 Colección de datos 49
5.2.2 Análisis de datos 50
5.3 Resultados 52
5.4 Discusión..... 61
5.4.1 Relación entre densidad de plantas y riqueza de especies 61
5.4.2 Influencia de los arbustos y su interacción con los atributos de las especies 61
5.4.3 Influencia del ganado y su interacción con los atributos de las especies.....63
5.4.4 Interacciones con el banco de semillas: consecuencias para la estructura de la vegetación 64
5.4.5 Consecuencias para el proceso de invasión 66

6 Diferenciación funcional y abundancia en el campo de especies anuales nativas y exóticas.....67

6.1 Introducción 68
6.2 Materiales y métodos 72
6.3 Resultados 73
6.4 Discusión..... 79
6.4.1 Diferenciación funcional y abundancia de las especies.....79
6.4.2 Consecuencias para el proceso de invasión 81

7 Diferenciación funcional e intensidad de la competencia: prueba experimental 83

7.1 Introducción 84
7.2 Materiales y métodos 88
7.2.1 Diseño experimental y obtención de datos 88
7.2.2 Análisis de datos 91
7.3 Resultados 92
7.4 Discusión 99
7.4.1 Atributos funcionales de las especies y su relación empírica con la habilidad competitiva 99
7.4.2 Diferenciación funcional y habilidad competitiva 99
7.4.3 Consecuencias para el proceso de invasión 101

8 Conclusiones generales 103

8.1 Recapitulación de los resultados principales y limitaciones para su interpretación 104
8.1.1 Efectos de los arbustos dominantes y el ganado sobre la comunidad de anuales 104
8.1.2 Diferenciación funcional, competencia y abundancia en la comunidad de anuales 105
8.1.3 Claves para el éxito de las anuales invasoras 106
8.1.4 Limitaciones 107
8.2 Contribuciones de esta tesis 107
8.2.1 A la ecología general 107
8.2.2 A la ecología de invasiones 109
8.2.3 A la ecología de plantas anuales de desierto en general y del Monte en particular 110
8.3 Perspectivas 110
8.3.1 Teóricas 110
8.3.2 Prácticas, sobre el funcionamiento de las comunidades de plantas anuales 112

Bibliografía 115

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 3.1. Medidas de resumen de los 9 atributos funcionales utilizados en esta tesis. Clasificamos a las especies en dos gremios: invernales (Inv) y estivales (Est). Resaltamos en negrita las medias de los atributos que fueron significativamente distintas (p<0,05) entre invernales y estivales de acuerdo a pruebas *t* sobre los datos transformados por el logaritmo..... 21

Cuadro 3.2. Ejemplos de las imágenes utilizadas para la obtención de datos morfométricos de las hojas de 19 especies anuales **invernales** encontradas en un desierto del Monte central. Obtuvimos las imágenes mediante un escáner de página completa; pusimos una escala en el costado inferior de cada una. *Especie anual facultativa; ? los dos *Senecio* son conocidos como sufrútices (Kiesling 2013), aunque parecen haber formado semillas viables apenas unos meses luego de la germinación en 2010. Se subrayan las especies exóticas.. 23

Cuadro 3.3. Ejemplos de las imágenes escaneadas utilizadas para la obtención de datos morfométricos de las hojas de 19 especies anuales **estivales** encontradas en un desierto del Monte central. *Especie anual facultativa; se subrayan las especies exóticas. 27

Cuadro 4.1. Densidad promedio de plántulas (expresada por m^2) germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio (I: inter-canopeo; S: canopeo-sur; N: canopeo-norte; R: resaca) y en 6 momentos (cohortes: junio y octubre 2010, enero, abril y junio 2011, enero 2012) en un desierto del Monte central. El área total muestreada por tipo de microstio y por cohorte fue cercana a 0,17 m^2. Para cada especie, se resalta en negrita la densidad máxima entre los cuatro micrositios. Las líneas horizontales delimitan grupos de especie de acuedo a sus las densidades máximas; por ejemplo, el primer grupo es el de las especies asociadas a los inter-canopeos. Los datos de atributos de las semillas fueron recopilados de observaciones directas y de la literatura (*Capítulo 3*). Se muestran sombreados los pesos ≤0,5 mg (i.e. semillas clasificadas como pequeñas) y los valores de índice de forma ≤0,1 (i.e. semillas clasificadas como redondeadas). A: anual; E: estival; I: invernal; P: perenne; *especie perenne que se comporta como anual en el sitio de estudio. Se subraya el nombre de las especies exóticas..... 37

Cuadro 4.2. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de densidad total de plántulas germinadas por muestra de suelo; las muestras fueron colectadas en un desierto del Monte central. La densidad fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. En la parte superior del cuadro se comparan modelos que difieren en la estructura de varianzas de los efectos fijos (pero tienen la misma estructura de efectos fijos y aleatorios); se resalta en negrita el modelo de mejor ajuste (i.e. el modelo 1). En la parte inferior del cuadro se muestra el análisis de la "desvianza" (*deviance*) de tipo 3 (i.e. las inferencias no dependen del orden de los términos en el modelo) para los efectos fijos el modelo 1 y las estimaciones de variación (desvío estándar) para los efectos aleatorios. Vero: verosimilitud..... 40

Cuadro 4.3. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a datos de riqueza de especies por muestra de suelo; las muestras provinieron de un desierto del Monte central. La riqueza fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. Otras leyendas como en cuadro el 4.2..... 40

Cuadro 5.1. Densidad promedio (expresada por m^2) de todas las especies establecidas en 18 momentos entre 2010 y 2013 en un desierto del Monte central. Los valores mostrados para cada combinación de fecha y especie corresponden al promedio de las densidades en dos tipos de micrositio (canopeo e inter-canopeo) y dos niveles de exclusión de ganado (clausura y pastoreo). El sombreado gris oscuro indica densidad significativamente superior en los microsities de canopeo, mientras que el sombreado gris claro indica densidad significativamente superior en los inter-canopeos. En la columna "Est" se indica la estación del año en la cual se registró la mayor densidad promedio (i.e. a lo largo de todas las fechas) para cada especie (p<0,05); Ver: de diciembre a abril, Inv: meses restantes. En la columna "Mic" se indica para cada especie si la densidad promedio fue significativamente mayor (p<0,05) en uno u otro tipo de micrositio. En la columna "Gan" se indica para cada especie si la densidad promedio fue significativamente mayor (p<0,05) en las clausuras (C) o en pastoreo (P). *Descurainia* sp. es un complejo de *D. argentina* y *D. appendiculata*. Hab: hábito (A, anual; P, perenne); *especie anual facultativa. Se subrayan las especies exóticas. 53

Cuadro 5.2. Resumen del procedimiento de permutaciones de respuestas múltiples (MRPP) utilizado para comparar la composición florística de la comunidad de anuales entre tipos de micrositio, niveles de exclusión de ganado y estaciones del año. El valor *p* de cada comparación fue calculado a partir de 999 permutaciones. 55

Cuadro 5.3. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de densidad máxima total de plantas anuales por muestra (i.e. la suma de los máximos de las 43 especies anuales encontradas en un desierto del Monte central; cuadro 5.1). La densidad máxima total fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. En la parte superior del cuadro se comparan modelos que difieren en la estructura de varianzas de los efectos fijos (pero tienen la misma estructura de efectos fijos y aleatorios); se resalta en negrita el modelo de mejor ajuste (i.e. el modelo 3). En la parte inferior del cuadro se muestra el análisis de la "desvianza" (*deviance*) de tipo 3 (i.e. las inferencias no dependen del orden de los términos en el modelo) para los efectos fijos el modelo 3 y las estimaciones de variación (desvío estándar) para los efectos aleatorios. Vero: verosimilitud..... 56

Cuadro 5.4. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de riqueza de especies anuales encontradas por muestra (marcos de 50 x 50 cm) en un desierto del Monte central. Otras leyendas como en el cuadro 5.3. 57

Cuadro 7.1. Atributos funcionales promedio de las 10 especies incluidas en el experimento. Altura máxima de las plantas (Alt), tamaño de hoja (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), forma foliar (FF), largo radical específico (LRE), volumen radical específico (VRE), peso de semillas (PS). Descripción de los atributos en el *Capítulo 3*. Se resaltan en negrita el máximo y el mínimo para cada atributo. También se muestran la biomasa promedio y la mortalidad de la especie foco (*Tribulus terrestris*), la biomasa promedio de las especies vecinas y la cantidad de repeticiones (macetas) de cada combinación en el experimento (*n*). Las especies se ordenan decrecientemente de acuerdo a su efecto sobre la biomasa de *Tribulus*. Entre paréntesis se muestran los códigos de las especies usados en algunas figuras. *Especie exótica; s/u: sin unidades. 89

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Ubicación del sitio de estudio (estrella) dentro de la provincia fitogeográfica del Monte (gris oscuro). 10

Figura 2.2. Ubicación del sitio de estudio (estrella) dentro del paisaje del Valle del Tulum (panel superior). En esta imagen se muestra la cuenca hidrográfica sobre el sitio (polígono sobre la sierra). El panel inferior muestra en detalle al área de estudio (rectángulo), de unas 17 hectáreas, la cual incluye una planicie arenosa dominada por *Bulnesia ratama* y sectores de cauce temporario con cobertura relativamente alta de *Prosopis flexuosa*. Hacia el borde del médano vecino comienzan a ser abundantes los individuos de *Larrea divaricata*. La flecha blanca indica la pendiente general y la dirección preponderante del flujo laminar de agua. 11

Figura 2.3. Temperaturas diarias media, mínima y máxima promedio durante el año en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). 13

Figura 2.4. Precipitaciones mensuales promedio y evapotranspiración de referencia durante el año en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). Las barras de dispersión para las precipitaciones representan intervalos de confianza del 95%. La evapotranspiración de referencia fue calculada a partir de datos de temperatura y radiación solar extraterrestre (Samani 2000). 13

Figura 2.5. Coeficiente de variación (CV) y desvío estándar (DE) de la precipitación mensual entre años en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). 13

Figura 2.6. Proporción de años en los que se acumularon distintos niveles de precipitaciones en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio) en cuatro estaciones: verano (diciembre-febrero), otoño (marzo-mayo), invierno (junio-agosto) y primavera (septiembre-noviembre). 14

Figura 2.7. Frecuencia relativa (proporción de días) de las distintas direcciones del viento (panel superior) y porcentaje de días con vientos fuertes (con velocidad superior a 62 km/h) en función de la dirección para cuatro estaciones del año (panel inferior) en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). Cero grados corresponde a vientos del norte, mientras que 180 corresponde a los del sur. La velocidad de 62 km/h corresponde al límite inferior de la categoría “temporal” (en inglés *gale*) de acuerdo a la escala Beaufort (ver por ejemplo www.aemet.es). 14

Figura 2.8. Aspecto general del sitio de estudio, un arbustal dominado por *Bulnesia retama* en el área de los Médanos de Guayamas, provincia de San Juan. Hacia el fondo puede verse la sierra de Pie de Palo (Foto superior). El suelo desnudo entre los arbustos es eventualmente cubierto por herbáceas anuales nativas y exóticas luego de las lluvias (Foto inferior). 16

Figura 4.1. Vista del pequeño invernadero semi-tubular en el que dispusimos a las muestras de suelo. En ese momento las muestras estaban siendo colocadas en las bandejas plásticas. 34

Figura 4.2. Representación de la heterogeneidad floristica del banco de semillas no dormidas (plántulas) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos del micrositio y en 6 momentos (cohortes: junio y octubre 2010, enero, abril y junio 2011, enero 2012), en un desierto del Monte central. La representación corresponde a un análisis de componentes principales basado en el logaritmo de la densidad de las 51 especies encontradas. Cada símbolo representa el centroide de una cohorte para un tipo de micrositio (i.e. el promedio de 11 muestras). Los símbolos grises representan las cohortes de estación cálida (o verano, cohortes de enero 2011 y 2012) y los símbolos negros representan las cohortes de estación fría (o invierno, cohortes restantes). 38

Figura 4.3. Densidad total promedio de plántulas (a) y riqueza promedio de especies (b) germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio entre 2010 y 2012 en un desierto del Monte central. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio. Los números dentro de las barras son los desvíos estándar estimados para cada micrositio. Inter: inter-canopeo; Sur: canopeo-sur; Norte: canopeo-norte. 39

Figura 4.4. Densidad total de plántulas (a) y riqueza de especies (b) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio y en seis momentos (cohortes) entre 2010 y 2012 en un desierto del Monte central. Las letras sobre los símbolos indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio dentro de cada cohorte. .. 41

Figura 4.5. Peso seco e índice de forma de las semillas de 51 especies de plántulas germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio en un desierto del Monte central. Cada una de estas especies (puntos) fue asignada a un tipo de micrositio según su densidad total máxima (Cuadro 4.1). 42

Figura 4.6. Proporción de semillas no-dormidas grandes (peso seco >0,5 mg; versus semillas pequeñas, peso seco ≤0,5 mg) y oblongas (índice de forma >0,1; versus semillas redondeadas, con índice de forma ≤0,1) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio en un desierto del Monte central. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y las letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio. 42

Figura 4.7. Fragmento basal de *Deuterocohnia* spp. (señalado con una flecha blanca) encontrado en un microstio de acumulación de resaca en un desierto del Monte central. A su lado se encuentra el barreno metálico de 8 cm de diámetro que usamos para extraer las muestras de suelo. 45

Figura 5.1. Nuestro diseño experimental combinó dos factores: “exclusión de ganado” (clausura y pastoreo) y “micrositio” (canopeo e inter-canopeo), este último anidado en el primero. En cada unidad experimental se instaló un maco de 50 x 50 cm donde contamos los individuos de todas las especies. 50

Figura 5.2. Análisis de componentes principales realizado a partir de la densidad máxima [transformada por ln(+1)] de las 43 especies anuales encontradas en dos tipos del micrositio (Can: canopeo, Inter: inter-canopeo), dos niveles de exclusión de ganado (C: clausura, P: pastoreo) y dos estaciones del año (Verano: diciembre-abril, Invierno: mayo-noviembre) en un desierto del Monte central. Los símbolos cuadrados y triangulares representan los centroides de las combinaciones entre los tres factores,

mientras que los cículos corresponden a las especies (las nativas representadas por círculos grises y las exóticas por círculos vacíos). 55

Figura 5.3. Densidad máxima total de plantas (a) y riqueza (b) de especies anuales por muestra en dos tipos de micrositio (canopeo e inter-canopeo) y en dos estaciones del año entre agosto de 2010 y abril de 2013 para un desierto del Monte central. La densidad máxima total es la suma de los máximos de las 43 especies anuales encontradas en el sitio de estudio. El muestreo se realizó en marcos de 50 x 50 cm. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre las cuatro combinaciones de factores. Los números dentro de las barras son los desvíos estándar estimados para cada caso. . 57

Figura 5.4. Logaritmo del cociente entre la densidad máxima anual promedio en canopeo y en inter-canopeo [ln(canopeo/inter)] de 20 especies anuales invernales y 23 estivales encontradas en un desierto del Monte central. Se muestran los valores p de las comparaciones entre niveles de exclusión de granado (clausura y pastoreo) y entre especies invernales y estivales dentro de cada nivel de exclusión de granado (las líneas continuas unen los promedios de cada grupo). 58

Figura 5.5. Relación entre el efecto de los arbustos (*Bulnesia retama*) sobre la densidad de las especies anuales [medido por el ln(canopeo/inter)] en un desierto del Monte central y los atributos funcionales de tales especies, clasificadas en dos gremios (invernales y estivales). Valores positivos del ln(canopeo/inter) indican efectos positivos de los arbutos, mientras que valores negativos indican efectos negativos. Mostramos únicamente los resultados de los atributos relacionados significativamente con el ln(canopeo/inter). Agregamos el R^2 y la línea (gris) predicha por el modelo de mejor ajuste. Los códigos de las especies son las dos primeras letras del género y del epíteto específico (nombres completos en el cuadro 5.1)..... 59

Figura 5.6. Relación entre el efecto del ganado (cabras y caballos) sobre la densidad de las especies anuales [medido por el ln(pastoreo/clausura)] en un desierto del Monte central y los atributos funcionales de tales especies, clasificadas en dos gremios (invernales y estivales). Valores positivos del ln(pastoreo/clausura) indican efectos positivos del ganado, mientras que valores negativos indican efectos negativos. Mostramos únicamente los resultados de los atributos relacionados significativamente con el ln(canopeo/inter). Agregamos el R^2 y la línea (gris) predicha por el modelo de mejor ajuste. Los códigos de las especies son las dos primeras letras del género y del epíteto específico (nombres completos en el cuadro 5.1)..... 60

Figura 5.7. Esquema interpretativo de la relación entre la influencia de los arbustos sobre las plantas establecidas [medido por el ln(canopeo/inter)] y sobre el banco de semillas [medido por el ln(canopeo/inter) banco] (panel izquierdo) de especies anuales en un desierto del Monte central. Ver desarrollo del esquema en el texto principal. Los paneles central e izquierdo muestran los gráficos de dispersión para para las especies invernales y estivales respectivamente. 64

Figura 6.1. Predicciones de tres hipótesis que relacionan las diferencias funcionales respecto del promedio de la comunidad y la abundancia de las especies nativas y exóticas. Cada una de estas tres hipótesis coincide con un tipo de selección natural (cf. figura 7.2). Las exóticas pueden establecerse en la comunidad explotando los “nichos vacantes” en los extremos del gradiente funcional, i.e. a partir de “diferencias de nicho”

respecto de las nativas. Además, las exóticas pueden invadir si igualan o superan competitivamente a las especies residentes que tienen nichos similares a ellas, i.e. a partir de "ventajas de *fitness*". Tambien mostramos la estructura genérica de los modelos de regresión propuestos aquí para evaluar cada hipótesis, donde A_i y D_i son la abundancia y la diferenciación funcional de la especie i, respectivamente. El modelo (1) detecta la presencia de selección direccional. El modelo (2) evalúa si existe selección puramente estabilizadora (signo **negativo** del término cuadrático) o puramente disruptiva (signo **positivo** del término cuadrático). El modelo (3) agrega un componente direccional al modelo (2) y por lo tanto sirve para evaluar si el valor óptimo del atributo (máximo o mínimo) está desplazado respecto del promedio de la comunidad. En el ejemplo de la ecuación del modelo (3), el componente direccional tiene pendiente positiva, pero también puede tener pendiente negativa. 69

Figura 6.2. Análisis de componentes principales de los atributos de especies anuales invernales (15 especies) y estivales (16 especies) encontradas en un desierto del Monte central. Altura máxima de las plantas (Alt), tamaño de hoja (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), forma foliar (FF), largo radical específico (LRE), volumen radical específico (VRE), peso de semillas (PS). Los valores de estos atributos fueron transformados por el logaritmo natural para normalizarlos (salvo CMSF). Se muestra entre paréntesis la variabilidad explicada por cada eje. Las flechas grises indican la contribución de cada atributo a los componentes. **Invernales**: *Bowlesia incana* (Bi), *Chenopodium papulosum* (Cp), *Cryptantha diffusa* (Cd), *Descurainia sp* (Ds), *Lappula redowskii* (La), *Lecanophora ecristata* (Le), *Lepidium myrianthum* (Lm), *Nama undultatum* (Nu), *Parietaria debilis* (Pd), *Parthenium hysterophorus* (Ph), *Phacelia artemisioides* (Pa), *Plantago patagonica* (Pp), *Schismus barbatus* (Sb), *Sisymbrium irio* (Si), *Sphaeralcea miniata* (Sm). **Estivales**: *Allionia incarnata* (Ai), *Amaranthus standleyanus* (As), *Boerhavia diffusa* (Bd), *Bouteloua aristidoides* (Ba), *Euphorbia catamarcensis* (Ec), *Flaveria bidentis* (Fb), *Gomphrena martiana* (Ga), *G. mendocina* (Ge), *Kallstroemia tribuloides* (Kt), *Munroa mendocina* (Mm), *Portulaca echinosperma* (Pe), *P. grandiflora* (Pg), *P. oleracea* (Po), *Sclerophylax arnotii* (Sa), *Tribulus terrestris* (Tt), *Verbesina encelioides* (Ve). 73

Figura 6.3. Relación entre la densidad máxima anual promedio de 15 especies anuales **invernales** encontradas en un desierto del Monte central y sus atributos funcionales evaluada por tres modelos. Cada modelo se corresponde con una o más hipótesis (ver figura 6.1). Mostramos los resultados para los atributos con efectos significativos (p<0,05): p corresponde a la significancia de los modelos con una sola pendiente, mientras que $p1$ y $p2$ corresponden, respectivamente, a las pendientes de los términos lineal y cuadrático en el modelo polinómico completo. Los recuadros gruesos indican el mejor modelo para cada atributo, i.e. el de mayor R^2 a igual número de parámetros significativos. Códigos de las especies como en figura 6.2; se resaltan en negrita los códigos de las especies exóticas 75

Figura 6.4. Ídem figura 6.3 para especies **estivales**. Agregamos los resultados del área foliar específica (AFE), cuyo efecto sobre la densidad fue marginal. 77

Figura 7.1. Predicciones de dos hipótesis que relacionan la distancia (o diferencia) funcional de distintas epscies respecto de una especie foco y la intensidad de la competencia sobre tal especie. Las intensidad de la competencia sobre la especie foco es indicadora directa de la habilidad competitiva. Las especies involucradas se diferencian de la especie foco en términos de un atributo funcional (A_i). Es decir que el eje de

abscisas está centrado respecto del valor del atributo de la especie foco (A_{foco}), de modo tal que $D_{i\text{-}foco}$ es igual a A_i - A_{foco}. De acuerdo a la hipótesis de jerarquías competitivas, la pendiente de la relación graficada puede ser tanto positiva (como en la figura) como negativa. Además se muestra la estructura genérica de los modelos de regresión propuestos por Kunstler et al. (2012) para evaluar ambas hipótesis, donde Y_i es la habilidad competitiva sobre la especie foco. 85

Figura 7.2. Predicciones sobre la relación entre los atributos de las especies y la habilidad cometitiva sobre una especie foco de acuerdo a un marco conceptual basado en la selección natural. Existen tres tipos de selección sobre los atributos relacionados con la habilidad competitiva de las especies en una comunidad (Y_i). El eje de abscisas expresa la diferenciación funcional de cada especie al promedio de la comunidad medida a lo largo de un atributo "A" ($D_{i\text{-}p} = A_i - A_{promedio}$). Las tres predicccciones pueden ser evaluadas estadísticamente mediante modelos de regresión lineal y polinómica de segundo grado. **El modelo (2), de regresión lineal, es prácticamente idéntico al modelo (2) de la figura 7.1, por eso llevan el mismo número**; la diferencia es la constante que se resta a A_i, lo cual no produce ajustes distintos a los datos. El modelo (3) evalúa si existe selección puramente estabilizadora (signo **negativo** del término cuadrático; modelo 3e) o puramente disruptiva (signo **positivo** del término cuadrático; modelo 3d). El modelo (4) agrega un componente direccional al modelo (3) y por lo tanto sirve para evaluar si el óptimo de la curva está desplazado respecto del promedio de la comunidad. En el ejemplo de la figura, el componente direccional tiene pendiente positiva, lo que hace que la curva 4e (selección direccional + estabilizadora) se desplace hacia la derecha y que la curva 4d (selección direccional + disruptiva) se desplace hacia la izquierda. 86

Figura 7.3. Vista general del experimento. Construimos sobre el suelo una batea de 1,5 m por 10 m ubicada en dirección E-O, dentro de la cual colocamos las macetas sembradas. La batea nos permitió regar fácilmente a las macetas mediante sumersión y ascenso capilar. 90

Figura 7.4. Análisis de componentes principales de las 10 especies incluidas en el experimento, caracterizadas por 8 atributos funcionales (ver cuadro 7.1). Los valores de estos atributos fueron transformados por el logaritmo natural para normalizarlos (salvo CMSF). Las flechas grises indican la contribución de cada atributo a los componentes. Se muestra entre paréntesis la variabilidad explicada por cada componente. Códigos de las especies y de los atributos como en el cuadro 7.1. 93

Figura 7.5. Extremos de los ejes de variación funcional en el experimento de acuerdo a un análisis de componentes principales (Figura 7.4). Se enumeran los caracteres distintivos de cada especie y, entre comillas, la estrategia inferida de acuerdo a Westoby (1998). Las fotos muestran a individuos de estas especies coexistiendo con individuos de *Tribulus* (salvo en el caso de *Gomphrena*) a los 45 días de la emergencia, aproximadamente..... 93

Figura 7.6. Relación ente entre la **mortalidad** de *Tribulus terrestris* (T) y los atributos de las especies acompañantes evaluada por cuatro modelos. Cada modelo se corresponde con una o más hipótesis (ver Figuras 7.1 y 7.2). Solamente se muestran los resultados para los atributos con efectos significativos (p<0,05; p corresponde al parámetro b en los modelos 1, 2 y 3, mientras que $p1$ y $p2$ corresponden a los parámetros b y c en el modelo 4). Los recuadros gruesos indican el mejor modelo para

cada atributo, i.e. el de mayor pseudo R^2 (pR^2) a igual número de parámetros significativos. Códigos de las demás especies: *Amaranthus* (A), *Boerhavia* (B), *Euphorbia* (E), *Flaveria* (F), *Gomphrena* (G), *Portulaca* (P), *Sclerophylax* (Sc), *Solanum* (So), *Sphaeralcea* (Sp). 94

Figura 7.7. Valores promedio observados de mortalidad (panel izquierdo) y de la inversa de la biomasa (panel derecho) de *Tribulus* en función de los predichos por el mejor modelo de acuerdo a una rutina de selección de variables. Cada punto corresponde a una especie. Para el caso de la mortalidad se muestran los resultados de dos modelos con igual estructura, pero ajustados mediante dos procedimientos distintos: LM, corresponde a regresión lineal (del logit de la mortalidad), mientras que GLM corresponde a regresión logística. A pesar de las diferencias entre las metodologías LM y GLM, sus predicciones fueron prácticamente idénticas. Los datos de la inversa de la biomasa fueron solamente analizados mediante regresión lineal. Para ambas variables respuesta, se muestran los atributos que conforman la estructura del modelo. Por ejemplo, $FF_{i\text{-}p}$ corresponde a la distancia al promedio de la especie i en términos del índice de forma foliar (cuyo efecto es negativo), mientras que $FF_{i\text{-}p}{}^2$ es el cuadrado de esta distancia (cuyo efecto es positivo). 95

Figura 7.8. Relación ente el logaritmo de la inversa de la **biomasa final** de *Tribulus terrestris* (T) y los atributos de las especies acompañantes evaluada por 4 modelos. *Amaranthus* (A), *Boerhavia* (B), *Euphorbia* (E), *Flaveria* (F), *Gomphrena* (G), *Portulaca* (P), *Sclerophylax* (Sc), *Solanum* (So), *Sphaeralcea* (Sp). Otras leyendas como en la figura 7.6. 97

Figura 7.9. Ajuste a los datos de mortalidad (a) y logaritmo de la inversa de la biomasa final (b) de *Tribulus terrestris* de cuatro modelos estadísticos (1, 2, 3 y 4). Cada modelo se relaciona con una o más hipótesis respecto del efecto de los atributos de las especies vecinas sobre la intensidad de la competencia inpuesta sobre *Tribulus* (ver figuras 7.1 y 7.2). Biom es la biomasa final promedio de los vecinos, mientras que CP1 y CP1 son los dos componentes principales de la Figura 7.3; los restantes son los atributos simples mostrados en el cuadro 7.1 (a partir de los cuales se calcularon los CP). Mostramos en negrita los valores de ajuste promedio para cada modelo, excluyendo a los CP1y CP2, porque estarían espuriamente relacionados con los atributos simples. Las letras entre paréntesis indican diferencias significativas entre modelos según una prueba no paramétrica apareada (p<0,05). El Pseudo R^2 se calcula como 1 - $Desvianza_{modelo}$/ $Desvianza_{nula}$ (ver sección 7.2.2). 98

ABREVIATURAS

cm	Centímetro
kg	Kilogramo
L	Litro
mg	Miligramo
mm	Milímetro
s/u	Sin unidades
cf.	Del latín *confer*, comparar
e.g.	Del latín *exempli gratia*, por ejemplo
i.e.	Del latín *id est*, esto es
AIC	*Akaike information criterion*, criterio de información de Akaike
CV	Coeficiente de variación
DE	Desvío estándar
GL	Grados de libertad
ln	Logaritmo natural
MRPP	*MuIti-response permutation procedure*, procedimiento de permutaciones de respuestas múltiples
Alt	Altura máxima de las plantas
AF	Área foliar o tamaño de hoja
AFE	Área foliar específica
CMSF	Contenido de materia seca foliar
FF	Forma foliar
LRE	Largo radical específico
VRE	Volumen radical específico
PS	Peso de semillas

RESUMEN

Una aproximación funcional al estudio de las invasiones de plantas anuales en el desierto

Las invasiones biológicas pueden, en algunos casos, comprometer la integridad de los sistemas naturales y agropecuarios, lo que ha despertado el interés social en ellas. Nos compete a los ecólogos entender cómo funcionan, para poder controlar las que están ocurriendo y evitar otras futuras. En las últimas décadas, el estudio de las invasiones biológicas se centró en dos preguntas generalmente abordadas por separado: ¿qué condiciones hacen a un hábitat *invasible*? y ¿qué características hacen a un especie exótica *invasiva*? A pesar de los esfuerzos, los resultados de esta aproximación han sido inconsistentes. Recientemente, se propuso que la ecología funcional puede ofrecer un marco apropiado para el estudio conjunto de la *invasividad* de las especies y la *invasibilidad* de las comunidades. La ecología funcional propone que las características morfo-fisio-fenológicas de los individuos determinan su desempeño ecológico (o "*fitness*") en términos de supervivencia y reproducción, en el contexto de un ambiente particular. Respecto de las invasiones, tiene sentido entonces preguntarse si las especies exóticas deben ser similares o distintas a las nativas para ser exitosas y si el beneficio de tales similitudes o diferencias cambia con el ambiente. Precisamente, utilizamos estas preguntas como eje directriz para estudiar la invasión de plantas anuales en un desierto del Monte argentino. Para contestarla, realizamos estudios observacionales de campo y experimentales en vivero. Los resultados sugieren que la similitud funcional respecto de las nativas (i) beneficiaría a las exóticas cuando el ambiente es más severo (en nuestro caso, el invierno), mientras que (ii) las perjudicaría cuando el ambiente es más benigno (en nuestro caso, el verano). Estos mecanismos habrían permitido a la invasora *Tribulus terrestris* (Zygophyllaceae) ser la especie anual dominante en el verano, aparentemente gracias a que se diferencia de las nativas en atributos clave para la ocupación del espacio y la tolerancia al estrés hídrico/térmico.

Palabras clave Ambiente árido, atributo funcional, banco de semillas, coexistencia de especies, competencia, filtrado ambiental, facilitación, invasión biológica, selección natural, similitud limitante.

ABSTRACT

A functional approach to annual plant invasions in deserts

Biological invasions can sometimes affect the integrity of natural and agricultural systems, and have therefore attracted public attention. It is in our scope as ecologists to understand how invasions work in order to control those currently taking place, and prevent the forthcoming. During the last decades, the study of biological invasions focused on two main questions usually addressed separately: which conditions render a habitat *invasible*? And, which characteristics make an exotic species *invasive*? Despite considerable efforts, this approach has yielded inconsistent results. Recently though, it has been proposed that functional ecology can provide an appropriate framework for a comprehensive study of species *invasiveness* and community *invasibility*. Functional ecology proposes that the morpho-physio-phenological characteristics of individuals determine their ecological performance (or *fitness*) in terms of survival and reproduction. The way attributes *function* (i.e. how they translate into fitness) is, at least in part, regulated by the environment. When it comes to invasions, it is therefore relevant to ask whether exotic species should be 'similar to' or 'different from' the natives to succeed, and whether the outcome of such similarities changes across environments. These questions framed our study on the invasion of annual plants in a Monte desert in San Juan, Argentina. To answer them, we conducted observational field studies and a pot experiment. The results suggest that functional similarity to native species benefits exotics under harsher environmental conditions (in our case, during winter), while it tends to be detrimental under relatively benign conditions (in our case, in summer). In particular, the invasive *Tribulus terrestris* (Zygophyllaceae) became the dominant annual species in summer apparently due to differences in functional traits that seem to be crucial for the occupation of space and for water/heat stress tolerance.

Keywords Arid environment, biological invasion, competition, environmental filtering, facilitation, functional trait, limiting similarity, natural selection, soil seed bank, species coexistence.

Capítulo 1

Introducción general

1.1 Motivación

En el último siglo, la población humana ha promovido notoriamente la ocurrencia de invasiones biológicas (Pysek y Richardson 2010). Entendemos aquí a una invasión biológica como el proceso de instalación y crecimiento poblacional de una especie exótica (cf. Valery et al. 2008). A su vez, llamamos "exótica" a toda especie nueva en una comunidad y que provenga de un lugar lejano (como otro continente), independientemente de su abundancia. El interés social sobre las invasiones biológicas reside en que, en algunos casos, se ha encontrado que pueden comprometer la integridad y la utilidad de los sistemas naturales y agropecuarios (Pysek y Richardson 2010). Nos compete entonces a los ecólogos entender cómo funcionan, para poder controlar las que están ocurriendo y evitar otras futuras (Mack et al. 2000; D'Antonio et al. 2004).

En las últimas dos décadas, el estudio de las invasiones biológicas se centró en dos preguntas que fueron generalmente abordadas por separado: ¿qué características hacen a un hábitat susceptible de ser invadido, i.e. a su *invasibilidad*? y ¿qué atributos hacen a una especie invasora, i.e. a su *invasividad*? (Alpert et al. 2000; Richardson y Pysek 2006). Respecto de la primera pregunta, existe un relativo consenso de que los mismos factores que regulan el ensamblaje de una comunidad nativa también afectan su invasibilidad (Davis et al. 2000; Shea y Chesson 2002; Huston 2004; Tilman 2004; Daleo et al. 2009; MacDougall et al. 2009). Sin embargo, aún existe mucho debate acerca de la importancia relativa de los distintos mecanismos que determinan la composición y estructura de comunidades en general (Lawton 1999; McGill et al. 2006; Vellend 2010). Con la segunda pregunta se buscaba caracterizar a la "maleza ideal", es decir, a aquellos atributos que pudieran ser utilizados para identificar especies inherentemente invasoras en todos los biomas del mundo (Pyšek y Richardson 2007).

A pesar de los esfuerzos, el análisis de la invasividad ha dado resultados inconsistentes, ya que los estudios no han encontrado atributos diferenciales o existen contradicciones entre ellos (e.g. Crawley et al. 1996; Daehler 2003; Pyšek y Richardson 2007; Ordonez et al. 2010; Tecco et al. 2010; van Kleunen et al. 2010b). Entre otras razones (ver más abajo), la falta de patrones claros fue atribuida a la naturaleza idiosincrática y compleja de los procesos de invasión (Alpert et al. 2000; Daehler 2003). En este contexto, se ha propuesto que un mejor entendimiento de las invasiones podría resultar de la consideración conjunta de los conceptos de invasividad e invasibilidad (Alpert et al. 2000; Richardson y Pysek 2006). La ecología funcional ofrece un marco conceptual particularmente apropiado para tal fin y que es alternativo a la visión tradicional y disociada de invasividad e invasibilidad (Thuiller et al. 2010; ver también Funk et al. 2008). Precisamente, en esta tesis planteamos una aproximación funcional para estudiar la invasión de plantas anuales en un desierto del Monte argentino (Morello 1958; Labraga y Villalba 2009).

1.2 Marco conceptual general: aproximación funcional al estudio de las invasiones

1.2.1 Nociones sobre ecología funcional

Básicamente, la ecología funcional (o "basada en atributos") estudia la relación entre los atributos de los organismos y el ambiente, de modo tal de cuantificar el impacto de tales atributos sobre la distribución espacio-temporal de las especies (Keddy 1992b; McGill et al. 2006; Shipley 2010). En este contexto, se define a los atributos funcionales como aquellas características morfo-fisio-fenológicas que determinan el desempeño ecológico

(o "*fitness*") de los individuos a través de su efecto en el crecimiento, la supervivencia y la reproducción (Violle et al. 2007). Es por esto que no cualquier atributo es funcional, sino sólo aquéllos que "funcionan" en términos de *fitness* individual (Violle et al. 2007). Algunos de los atributos funcionales más utilizados por los ecólogos son la altura máxima de las plantas, el área foliar específica y el peso de las semillas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Ampliaremos la explicación sobre el significado ecológico y la utilidad de los atributos funcionales en el *Capítulo 3*. El conjunto de atributos funcionales de una especie constituye su estrategia ecológica (Grime 1977; Tilman 1988; Chapin et al. 1993; Westoby et al. 2002; Reich et al. 2003). Ejemplos típicos son la estrategia de rápido crecimiento (o adquisitiva) y la de tolerancia a estrés (o conservativa) (Grime 2006).

Además, el ambiente biótico y abiótico moldea la conformación y el desempeño de las distintas estrategias. Por un lado, la existencia finita de recursos hace que los organismos no puedan maximizar simultáneamente su asignación a todas las funciones vitales, por ejemplo, al crecimiento y a la tolerancia al estrés (Tilman 1988; Chapin et al. 1993; Westoby et al. 2002; Reich et al. 2003). Es decir que las estrategias ecológicas son necesariamente excluyentes entre sí. Por otro lado, la contribución de los atributos funcionales al *fitness* depende del contexto ambiental. Por ejemplo, los atributos que maximizan el crecimiento de las plantas (e.g. hojas poco densas, de vida corta y con alta concentración de nitrógeno) suelen ser perjudiciales en condiciones de baja disponibilidad de recursos (Craine 2009). En consecuencia, es esperable que el desempeño ecológico de las especies, tanto nativas como exóticas, aumente con la concordancia entre sus estrategias y las características de su ambiente (Grime 1977; Tilman 1988; Tilman 2004; Craine 2009). En este contexto, son evidentes las causas del fracaso de la búsqueda de una "maleza ideal", ya que la teoría sugiere que la invasividad de una especie depende del contexto ambiental (ver también Crawley et al. 1996).

En este punto conviene hacer una breve reseña respecto de la relación entre los atributos funcionales y el "nicho" de las especies. El concepto de nicho es complejo y su definición ha generado controversias por décadas (Aarssen 1984; Leibold 1995; Chase y Leibold 2003; McInerny y Etienne 2012). Actualmente, Chase y Leibold (2003, p. 19) definen al nicho como "las condiciones ambientales que permiten a una especie satisfacer sus requerimientos mínimos de modo tal que la tasa de natalidad de una población local es igual o mayor que su tasa de mortalidad, junto con el conjunto de impactos per cápita de esa misma especie sobre esas mismas condiciones ambientales". En forma similar, McGill et al. (2006) definen al nicho fundamental como "el subconjunto del espacio ambiental n-dimensional de todas las posibles condiciones en las que una especie puede mantenerse en la ausencia de competencia" (mientras que el nicho "realizado" o "efectivo" incluiría a los competidores). Si bien son definiciones complejas y, paradójicamente, no del todo precisas, es evidente que para los ecólogos modernos el nicho sigue siendo *un cierto conjunto de condiciones ambientales*. En el fondo, este uso no sorprende ya que, en términos generales, un nicho es una "concavidad formada para colocar algo" (Diccionario de la lengua española, www.rae.es). Resumiendo, podemos decir que el nicho de una especie involucra a las condiciones ambientales necesarias para el sostenimiento o crecimiento poblacional, mientras que los atributos funcionales son el "equipamiento" de los individuos de tales especies para enfrentar al ambiente. En esta tesis, nos concentraremos en la caracterización funcional de las especies, al tiempo que trataremos de evitar involucrarnos directamente con el concepto de nicho, a menos que sea estrictamente

necesario. Volveremos a la discusión del concepto de nicho y su utilidad para la ecología en el *Capítulo 8*, de Conclusiones Generales.

1.2.2 Funcionalidad de exóticas y nativas ¿parecido o distinto?

Si las especies exóticas deben ser similares o distintas a las residentes para ser exitosas es una pregunta que ha ocupado a los ecólogos desde el inicio mismo de la disciplina (Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010). El propio Chales Darwin, adoptando un punto de vista filogenético (o, más bien, taxonómico al nivel de género), propuso que ambas opciones son posibles (Darwin 1859; ver también Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010). Por un lado, la cercanía filogenética de las exóticas a las nativas permitiría a las primeras ser exitosas debido a que presentarían las adaptaciones necesarias para lidiar con el ambiente abiótico. Por otro lado, esta misma similitud aumentaría la competencia con las nativas, disminuyendo la probabilidad de éxito. Estos dos mecanismos son ahora conocidos, entre otros nombres, como "filtrado ambiental" y "similitud limitante", respectivamente (Weiher et al. 1998; Webb et al. 2002; Kraft et al. 2007).

El filtrado ambiental y la similitud limitante no son mecanismos mutuamente excluyentes sino que operarían en conjunto, aunque antagónicamente. Weiher y Keddy (1995) proponen que la importancia relativa del filtrado ambiental se incrementa con la rigurosidad del ambiente. Aplicado a las invasiones, este modelo predice que la diferenciación funcional disminuiría las chances de éxito de una exótica cuando el ambiente abiótico controla el desempeño de las plantas, mientras que las aumentaría cuando son las interacciones inter-específicas las que lo controlan (cf. Alpert et al. 2000; Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010). Además, ambos mecanismos parecen ordenarse jerárquicamente, de modo tal que la importancia relativa del filtrado ambiental (vs. la similitud limitante) aumentaría con la escala espacial de percepción, entendiendo a la escala como sinónimo de extensión (Woodward y Diament 1991; Weiher y Keddy 1995; Díaz et al. 1999). En este marco, las exóticas serían filtradas en primer lugar por el ambiente abiótico, cuyo efecto sería más notorio a escalas grandes (como la de paisaje y la regional), mientras que la competencia impondría un límite a la similitud funcional a escala local (Funk et al. 2008; Thuiller et al. 2010; Chaneton et al. 2012). Es entonces que el análisis de la diferenciación funcional respecto de la comunidad nativa daría indicios acerca de la importancia relativa de los mecanismos detrás de los procesos de invasión (Thuiller et al. 2010; Drenovsky et al. 2012).

La similitud funcional de las especies puede ser aproximada filogenéticamente (o taxonómicamente, como lo hizo Darwin) o a partir de atributos funcionales (Cahill et al. 2008; Thuiller et al. 2010). La filogenia no ha mostrado ser la mejor aproximación a la funcionalidad, ya que especies del mismo género pueden ser morfológica y fisiológicamente muy diferentes, mientras que especies con parentescos distantes pueden ser muy similares (Cahill et al. 2008). Por esta razón, elegimos en esta tesis diferenciar funcionalmente a las especies a partir de sus atributos morfo-fisiológicos, independientemente de su posición filogenética. Trabajamos bajo el supuesto de que los atributos morfo-fisiológicos que utilizamos influencian y son el resultado del desempeño ecológico de las especies (Violle et al. 2007).

Podemos ampliar este marco conceptual al notar que el establecimiento exitoso de una especie exótica no solamente depende de diferencias funcionales (MacDougall et al. 2009, quienes en realidad usan el concepto de nicho). La teoría de coexistencia de especies propone que invasiones exitosas podrían ocurrir cuando las especies exóticas

igualan o superan competitivamente a las especies residentes con nichos (o funcionalidades) similares a los suyos (Ågren y Fagerström 1984; Shmida y Ellner 1984; Chesson 2000). Incluir a la habilidad competitiva (o el *fitness*) en el marco conceptual permite reconocer que las especies exóticas pueden ser dominantes, si logran desplazar a la dominante anterior (MacDougall et al. 2009).

1.3 Particularidades de las comunidades de plantas anuales de desierto

Los desiertos se caracterizan por presentar precipitaciones escasas, que fluctúan ampliamente en espacio y tiempo (Ward 2009). En consecuencia, las interacciones entre plantas en los desiertos están principalmente gobernadas por factores que controlan la disponibilidad de agua en el suelo (Goldberg y Novoplansky 1997). La estacionalidad de las lluvias suele ser un factor importante a escala regional, mientras que la posición topográfica y el tipo de suelo actúan a escalas menores o de menor extensión (Whitford 2002; Ward 2009). A una escala aún menor, los arbustos generan heterogeneidad espacial al mejorar las condiciones hídricas para otras especies mediante varios mecanismos, que incluyen el levantamiento hidráulico y la disminución de la evapotranspiración y del estrés térmico (Whitford 2002; Ward 2009). Frente a la escasez y la gran variabilidad espacio-temporal de la disponibilidad de agua en los desiertos, las especies anuales que forman bancos de semillas persistentes suelen ser exitosas, ya que distribuyen el riesgo del fracaso reproductivo en varios años (Cohen 1966; Ellner 1985; Venable 2007).

Las plantas anuales de desierto presentan, respecto de otras formas de vida y de otros sistemas, ventajas metodológicas que simplifican el estudio de los mecanismos que determinan la composición de una comunidad. Por un lado, es posible colectar muestras de suelo y transportar a la comunidad entera para posteriores manipulaciones en ambientes controlados (e.g. Goldberg et al. 2001). Además, el análisis del banco de semillas del suelo en distintos micrositios puede informarnos acerca de los mecanismos de redistribución de semillas, proceso que puede ser particularmente relevante en los desiertos, donde la vegetación es escasa (Reichman 1984; Chambers y MacMahon 1994). Por último, el corto ciclo vegetativo de las anuales permite medir en poco tiempo los componentes del *fitness* individual, como lo son la supervivencia y la producción de semillas (e.g. Goldberg et al. 2001).

1.4 Objetivo general y objetivos específicos

En términos generales, en esta tesis intentamos avanzar en el conocimiento de la relación entre el éxito de especies exóticas y su diferenciación funcional respecto de la comunidad nativa. Usamos como hipótesis generales de trabajo a los mecanismos antagónicos de filtrado ambiental y de similitud limitante descriptos más arriba. Proponemos como modelo de estudio a las comunidades de plantas anuales de un desierto en el Monte central (Morello 1958; Labraga y Villalba 2009). En particular, el sitio de estudio está incluido en una propiedad privada dedicada a la cría extensiva de cabras (detalles en el *Capítulo 2*). Definimos como “anual” a toda especie cuyos individuos germinan, crecen y mueren dentro de una estación de crecimiento. Nos interesan entonces no solamente las especies anuales “obligadas”, sino también aquellas hierbas que pueden ser perennes en otros ambientes (más húmedos) pero que en nuestro

sistema se comportan como anuales "facultativas". Los estudios aquí propuestos están primordialmente enfocamos en la escala espacial local (o de "*stand*").

En este punto es necesario adelantar que, debido a que es muy poca la información que existe sobre las anuales del Monte, debemos dedicar primero una porción de la tesis a los mecanismos que estructuran estas comunidades, independientemente del origen geográfico de las especies. En este sentido, dedicaremos un objetivo específico al estudio del banco de semillas, el cual es un componente primordial para la dinámica de las especies anuales de desierto (Whitford 2002; Ward 2009). También dedicaremos un objetivo específico al estudio de la distribución de las plantas en el campo en relación con los arbustos dominantes, los cuales suelen tener un efecto facilitador notorio sobre especies herbáceas de desierto (Whitford 2002; Ward 2009). Para no perder el hilo central de la tesis, discutimos en los capítulos avocados a cada objetivo (ver sección siguiente) las implicancias de los resultados para el proceso de invasión.

Esta tesis está organizada en capítulos, la mayoría de los cuales aborda un objetivo específico que deriva de un marco conceptual específico (explicado en detalle en cada capítulo correspondiente). Por el momento, a fin de guiar al lector acerca de los temas abordados, presentamos aquí una lista de los objetivos específicos redactados de manera provisoria, pero amigable. Estos objetivos son, siempre pensando en especies de plantas anuales:

Objetivo 1 Evaluar la distribución espacio-temporal de las semillas en el banco del suelo en relación con sus atributos morfo-fisiológicos y con los arbustos dominantes y otras trampas de semillas.

Objetivo 2 Evaluar la distribución espacio-temporal de las plantas en el campo en relación con sus atributos funcionales, los arbustos dominantes y el ganado.

Objetivo 3 Evaluar la relación entre la diferenciación funcional de las especies exóticas respecto de las nativas y su abundancia en el campo.

Objetivo 4 Evaluar experimentalmente el efecto de la diferenciación funcional respecto de los vecinos sobre la intensidad de la competencia impuesta por tales vecinos.

1.5 Organización y estilo de redacción de la tesis

Al escribir esta tesis, nuestra intención fue dividir la información relevante en varios capítulos cortos, en lugar de pocos capítulos largos. Entendemos que este diseño facilita la lectura y la comprensión del texto, ya que el lector no tendrá que leer demasiado (y cansarse) antes de poder extraer conclusiones concretas. Además, el lector encontrará que el formato general de esta tesis se asemeja al de un libro de texto, por cuanto los capítulos no son totalmente auto-explicativos. Esto quiere decir que se encontrarán en algunos capítulos referencias a otros capítulos; por ejemplo, referencias en los capítulos de resultados (e.g. el *Capítulo 7*) al *Capítulo 2*, el cual condensa la información sobre el sitio de estudio (ver párrafo siguiente). Las discusiones en los capítulos de resultados necesariamente se nutren entre sí, por lo que también se encontrarán referencias cruzadas entre éstos. Con esta aproximación intentamos simplificar y acortar el texto para que el mensaje de cada capítulo sea entregado con mayor claridad y eficacia.

Entonces, luego de esta somera Introducción General, dedicamos el ***Capítulo 2*** a la descripción del sitio de estudio, prestando especial atención a los detalles que son relevantes para la interpretación de los resultados presentados posteriormente. En el ***Capítulo 3*** hacemos una breve reseña del significado ecológico de los atributos funcionales utilizados a lo largo de la tesis, detallamos la metodología empleada para su estimación y presentamos un panorama general de la variación funcional en la comunidad. La mayoría de estos atributos funcionales son invocados en varios capítulos, por lo que el *Capítulo 3* funciona como un apéndice que puede ser vuelto a consultar durante la lectura de los capítulos posteriores. En el ***Capítulo 4*** relacionamos los atributos funcionales de las semillas con su distribución espacio-temporal en el banco del suelo del sitio de estudio (**Objetivo 1**). En el ***Capítulo 5*** relacionamos los atributos funcionales de las semillas, hojas, raíces y plantas enteras con la distribución espacio-temporal de las plantas respecto de los arbustos dominantes y la presencia de herbívoros en el sitio de estudio (**Objetivo 2**). En el ***Capítulo 6*** volvemos a relacionar los atributos funcionales de las especies con su distribución en el campo, pero esta vez evaluando específicamente el efecto de la diferenciación funcional de las especies exóticas respecto de las nativas y su abundancia en el campo (**Objetivo 3**). Esta división en dos capítulos de la información sobre la distribución de las plantas en el campo fue hecha para alivianar y facilitar la lectura. En el ***Capítulo 7*** evaluamos experimentalmente el supuesto darwiniano de que la intensidad de la competencia aumenta con la similitud funcional entre plantas (**Objetivo 4**), mecanismo que explicaría la citada similitud limitante y que forma el corazón de la teoría de nicho. Limitamos la discusión de resultados en cada uno de los capítulos a evaluar la verosimilitud de los distintos mecanismos en consideración, mientras que dejamos la ponderación de los logros o aportes de la tesis al capítulo final. Justamente, en el ***Capítulo 8*** unimos los principales resultados de la tesis y evaluamos los aportes de esta aproximación funcional al estudio de las invasiones.

Esta tesis está escrita mayoritariamente en primera persona del plural, lo cual no se debe tanto al uso del "plural de autor" (Real-Academia-Española 2010) como a un genuino reconocimiento del trabajo en equipo. Algunas oraciones, especialmente en las secciones sobre materiales y métodos, hubiesen quedado demasiado incómodas escritas en singular. Por ello, para no distraer al lector alternando entre responsabilidades singulares y plurales, decidí escribir casi todo en plural. Reservé el uso del singular para ciertos pasajes, especialmente en el capítulo final, para no responsabilizar a terceros por mis propias opiniones. La bibliografía y otros detalles de edición (como las abreviaciones cf., et al., i.e. y e.g.) siguen el formato de la revista *Plant Ecology*.

Capítulo 2

Sitio de estudio

2.1 Ubicación

Nuestro sistema de estudio se encuentra en el centro-norte de la provincia fitogeográfica del Monte (Figura 2.1). El Monte es un desierto cálido que se extiende latitudinalmente desde el pie de los Andes en Salta hasta la costa atlántica de Chubut (Figura 2.1, Morello 1958; Labraga y Villalba 2009). En particular, el sitio de estudio (31º 44' S, 68º 07' W; 580 m de elevación) se ubica en el área de los Médanos de Guayamas y dentro de la región conocida como Valle del Tulum, en la provincia de San Juan (Figura 2.2). Los Médanos de Guayamas limitan al NE con la Sierra de Pie de Palo y al E-SE con las planicies aluviales del Río San Juan (Figura 2.2, ver también Suvires y Luna 2008). Este sitio está incluido en una propiedad privada dedicada a la cría extensiva de cabras. Los habitantes del lugar poseen una majada pequeña de cabras (alrededor de 25 a 30 madres) y unos pocos caballos. Además, nuestro sitio de estudio es un punto de paso de los animales a una aguada, por lo que la carga animal efectiva parece ser muy baja.

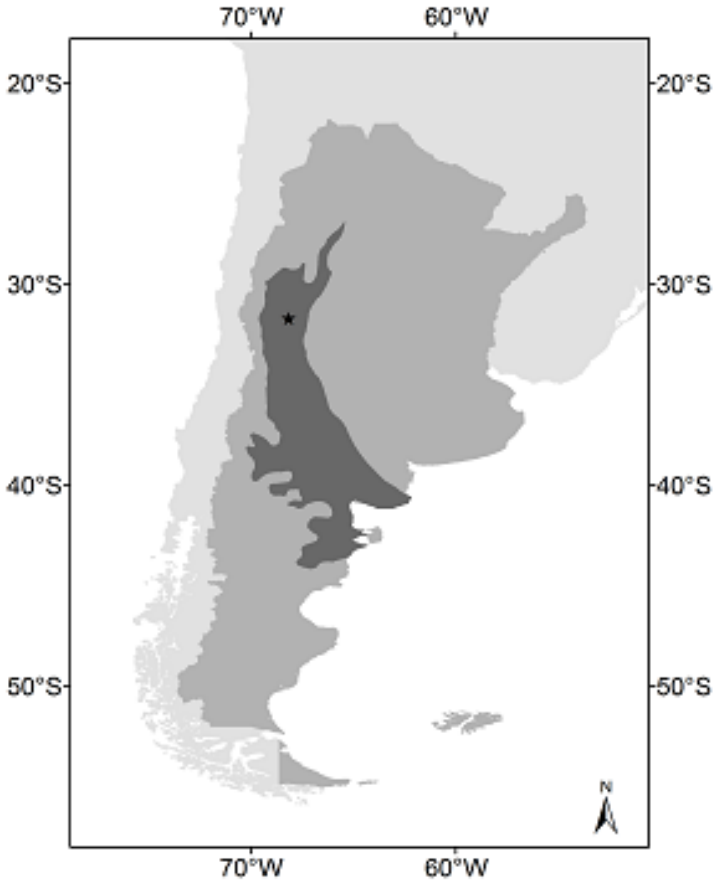


Figura 2.1. Ubicación del sitio de estudio (estrella) dentro de la provincia fitogeográfica del Monte (gris oscuro).

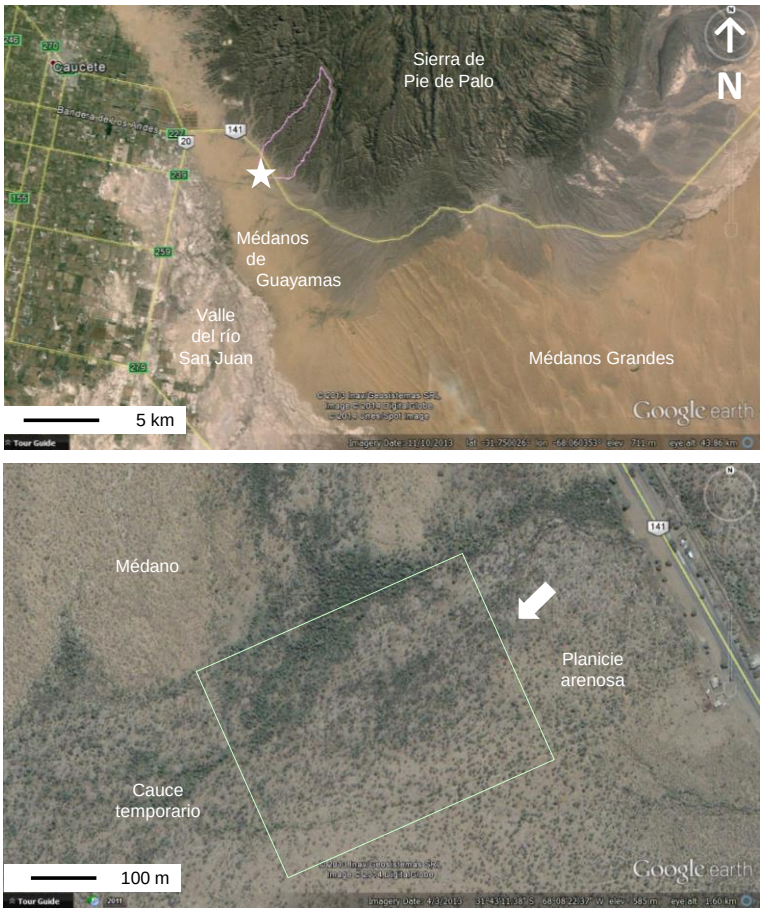


Figura 2.2. Ubicación del sitio de estudio (estrella) dentro del paisaje del Valle del Tulum (panel superior). En esta imagen se muestra la cuenca hidrográfica sobre el sitio (polígono sobre la sierra). El panel inferior muestra en detalle al área de estudio (rectángulo), de unas 17 hectáreas, la cual incluye una planicie arenosa dominada por *Bulnesia ratama* y sectores de cauce temporario con cobertura relativamente alta de *Prosopis flexuosa*. Hacia el borde del médano vecino comienzan a ser abundantes los individuos de *Larrea divaricata*. La flecha blanca indica la pendiente general y la dirección preponderante del flujo laminar de agua.

2.2 Clima

En esta tesis utilizamos datos climáticos del Servicio Meteorológico Nacional obtenidos entre 1973 y 2012 en el Aeropuerto de San Juan, ubicado a 32 km NO de mi sitio de estudio. Según estos datos, la temperatura media diaria es de 27,0°C en enero (19,5 y 34,7°C mínimo y máximo diarios promedio respectivamente) y 7,9°C en julio (0,9 y 16,6°C mínimo y máximo diarios promedio respectivamente) (Figura 2.3).

En promedio, caen unos 92 mm de agua por año y alrededor de la mitad de estas precipitaciones (50 mm) ocurren en los tres meses de verano, de diciembre a febrero (Figura 2.4). El mes más lluvioso suele ser febrero (21 mm), mientras que junio suele ser el más seco (2 mm). La demanda atmosférica, medida en términos de evapotranspiración de referencia (calculada a partir de datos de temperatura y radiación solar extraterrestre, según Samani 2000) es máxima en diciembre (7.9 mm/día) y mínima en junio (1.8 mm/día) (Figura 2.4). En consecuencia, lo que llueve en un mes sería solamente suficiente para satisfacer la demanda de un sólo día, salvo en los meses de verano, cuando alcanzaría para mantener hasta cuatro o cinco días de

evapotranspiración (Figura 2.4). Es decir que la demanda acumulada mensual en general supera ampliamente la oferta por precipitaciones *in situ*, déficit que parece ser más importante en invierno que en verano.

Es importante notar aquí que, además del aporte *in situ*, el sitio recibe agua por escorrentía y, posiblemente, por flujo subterráneo desde la sierra de Pie de Palo (ver figura 2.2). En consecuencia, la oferta de agua podría ser superior a la que se muestra en la figura 2.4, aunque su estimación escapa a los objetivos de esta tesis.

Las precipitaciones varían considerablemente alrededor de los valores promedio presentados más arriba. Dentro de la serie de datos analizada aquí (1973-2012), cayeron 30 mm en el año más seco (1989) y 208 mm en el más húmedo (2008), mientras que el coeficiente de variación de la precipitación anual promedio para todo el período fue de 46%. El coeficiente de variación de las precipitaciones mensuales ronda entre el 100% y el 200% y es máximo en los meses de invierno (Figura 2.5). En cambio, la variación absoluta de la precipitación mensual (medida como el desvío estándar entre años) muestra un patrón inverso, ya que es máxima en verano (Figura 2.5). Es decir que la precipitación de verano, comparada con la de invierno, es más abundante y más variable en términos absolutos, pero menos variable en términos relativos.

La variabilidad interanual de las precipitaciones se refleja en la cantidad de años "buenos" para las plantas, es decir, aquellos años en los que el *fitness* o éxito reproductivo no es cero (Cohen 1966). Clauss y Venable (2000) consideraron que un buen año para las anuales de desierto de estación fría (i.e. otoño/primaverales) serían aquéllos con al menos 41 mm acumulados durante la estación de crecimiento. Estas condiciones se darían en menos de uno de cada 10 años en mi sitio de estudio (Figura 2.6). Si bien no hemos encontrado en la literatura un umbral equivalente para anuales de verano, es posible al menos aproximar un valor grosero al corregir el umbral para las invernales usando la evapotranspiración de referencia promedio. Ésta última es un 150% mayor en verano respecto del otoño y la primavera (7,2 mm/día promedio de diciembre a febrero y 4,7 mm/día promedio de marzo a mayo y de septiembre a noviembre; figura 2.4). Según este razonamiento, en un año bueno para las anuales de verano deberían llover unos 60 mm. Esto ocurre aproximadamente en el 40% de los años en mi sitio de estudio (Figura 2.6). En resumen, la estación fría en nuestro sitio de estudio es consistentemente más árida que la estación cálida. Esta diferencia servirá para explicar el contraste notorio que veremos a lo largo de la tesis en la estructura y la dinámica de la comunidad de anuales entre invierno y verano.

Los vientos en el sitio de estudio provienen preponderantemente del sur (Figura 2.7). De esta dirección soplan los vientos más fuertes, los que son más frecuentes en verano (Figura 2.7). Esta direccionalidad marcada del viento será un factor a considerar al momento de explicar la distribución de semillas en el banco del suelo (*Capítulo 4*). A este factor se sumará la dirección preponderante del flujo laminar de agua en el sitio (NE-SO), el que ocurre con mayor frecuencia y fuerza durante el verano (Figura 2.2).

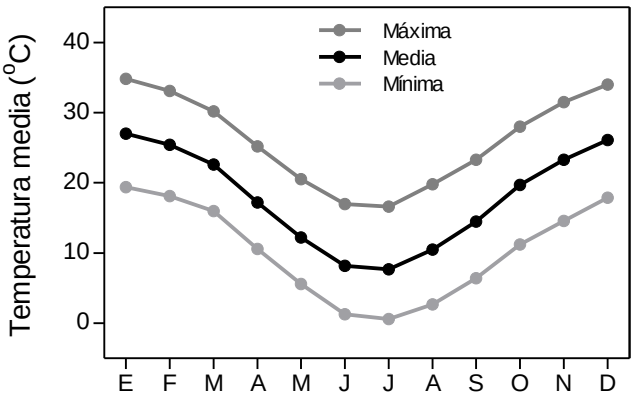


Figura 2.3. Temperaturas diarias media, mínima y máxima promedio durante el año en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio).

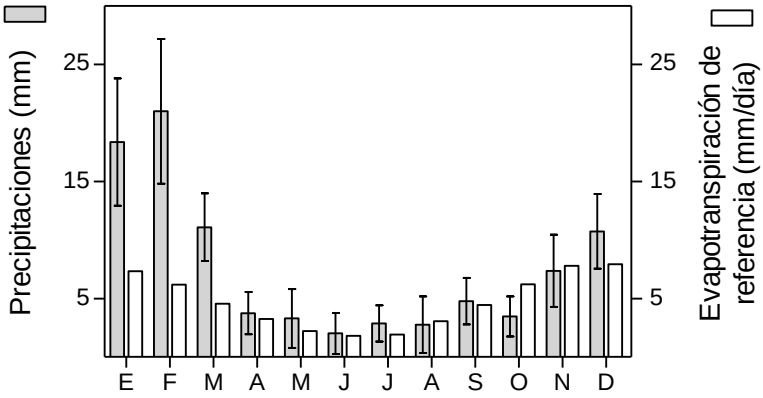


Figura 2.4. Precipitaciones mensuales promedio y evapotranspiración de referencia durante el año en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). Las barras de dispersión para las precipitaciones representan intervalos de confianza del 95%. La evapotranspiración de referencia fue calculada a partir de datos de temperatura y radiación solar extraterrestre (Samani 2000).

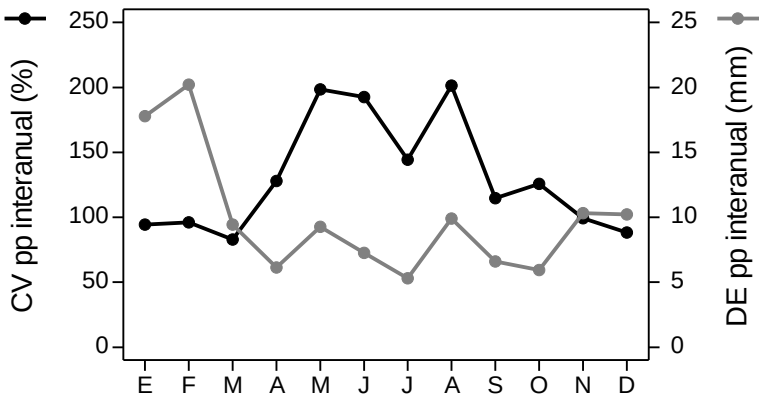


Figura 2.5. Coeficiente de variación (CV) y desvío estándar (DE) de la precipitación mensual entre años en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio).

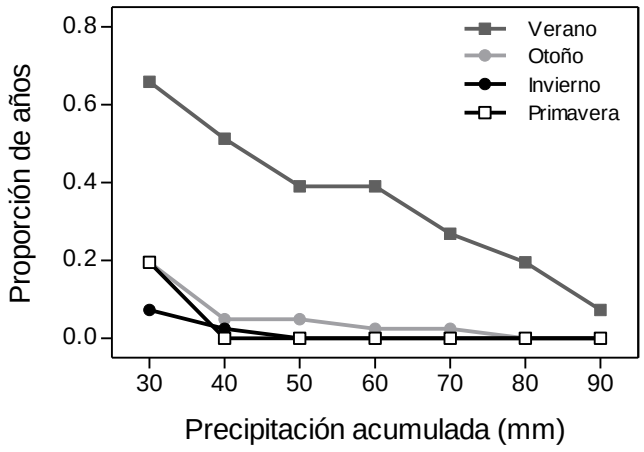


Figura 2.6. Proporción de años en los que se acumularon distintos niveles de precipitaciones en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio) en cuatro estaciones: verano (diciembre-febrero), otoño (marzo-mayo), invierno (junio-agosto) y primavera (septiembre-noviembre).

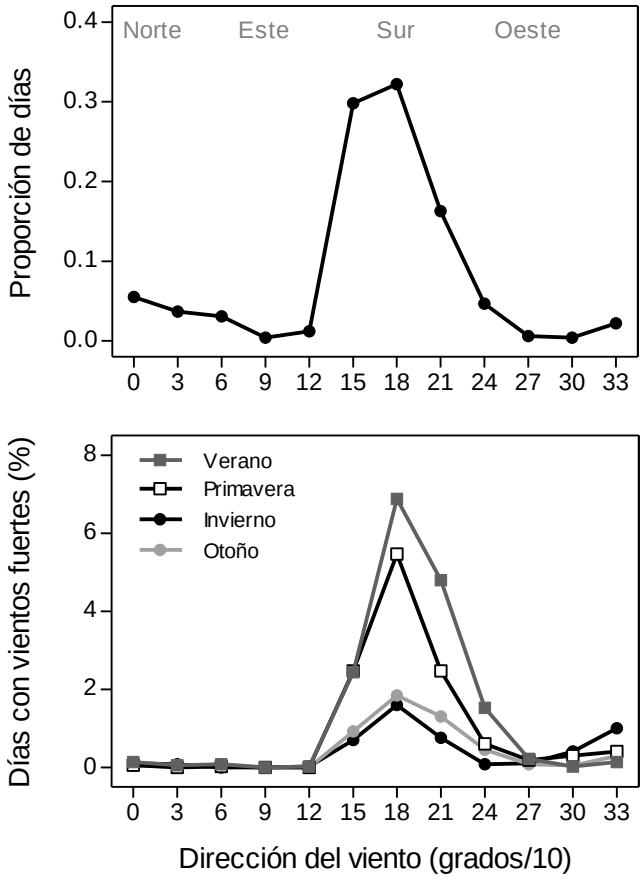


Figura 2.7. Frecuencia relativa (proporción de días) de las distintas direcciones del viento (panel superior) y porcentaje de días con vientos fuertes (con velocidad superior a 62 km/h) en función de la dirección para cuatro estaciones del año (panel inferior) en la zona del sitio de estudio (Aeropuerto de San Juan, 32 km al NW del sitio de estudio). Cero grados corresponde a vientos del norte, mientras que 180 corresponde a los del sur. La velocidad de 62 km/h corresponde al límite inferior de la categoría "temporal" (en inglés *gale*) de acuerdo a la escala Beaufort (ver por ejemplo www.aemet.es).

2.3 Suelo

Presentamos aquí datos tomados de una muestra compuesta de suelo superficial (0-20 cm). El suelo es arenoso franco, con conductividad eléctrica y pH relativamente altos (1088 μS/cm y 8,1, respectivamente). La concentración de nitrógeno total es de 417 ppm (obtenida con el método Kjeldahl), mientras que la de fósforo disponible (P_2O_5) y de potasio es de 161 y 371 ppm, respectivamente (obtenidos según los métodos de extracción carbónica y del acetato de amonio, respectivamente). Además de la pendiente general hacia el sudoeste (~0,5%, calculado con *Google earth*), existen variaciones de relieve menores asociadas a las vías de escurrimiento y a los cúmulos de suelo asociados a algunos arbustos (cf. Whitford 2002).

2.4 Vegetación

La vegetación en el sitio de estudio presenta un estrato arbustivo dominado casi exclusivamente por *Bulnesia retama* (Zygophyllaceae), con una cobertura de ~30% (Figura 2.8). *Bulnesia retama*, localmente conocido como "retamo", es un arbusto o arbolito de hasta 6 m con aspecto áfilo (Kiesling 2003). En los cauces temporarios son también abundantes los individuos de *Prosopis flexuosa*, conocido localmente como "algarrobo dulce" (ver Alvarez y Villagra 2009). Otras especies perennes son relativamente raras, entre ellas algunos arbustos (*Larrea divaricata*, *Capparis atamisquea*, *Atriplex lampa* y algunas especies de *Lycium*), pastos (*Setaria mendocina*, *Cottea pappophoroides*) y hierbas (principalmente *Heliotropium mendocinum*). La vegetación leñosa se encuentra dentro de una matriz de suelo desnudo (denominado aquí como "inter-canopeo"), el que es eventualmente cubierto por herbáceas anuales nativas y exóticas luego de eventos de precipitación suficiente (Figura 2.8). La nomenclatura de especies sigue (Zuloaga y Morrone 1996; Zuloaga y Morrone 1999).

2.5 Especies anuales exóticas

Encontramos en el sitio de estudio seis especies exóticas. Obtuvimos el estatus nativo o exótico de las especies de la base de datos del proyecto Flora Argentina (www.floraargentina.edu.ar). Estas especies son: *Schismus barbatus* (Poaceae), nativa del Mediterráneo (Jackson 1985); *Sisymbrium irio* (Brassicaceae) nativa de Europa (Kiesling 1994); *Parietaria debilis* (Urticaceae), cosmopolita, nativa al menos de Australia (Australian-Biological-Resources-Study 1989); *Tribulus terrestris* (Zygophyllaceae), nativa de Europa (Marzocca et al. 1976); *Boerhavia diffusa* (Nyctaginaceae), nativa de África tropical (Muzila 2006) y *Portulaca oleracea* (Portulacaceae), cosmopolita, originaria del viejo mundo (Matthews et al. 1993). Cinco de estas seis especies se encuentran citadas en la flora de San Juan (Kiesling 1994; Kiesling 2003; Kiesling 2009; Kiesling 2013), mientras que la restante, *S. barbatus*, parece ser relativamente nueva en la región (Pucheta et al. 2011).

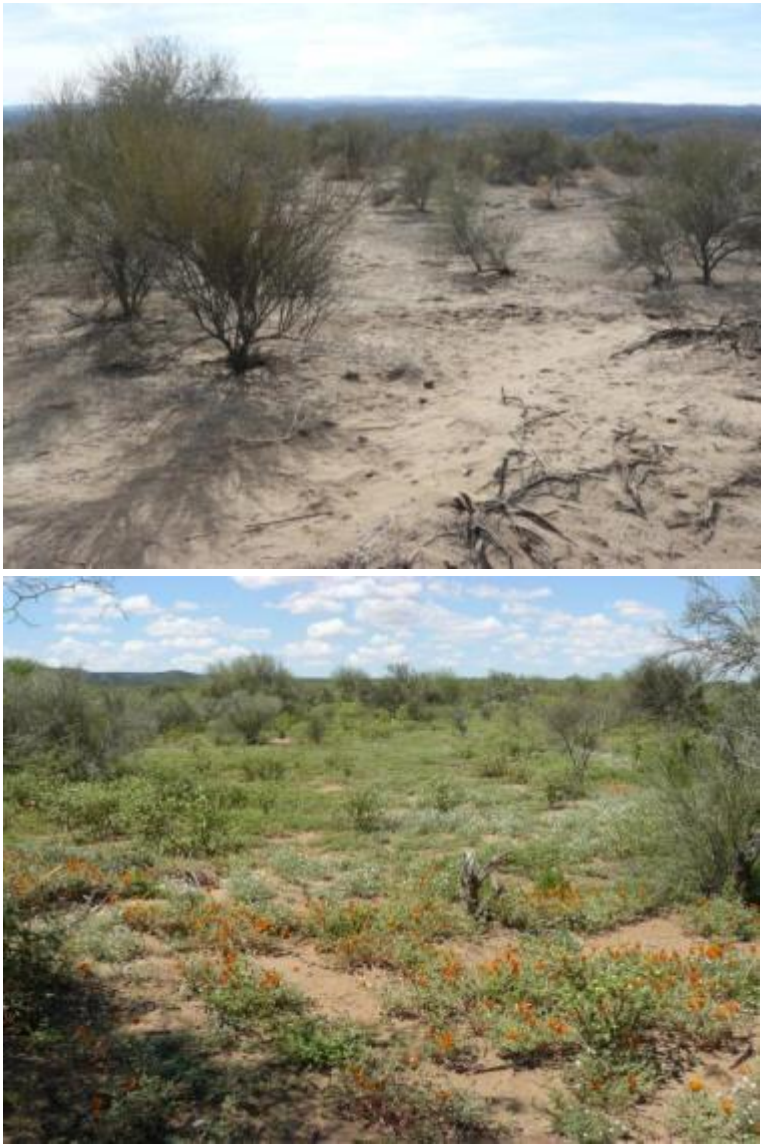


Figura 2.8. Aspecto general del sitio de estudio, un arbustal dominado por *Bulnesia retama* en el área de los Médanos de Guayamas, provincia de San Juan. Hacia el fondo puede verse la sierra de Pie de Palo (Foto superior). El suelo desnudo entre los arbustos es eventualmente cubierto por herbáceas anuales nativas y exóticas luego de las lluvias (Foto inferior).

Capítulo 3

Atributos funcionales de las especies anuales

3.1 Introducción

En este capítulo describimos los métodos utilizados para obtener datos de atributos funcionales para las especies del sitio de estudio. Los atributos funcionales son características morfo-fisio-fenológicas de los individuos que determinan su desempeño ecológico (o *fitness*) en términos de crecimiento, supervivencia y reproducción (Violle et al. 2007). Debido a que los individuos no pueden maximizar todas sus funciones porque disponen de recursos finitos, los atributos funcionales suelen mostrar compromisos en la asignación de recursos (Grime 1977; Tilman 1988; Chapin et al. 1993; Westoby et al. 2002; Reich et al. 2003). Esta cualidad los hace especialmente útiles para entender los procesos ecológicos que ocurren en las comunidades (McGill et al. 2006). En particular, obtuvimos datos de nueve atributos funcionales: altura máxima de las plantas, tamaño de hoja o área foliar, área foliar específica, contenido de materia seca foliar, forma foliar, largo radical específico, volumen radical específico y peso y forma de semillas. Estos atributos han mostrado tener significado ecológico a lo largo de gradientes ambientales amplios a nivel global (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) y estimamos que serían relevantes para comprender la dinámica de las comunidades anuales de los desiertos.

Objetivo Describir la metodología que utilizamos para obtener datos de los atributos funcionales de las especies anuales del sitio de estudio.

3.2 Nociones sobre atributos funcionales relevantes

La altura máxima y el área y la forma foliar son atributos complejos con significados adaptativos interrelacionados (Givnish 1987; Falster y Westoby 2003). La altura máxima a la que pueden llegar las plantas está positivamente relacionado con su habilidad competitiva cuando el recurso limitante es la luz (Westoby et al. 2002). Sin embargo, mantener plantas altas es energéticamente costoso, por lo que la altura no es ventajosa cuando son otros los recursos limitantes, como el agua (Westoby et al. 2002). El tamaño de hoja (i.e. el área total de una hoja, incluyendo el pecíolo) está sujeto a un compromiso entre eficiencia de intercepción de luz (maximizada por hojas grandes) y, entre otros factores, capacidad de intercambio gaseoso y disipación de calor (maximizada por hojas chicas) (Givnish 1987). La forma de la hoja puede medirse de varias maneras; las más simples son el cociente entre el largo y el ancho y el cociente entre el perímetro y la raíz cuadrada del área (Kincaid y Schneider 1983). Este atributo responde, al menos en parte, a un compromiso entre la eficiencia de intercambio gaseoso y la disipación del calor (que aumenta con la forma) y los costos de construcción por unidad de área fotosintética (que también aumentan con la forma) (Givnish 1987). Es entonces que la altura de las plantas interacciona con el tamaño y la forma de las hojas porque afecta la insolación y la capa límite del canopeo, aunque es una interacción cuyo significado adaptativo dista aún de ser comprendido totalmente (Givnish 1987; Falster y Westoby 2003).

El área foliar específica (AFE, área/peso seco) es una medida de área fotosintética por unidad de energía invertida y está positiva y linealmente relacionada con la tasa de crecimiento de las plantas (Poorter et al. 2009). El contenido de materia seca foliar (CMSF) refleja la dureza de las hojas o “esclerofilia”, como opuesto de la “suculencia” (Vendramini et al. 2002) y es inversamente proporcional al área foliar específica (AFE)

y al espesor y la densidad interna de las hojas (Vile et al. 2005). Por lo tanto, puede que no exista una relación ajustada entre AFE y CMSF en floras con plantas con hojas carnosas o suculentas, ya que hojas con igual AFE pueden tener distintos CMSFs, lo que implica distintos espesores y/o densidades internas de las hojas (Vendramini et al. 2002).

El largo radical específico (LRE, largo/peso seco) es una medida análoga al AFE, ya que refleja la cantidad de suelo explorado (que depende del largo radical) por unidad de energía invertida (Eissenstat 1997). El LRE está positivamente relacionado con la tasa de elongación radical y, al igual que el AFE, con la tasa de crecimiento general de las plantas (Eissenstat 1997; Craine 2009). El volumen radical específico (VRE, volumen/peso seco) expresa la densidad de los tejidos radicales y refleja un compromiso entre los costos de producción y, por otro, la durabilidad de los tejidos y la resistencia a la herbivoría y al embolismo (Eissenstat 1997; Wahl y Ryser 2000). Asumiendo que las raíces son cilíndricas, el VRE es directamente proporcional al LRE y al cuadrado del diámetro radical (i.e. $VRE=LRE*\pi/4*diámetro^2$). Puede verse entonces que, si bien están positivamente relacionados, el LRE y el VRE no necesariamente expresen los mismos compromisos en la asignación de recursos (Eissenstat 1997).

El tamaño o peso de las semillas (PS, peso seco) está negativamente correlacionado con la cantidad de semillas que una planta puede producir, por lo que expresa un compromiso entre la probabilidad de arribo y ocupación de parches "vacíos" (que aumenta con la cantidad de semillas dispersadas) y la probabilidad de establecimiento exitoso frente a determinados peligros (que aumenta con el peso de las semillas) (Westoby et al. 2002). Además, el peso de semilla y la forma de éstas están relacionados con su persistencia en el suelo, ya que semillas pequeñas y redondeadas entrarían en el suelo más fácilmente y serían por lo tanto menos propensas a ser movidas (dispersadas o comidas) que semillas grandes y oblongas (Thompson et al. 1993).

3.3 Materiales y métodos para la estimación de atributos funcionales

Intentamos caracterizar funcionalmente a la mayor cantidad posible de especies anuales obligadas y facultativas encontradas en el sitio de estudio. En general, seguimos protocolos estandarizados para la colección y el procesamiento de las muestras (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Obtuvimos la altura máxima de las plantas a partir de mediciones en el campo. Para tal fin, no nos restringimos al sitio de estudio solamente (*Capítulo 2*) sino que ampliamos la búsqueda de individuos a los ambientes vecinos (i.e. banquinas de rutas y otros cauces temporarios).

Para los atributos foliares y radicales, colectamos al menos 10 individuos por especie en el sitio de estudio (entre noviembre de 2010 y marzo de 2014, lo cual dependió de la distribución temporal de las especies). Los individuos fueron colectados en los micrositios donde fueron más abundantes y saludables. Extrajimos cada individuo del suelo cavando cuidadosamente de modo tal de conservar el sistema radical lo más completo posible. Transportamos a los individuos cosechados al laboratorio en vasos descartables (con el sistema radical sumergido en agua) ubicados dentro de una conservadora de acampe de 34 L. Procesamos a los individuos tan pronto como fue posible, lo que implicó que estuvieran re-hidratándose por al menos 3 horas. En el laboratorio, separamos, lavamos y secamos (con papel absorbente) cuidadosamente todas las hojas sanas y las raíces de cada individuo. Para este momento, los individuos procesados tenían un nivel aparentemente saludable de hidratación. Las hojas obtenidas

de cada individuo fueron pesadas en fresco e inmediatamente digitalizadas con un escáner de página completa, usando un fondo negro y una resolución de 300 dpi (cf. Pérez-Harguindeguy et al. 2013). De cada individuo, escaneamos todas las raíces posibles, siempre y cuando fueran de diámetros homogéneos. Luego de la digitalización, secamos a las raíces y hojas en una estufa a 60^{o}C durante al menos 72 horas. Realizamos las mediciones morfo-métricas necesarias de las raíces y las hojas (largo, ancho, perímetro, área) a partir de las imágenes escaneadas mediante el programa libre ImageJ (rsbweb.nih.gov/ij). A partir de todos estos datos, obtuvimos tamaño de hoja (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), forma foliar (FF), largo radical específico (LRE) y volumen radical específico (VRE). Estimamos la forma de la hoja mediante el cociente entre el perímetro y la raíz cuadrada del área, el cual es similar al índice de disección de Kincaid y Schneider (1983). Este coeficiente tiene un límite inferior que coincide con la forma de un círculo, i.e. $2*\sqrt{\pi} \approx 3.54$.

Estimamos el peso y la forma de los propágulos de las especies de interés (semillas y frutos indehiscentes, aunque en adelante los llamaremos semillas para simplificar) a partir de distintas fuentes. Para casi todas las especies anuales (salvo *Laennecia sophiifolia*), cosechamos semillas en el campo de al menos 3 individuos (aunque fueron al menos 8 individuos para la mayoría de las especies). Colectamos las semillas entre noviembre de 2010 y marzo de 2014, dependiendo de la abundancia de las especies en el campo. Además, como nos interesa conocer el efecto de factores abióticos sobre la dispersión de semillas en general (*Capítulo 4*), también cosechamos semillas de algunas especies perennes para poder caracterizarlas (al menos 3 individuos por especie). Nos referimos a la bibliografía para obtener los datos de las especies restantes: *Laennecia sophiifolia* y *Larrea divaricata* (Peralta y Rossi 1997), *Heliotropium mendocinum* y *Prosopis flexuosa* (Marone et al. 1998b), *Bulnesia retama* (Ribas-Fernandez et al. 2009) y *Opuntia sulphurea* (utilizamos la media del género en la base de datos KEW; Royal-Botanic-Gardens-Kew 2014). Las semillas cosechadas fueron secadas en estufa a 60^{o}C por al menos 96 horas y luego pesadas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Estimamos la forma de las semillas como la varianza de sus tres dimensiones (lago, ancho, altura), luego de dividir a cada una de estas medidas por el máximo de las tres (Thompson et al. 1993). Este coeficiente varía entre cero, en el caso de semillas perfectamente esféricas, hasta 1/3 en semillas con forma de cilindro (o aguja) y de disco.

3.4 Algunos patrones generales de variación funcional en la comunidad de anuales

En la comunidad de plantas anuales obligadas y facultativas del sitio de estudio podemos reconocer dos gremios de especies claramente separados de acuerdo al momento del año en el que vegetan: invernales (o de estación fría) y estivales (o de estación cálida). Entendemos como el período "vegetativo" de una especie anual como el comprendido entre la germinación y la muerte [sabemos que la vida previa de un individuo de estas especies, en estado de semilla, puede durar años e incluso décadas (Moriuchi et al. 2000; Murdoch y Ellis 2000)]. Las invernales pueden germinar tan pronto como en marzo y vegetar hasta diciembre, mientras que las estivales pueden germinar en septiembre y vegetar hasta mayo, siempre que la disponibilidad de agua lo permita (*Capítulo 5*). A pesar de esta diferenciación temporal, las especies invernales y estivales exploran rangos similares de variación de la mayor parte de los atributos funcionales (Cuadro 3.1). En los cuadros 3.2 y 3.3 exponemos ejemplos de las hojas de las especies encontradas.

Cuadro 3.1. Medidas de resumen de los 9 atributos funcionales utilizados en esta tesis. Clasificamos a las especies en dos gremios: invernales (Inv) y estivales (Est). Resaltamos en negrita las medias de los atributos que fueron significativamente distintas (p<0,05) entre invernales y estivales de acuerdo a pruebas t sobre los datos transformados por el logaritmo.

Atributo	Gremio	Media	D.E.	Mín	Máx	C.V.	Máx/Mín
Altura máxima (Alt)	Inv	56,84	34,01	15,00	130,00	0,60	8,67
	Est	59,58	39,80	13,00	159,00	0,67	12,23
Área foliar (AF)	Inv	3,53	4,83	0,19	20,56	1,37	107,08
	Est	4,64	7,90	0,13	35,68	1,70	272,15
Área foliar específica (AFE)	Inv	24,87	10,99	14,61	56,43	0,44	3,86
	Est	22,97	5,83	13,76	34,48	0,25	2,51
Contenido de materia seca foliar (CMSF)	Inv	0,18	0,05	0,11	0,29	0,30	2,59
	Est	0,17	0,12	0,04	0,48	0,69	11,33
Forma foliar (FF)	Inv	**45,32**	16,09	19,59	70,32	0,35	3,59
	Est	**20,66**	9,72	9,57	52,84	0,47	5,52
Largo radical específico (LRE)	Inv	24,49	16,06	9,55	81,47	0,66	8,53
	Est	33,90	48,14	6,70	204,54	1,42	30,54
Volumen radical específico (VRE)	Inv	4,81	1,59	1,57	7,29	0,33	4,64
	Est	5,31	1,50	3,14	8,02	0,28	2,55
Peso de semillas (PS)	Inv	**0,40**	0,33	0,02	1,22	0,83	79,93
	Est	**2,70**	4,96	0,06	17,67	1,84	288,22
Forma de semillas (FS)	Inv	0,12	0,06	0,01	0,21	0,47	22,25
	Est	0,11	0,07	0,01	0,22	0,65	24,25

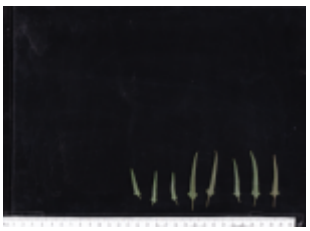
Las especies invernales sólo parecen diferenciarse de las estivales por un mayor coeficiente de forma de las hojas (i.e. más alargadas, lobuladas y/o divididas) y un menor peso de semillas (Cuadro 3.1). Esta diferencia de forma de las hojas entre anuales invernales y estivales coincide con lo observado en los desiertos de América del Norte (Mulroy y Rundel 1977). Mulroy y Rundel (1977) también notaron que las especies invernales tienen metabolismo C3 y crecen cerca del suelo en la etapa pre-reproductiva (cualidad que no es detectada por nuestra medida de "altura máxima"). La disección de las hojas les permitiría a las invernales disminuir la capa límite y aumentar el intercambio de gases, lo que podría ser importante dada la baja eficiencia fotosintética del metabolismo C3 (Mulroy y Rundel 1977). Nosotros no tenemos datos para respaldar esta hipótesis, aunque sospechamos que estos mecanismos pueden ser importantes en nuestro gremio invernal.

Las especies invernales de nuestro sitio de estudio tienen, en promedio, semillas un orden de magnitud más chicas que las estivales (Cuadro 3.1). Este patrón podría reflejar variaciones estacionales en los peligros que enfrentan las semillas y las plántulas. La mayor parte de las semillas en la región centro-norte del Monte se producen en verano, que es cuando más llueve (ver también Marone et al. 1998b). Además, los granívoros de la región parecen preferir semillas grandes y recientemente producidas (Marone et al. 1998a). Es entonces probable que la presión de granivoría sea relativamente grande sobre las especies invernales, las que ofrecerían alimento luego de que las reservas estivales se hubieran acabado (cf. Marone et al. 1998a). Posiblemente, la granivoría inverno-primaveral en nuestro sitio de estudio imponga una presión de selección importante eliminando a las semillas excesivamente grandes. Alternativamente, las plántulas generadas a partir de semillas grandes pueden tener una ventaja competitiva

temprana respecto de plántulas de semillas chicas, lo cual puede ser determinante para especies anuales de ambientes áridos (Leishman et al. 2000). Es probable que en verano la competencia por la ocupación del espacio, principalmente en los espacios abiertos entre arbustos, favorezca a especies con semillas grandes (discusión que retomaremos en el *Capítulo 6*).

El nivel de variación de los atributos puede ser indicador de su significado ecológico y evolutivo (Westoby et al. 2002). El tamaño de las semillas (PS) y de las hojas (AF) son los atributos con mayor rango de variación dentro de la comunidad (Cuadro 3.1). En el otro extremo, los atributos que menos varían entre especies son: el área foliar específica (AFE), la forma foliar (FF) y volumen radical específico (VRE) (Cuadro 3.1). Es interesante notar aquí que estos tres atributos, a pesar de su escasa variación relativa entre especies, se encontraron entre los más útiles para explicar la distribución en el campo y la habilidad competitiva de las plantas en la comunidad (*Capítulos 5*, *6* y *7*).

Cuadro 3.2. Ejemplos de las imágenes utilizadas para la obtención de datos morfométricos de las hojas de 19 especies anuales **invernales** encontradas en un desierto del Monte central. Obtuvimos las imágenes mediante un escáner de página completa; pusimos una escala en el costado inferior de cada una. *Especie anual facultativa; ? los dos *Senecio* son conocidos como sufrútices (Kiesling 2013), aunque parecen haber formado semillas viables apenas unos meses luego de la germinación en 2010. Se subrayan las especies exóticas.

Especie	**Ejemplo**
Bowlesia incana (Apiaceae)	
Chenopodium papulosum (Chenopodiaceae)	
Cryptantha diffusa (Boraginaceae)	
Descurainia appendiculata (Brassicaceae)	

Cuadro 3.2. Continuación.

Especie	Ejemplo
Descurainia argentina (Brassicaceae)	
Lappula redowskii (Boraginaceae)	
Lecanophora ecristata (Malvaceae)	
Lepidium myrianthum (Brassicaceae)	
Nama undulatum (Boraginaceae)	

Cuadro 3.2. Continuación.

Especie	**Ejemplo**
Parietaria debilis (Urticaceae)	
Parthenium hysterophorus (Asteraceae)	
Pectocarya linearis (Boraginaceae)	
Phacelia artemisioides (Boraginaceae)	
Plantago patagonica (Plantaginaceae)	

Cuadro 3.2. Continuación.

Especie	**Ejemplo**
Schismus barbatus (Poaceae)	
*Senecio leucostachys**? (Asteraceae)	
*Senecio pinnatus**? (Asteraceae)	
Sisymbrium irio (Brassicaceae)	
*Sphaeralcea miniata** (Malvaceae)	

Cuadro 3.3. Ejemplos de las imágenes escaneadas utilizadas para la obtención de datos morfométricos de las hojas de 19 especies anuales **estivales** encontradas en un desierto del Monte central. *Especie anual facultativa; se subrayan las especies exóticas.

Especie	**Ejemplo**
*Allionia Incarnata** (Nyctaginaceae)	
Amaranthus standleyanus (Amaranthaceae)	
*Boerhavia diffusa** (Nyctaginaceae)	
Bouteloua aristidoides (Poaceae)	

Cuadro 3.3. Continuación.

Especie	Ejemplo	
Calycera calcitrapa (Calyceraceae)		
Euphorbia catamarcensis (Euphorbiaceae)		
Flaveria bidentis (Asteraceae)		
Gomphrena martiana (Amaranthaceae)		Fotos del envés de las hojas; el haz es verde brillante.
Gomphrena mendocina (Amaranthaceae)		

Cuadro 3.3. Continuación.

Especie	Ejemplo	
Kallstroemia tribuloides (Zygophyllaceae)		
Munroa mendocina (Poaceae)		
Nicotiana longiflora (Solanaceae)		Envés de las hojas; el haz es ligeramente más brillante.
Portulaca echinosperma (Portulacaceae)		
Portulaca grandiflora (Portulacaceae)		

Cuadro 3.3. Continuación.

Especie	Ejemplo
Portulaca oleracea (Portulacaceae)	
Sclerophylax arnotii (Sclerophylacaceae)	
Solanum euacanthum (Solanaceae)	
Tribulus terrestris (Zygophyllaceae)	
Verbesina encelioides (Asteraceae)	

Capítulo 4

Heterogeneidad espacio-temporal del banco de semillas del suelo

4.1 Introducción

El banco de semillas del suelo puede ser un elemento estructural importante para la dinámica de las comunidades vegetales, particularmente en ambientes severos y variables. Primero, las semillas en el suelo son estructuras quiescentes que permiten a las plantas sobrevivir períodos inadecuados para la germinación, el crecimiento y la reproducción (Fenner y Thompson 2005). La persistencia en el tiempo de las poblaciones de plantas anuales suele ser particularmente dependiente de la formación de bancos de semillas, ya que el período vegetativo es extremadamente corto (Kemp 1989; Rees 1994). Así, investigar el patrón espacio-temporal del banco de semillas del suelo puede proporcionar información ecológica relevante para comprender la dinámica de las especies anuales en ambientes severos y variables (Kemp 1989; Gutterman 2002; Venable 2007).

El número de semillas en el suelo en un sitio dado resulta del equilibrio de cuatro procesos demográficos: reproducción y mortalidad *in situ*, inmigración y emigración (Harper 1977). La redistribución de semillas (i.e. el movimiento luego de su caída al suelo, proceso también conocido como dispersión secundaria o de fase II) puede ser particularmente relevante en ambientes donde la vegetación es escasa, determinando el equilibrio entre la inmigración y la emigración (Watkinson 1978; Reichman 1984; Chambers y MacMahon 1994). En los desiertos, las semillas son transportadas fácilmente por el viento o la escorrentía sobre la superficie del suelo hasta que son atrapadas por estructuras que lentifican a estos vectores, tales como arbustos, rocas y depresiones del suelo (Mott y McComb 1974; Reichman 1984; Aguiar y Sala 1997; Li 2008). Este mecanismo de dispersión y acumulamiento de semillas contribuiría en gran medida a la estructura en parches de la vegetación de los desiertos (Aguiar y Sala 1999). De hecho, después de revisar más de 150 trabajos, Flores y Jurado (2003) concluyeron que la interceptación de semillas por las plantas establecidas explica con mayor frecuencia la asociación espacial entre plantas que las interacciones de facilitación planta-planta.

La dispersión secundaria de semillas depende de las características del vector de dispersión y de las semillas transportadas. Particularmente, la escorrentía y el viento se diferencian respecto del mecanismo de deposición de semillas. Por un lado, las estructuras que desvían los vientos pueden crear una turbulencia a sotavento (es decir, del lado contrario a la dirección del viento), donde se depositan las semillas (Whitford 2002). Por el contrario, la escorrentía tiende a depositar las semillas en el mismo lado desde donde viene el agua (Whitford 2002). Por ejemplo, los vientos del sur depositarían las semillas en el lado norte de los arbustos, mientras que la escorrentía desde el sur depositaría las semillas en el lado sur de los mismos arbustos (aunque cabe notar que este patrón podría ser oscurecido en mayor o menor medida por la pendiente del terreno). Además, la dispersión secundaria puede depender del tamaño y la forma de las semillas (Reichman 1984). Las semillas pequeñas y redondas entrarían en el suelo más fácilmente y serían por lo tanto menos propensas a ser movidas (dispersadas o comidas) que semillas grandes y oblongas (Thompson et al. 1993). Por estas razones, si no son muy consumidas, las semillas más grandes y oblongas deberían ser más abundantes que las pequeñas y redondas en el suelo cercano a las estructuras que lentifican a los vectores de dispersión (ver e.g. Reichman 1984).

En este capítulo exploramos las contribuciones de los agentes abióticos de dispersión y de los atributos de las semillas a la redistribución de semillas en el sitio de estudio en distintos momentos. En este sitio, la escorrentía viene del noreste, mientras

que los vientos soplan preponderantemente desde el sur (*Capítulo 2*). Como consecuencia, las semillas transportadas por el agua serían depositadas con mayor probabilidad en el lado noreste de las trampas de agua, mientras que las transportadas por el viento serían depositadas en el lado norte de las trampas del viento. Además, resultados provenientes de un sistema similar al estudiado aquí mostraron que la cobertura de plantas anuales fue mayor en el lado sur que en el norte de los arbustos dominantes (Rossi y Villagra 2003). Rossi y Villagra (2003) atribuyeron este patrón a un nivel mayor de sombreo o una mayor disponibilidad de agua en el suelo en el lado sur de los arbustos. Es decir que el balance reproductivo *in situ* sería mayor en el lado sur de los arbustos que en el norte, lo cual podría ocurrir también en nuestro sitio de estudio. Nos centramos en cuatro preguntas: ¿Cuál es la contribución de la escorrentía en la redistribución de semillas? ¿Depende esta contribución de los atributos de las semillas? ¿Actúan los arbustos dominantes como trampas para semillas transportadas por el agua o el viento? ¿Cómo varían estos patrones espaciales en el tiempo?

Objetivo Comparar la densidad y los atributos de las semillas en el banco del suelo entre cuatro tipos de micrositio: (i) de acumulación de resaca transportada por la escorrentía (no asociadas a los arbustos vivos; en adelante "resaca"), (ii) debajo del lado sur del canopeo de adultos de *Bulnesia retama* (en adelante "canopeo-sur"), (iii) debajo del lado norte del canopeo de adultos de *Bulnesia retama* (en adelante "canopeo-norte") y (iv) espacios abiertos entre los arbustos (no asociados a cualquier trampa de semillas obvia, en adelante "inter-canopeo"). Además, evaluar la variación de la densidad de semillas en distintos momentos del año.

Hipótesis La escorrentía y el viento remueven semillas de zonas expuestas (los inter-canopeos) y las depositan junto a estructuras que lentifican su flujo. Las semillas más grandes y oblongas son más fácilmente transportadas que las más pequeñas y redondeadas. Los arbustos facilitan el arribo de semillas transportadas por el agua y el viento, así como el crecimiento y la reproducción de las plantas establecidas bajo sus canopeos.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Muestreo del banco de semillas

Dentro del sitio de estudio, y en cada fecha de muestreo (ver más abajo), seleccionamos 11 áreas de aproximadamente 400 m^2 (bloques), cada una de las cuales contenía a un adulto de *Bulnesia* (donde las muestras del sur y del norte fueron tomadas), un micrositio inter-canopeo y uno de resaca. Con este diseño en bloques intentamos controlar al menos parte de la heterogeneidad horizontal del banco potencialmente asociada a la distribución en parches de las especies anuales (observación personal). En cada micrositio seleccionado, tomamos tres sub-muestras (separadas por 30-50 cm) de los primeros 5 cm del suelo con un barreno de hierro de 8 cm de diámetro. Esta profundidad ha sido suficiente para recoger la mayoría de las semillas del suelo en otros desiertos (Guo et al. 1998; Marone et al. 1998b). Para capturar las especies de invierno y de verano, realizamos el muestreo en distintos momentos a lo largo de dos años. Las fechas de muestreo fueron: junio y octubre de 2010, enero, abril y junio de 2011 y enero de 2012. Ningún micrositio fue muestreado más de una vez.

Figura 4.1. Vista del pequeño invernadero semi-tubular en el que dispusimos a las muestras de suelo. En ese momento las muestras estaban siendo colocadas en las bandejas plásticas.

Estimamos la composición y la densidad del banco de semillas mediante germinación directa (Gross 1990). Luego de colectarlas, incubamos a las muestras de suelo en bandejas plásticas de 25 x 18 x 3 cm dispuestas en un invernadero pequeño cubierto con media-sombra blanca en invierno y negra en verano (Figura 4.1). Dentro de este invernadero, colocamos a las bandejas en una matriz de arena fina (Figura 4.1) lo que me permitió regarlas regularmente mediante sumersión y ascenso capilar (i.e. por inundación de la matriz de arena). En cada cohorte (cada una corresponde a una fecha de muestreo), revisamos la bandejas diariamente durante 30 días y removimos cuidadosamente todas las plántulas emergidas luego de identificarlas al nivel de especie y contarlas. En general, la germinación de las especies estudiadas comienza a ocurrir masivamente aproximadamente 4 o 7 días luego del primer riego (en verano e invierno, respectivamente), por lo que 30 días es un período de observación suficiente para estimar el tamaño de una cohorte. Algunas plantas fueron mantenidas vivas más allá de este período a la espera de que florecieran, para poder identificarlas taxonómicamente.

Cabe notar que el método que utilizamos aquí no permite detectar todas las semillas en el suelo, sino solamente aquéllas no dormidas (Gross 1990). En consecuencia, los resultados podrían estar sesgados o confundidos si el nivel de dormición varía entre especies de alguna manera sistemática. Por ejemplo, podría haber alguna relación entre las características de las semillas (como el peso y la forma) y su nivel de dormición.

Desde el punto de vista evolutivo, es esperable que las semillas pequeñas tengan más dormición que las grandes (Venable y Brown 1988). Sin embargo, la evidencia empírica es contradictoria; por ejemplo, las semillas pequeñas muestran mayor dormición que las grandes en la flora británica, pero no en la australiana ni en la neozelandesa (Leishman et al. 2000). Dado que la flora del Monte es, por su origen Gondwánico (Roig et al. 2009), más parecida a la australiana y a la neozelandesa que a la británica, es posible suponer que el tamaño de las semillas y el nivel de dormición tampoco estén relacionados en el grupo de especies aquí estudiado. En cualquier caso, es necesario comprobar este supuesto experimentalmente en futuras investigaciones. Por otro lado, también tenemos que tener en cuenta que el nivel de dormición de semillas de especies anuales de desierto puede oscilar (o ciclar) a lo largo del año (Baskin et al. 1993). Es esperable entonces que el muestreo en distintas estaciones capture a la mayoría de las especies en el banco, al permitir que las semillas sean expuestas a distintas condiciones de temperatura y de luz.

4.2.3 Análisis de datos

Comparamos el logaritmo de la densidad total de plántulas (más uno) y de la riqueza de especies por bandeja (más uno) entre tipos de micrositio y cohortes usando modelos de regresión lineales mixtos (ver e.g. Jiang 2007). La densidad total de plántulas es la suma de las densidades de todas las especies. Ajustamos los modelos mixtos mediante la rutina `lme` del paquete `nlme` de R (Pinheiro et al. 2014). Elegimos esta metodología porque nos permite evadir el problema de la sobre-dispersión en nuestros datos de conteo [lo que complica la inferencia en modelos lineales generalizados mixtos (Jiang 2007)] y porque nos permite modelar estructuras de varianzas con relativa facilidad [lo cual no ocurre hasta el momento con modelos lineales generalizados mixtos dentro del paquete R (cf. Hadfield 2010)]. Los residuos de ambas variables respuesta (ln de la densidad +1 y de la riqueza +1) no se apartaron sensiblemente de la normalidad [cabe notar que la normalidad de los residuos también es un requisito de los modelos lineales generalizados mixtos (Jiang 2007)]. Evaluamos la interacción entre tipo de micrositio y cohorte modelando a estos factores como efectos fijos. Incluimos en este modelo a las áreas de 400 m^2 (bloques) como un factor con efecto aleatorio. Además, ajustamos otro modelo lineal mixto para evaluar el efecto promedio del tipo de micrositio, para lo cual la cohorte pasó a ser modelada como un efecto aleatorio jerarquizado por encima de los bloques (cf. figuras 4.3 y 4.4).

Analizamos la relación entre el tipo de micrositio y los atributos de las semillas en el banco desde dos puntos de vista. Por un lado, realizamos un análisis descriptivo de los rangos de variación del peso y la forma de las semillas de las especies asociadas a cada tipo de micrositio, similar al propuesto por Thompson et al. (1993). Determinamos la asociación de las especies a los tipos de micrositios en base a sus densidades máximas (Cuadro 4.1). Por otro lado, comparamos la probabilidad de cada plántula de pertenecer a una especie con semillas pequeñas (≤0,5 mg) o con semillas grandes (>0,5 mg) entre tipos de micrositio. Esta variable respuesta representa la proporción de semillas no-dormidas en cada una de las dos clases de tamaño. Analizamos la proporción de semillas grandes (vs pequeñas) mediante un modelo de regresión logística mixto (ver e.g. Jiang 2007), implementado con la rutina `glmer` del paquete `lme4` de R (Bates *et al.* 2014). En este modelo, el tipo de micrositio fue modelado como un efecto fijo, mientras que la cohorte, los bloques y las observaciones fueron incluidos como efectos aleatorios anidados en ese orden (i.e. corte/bloque/observación).

La inclusión de las observaciones individuales como efectos (categóricos) aleatorios tuvo por objetivo controlar la sobre-dispersión de los datos (ver Jiang 2007). Esta metodología parece ser hasta el momento la más apropiada para el análisis de datos con distribución binomial (Warton y Hui 2011). Utilizamos otro modelo de regresión logística mixto para comparar, entre tipos de micrositio, la proporción de semillas no-dormidas (i.e. plántulas) en dos clases de forma: redondeadas (índice de forma ≤0,1) y oblongas (índice de forma >0,1). Elegimos estos umbrales para balancear el número de especies y de plántulas entre las dos clases de tamaño y las dos clases de forma; otros umbrales produjeron resultados cualitativamente similares (no mostrados).

Finalmente, describimos la variabilidad de la composición florística de las plántulas entre micrositios y cohortes mediante un análisis de componentes principales (Borcard et al. 2011). Utilizamos una matriz de especies por bandejas cuyas celdas contenían el logaritmo de la densidad más uno. Las especies con frecuencia absoluta menor a 3 fueron excluidas de este análisis (12 especies en total). Todos los análisis fueron realizados usando R (R-Core-Team 2012).

4.3 Resultados

En total, registramos 4101 plántulas, las que clasificamos en 51 especies (Cuadro 4.1). La gran mayoría de estas plantas (96.5 %) fueron de especies anuales o anuales facultativas, mientras que las restantes fueron pastos perennes (*Cottea*), hierbas perennes (*Heliotropium*) y plántulas de leñosas (*Lyciym*, *Bulnesia*, *Lerrea*, *Opuntia* y *Prosopis*) (Cuadro 4.1). La composición florística del banco varió entre tipos de micrositio y entre cohortes (Figura 4.2). El primer componente principal separó las cohortes de estación cálida de las de estación fría. El segundo componente principal separó los tipos de micrositio según el siguiente orden: inter-canopeo, canopeo-sur, canopeo-norte y resaca. Las diferencias florísticas entre cohortes fueron las más notorias en las muestras de resaca, intermedias en canopeo-sur y canopeo-norte y menos notorias en los inter-canopeos (Figura 4.2).

Cuadro 4.1. Densidad promedio de plántulas (expresada por m^2) germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio (I: inter-canopeo; S: canopeo-sur; N: canopeo-norte; R: resaca) y en 6 momentos (cohortes: junio y octubre 2010, enero, abril y junio 2011, enero 2012) en un desierto del Monte central. El área total muestreada por tipo de microstio y por cohorte fue cercana a 0,17 m^2. Para cada especie, se resalta en negrita la densidad máxima entre los cuatro micrositios. Las líneas horizontales delimitan grupos de especie de acuedo a sus las densidades máximas; por ejemplo, el primer grupo es el de las especies asociadas a los inter-canopeos. Los datos de atributos de las semillas fueron recopilados de observaciones directas y de la literatura (*Capítulo 3*). Se muestran sombreados los pesos ≤0,5 mg (i.e. semillas clasificadas como pequeñas) y los valores de índice de forma ≤0,1 (i.e. semillas clasificadas como redondeadas). A: anual; E: estival; I: invernal; P: perenne; *especie perenne que se comporta como anual en el sitio de estudio. Se subraya el nombre de las especies exóticas.

			Densidad de plántulas (m^{-2})					Atributos de semilla	
Familia	**Especie**	**Habito**	**Total**	**I**	**S**	**N**	**R**	**Peso (mg)**	**Índice de forma**
Zygophyllaceae	*Tribulus terrestris*	A-E	393	**186**	36	83	88	17,67	0,093
Boraginaceae	*Nama undulatum*	A-I	384	**164**	159	21	40	0,02	0,021
Boraginaceae	*Heliotropium mendocinum*	P	8	**6**	2	0	0	0,63	0,015
Nyctaginaceae	*Boerhavia diffusa*	A-E*	24	0	**16**	7	2	1,39	0,082
Solanaceae	*Solanum euacanthum*	A-E	1	0	**1**	0	0	1,84	0,188
Asteraceae	*Gamochaeta filaginea*	A-I*	29	1	**12**	8	9	0,01	0,120
Malvaceae	*Lecanophora ecristata*	A-I	7	0	**5**	2	0	1,22	0,160
Plantaginaceae	*Plantago* aff. *australis*	A-I	4	1	**2**	1	0	0,29	0,051
Zygophyllaceae	*Bulnesia retama*	P	19	2	**9**	7	1	13,00	0,238
Nyctaginaceae	*Allionia incarnata*	A-E*	5	0	2	**3**	0	3,72	0,048
Amaranthaceae	*Amaranthus persimilis*	A-E	1	0	0	**1**	0	0,26	0,111
Calyceraceae	*Calycera calcitrapa*	A-E	1	0	0	**1**	0	3,53	0,213
Asteraceae	*Flaveria bidentis*	A-E	2	0	**1**	**1**	0	0,21	0,194
Solanaceae	*Nicotiana linearis*	A-E	1	0	0	**1**	0	0,04	0,009
Portulacaceae	*Portulaca echinosperma*	A-E	1	0	0	**1**	0	0,28	0,145
Portulacaceae	*Portulaca grandiflora*	A-E	2	0	**1**	**1**	0	0,15	0,047
Chenopodiaceae	*Chenopodium papulosum*	A-I	452	6	106	**201**	139	0,31	0,083
Brassicaceae	*Descurainia sp.*	A-I	85	3	25	**36**	20	0,10	0,132
Brassicaceae	*Lepidium myrianthum*	A-I	96	20	**28**	**28**	20	0,12	0,063
Boraginaceae	*Phacelia artemisioides*	A-I	215	6	40	**120**	49	0,52	0,088
Brassicaceae	*Sisymbrium irio*	A-I	121	9	14	**66**	32	0,09	0,115
Poaceae	*Cottea pappophoroides*	P	5	0	1	**3**	1	0,18	0,135
Solanaceae	*Lycium ciliatum*	P	88	0	5	**67**	16	0,39	0,177
Fabaceae	*Prosopis flexuosa*	P	1	0	0	**1**	0	24,00	0,130
Amaranthaceae	*Amaranthus standleyanus*	A-E	101	6	11	15	**70**	0,27	0,040
Poaceae	*Bouteloua aristidoides*	A-E	22	2	6	0	**15**	0,26	0,225
Euphorbiaceae	*Euphorbia catamarcensis*	A-E	6	0	1	1	**4**	0,12	0,146
Amaranthaceae	*Gomphrena martiana*	A-E	70	4	11	7	**49**	1,72	0,019
Amaranthaceae	*Gomphrena mendocina*	A-E	6	0	0	0	**6**	0,27	0,040
Asteraceae	*Laennecia sophiifolia*	A-E/I	8	0	2	0	**6**	0,04	0,137
Poaceae	*Munroa mendocina*	A-E	34	1	6	3	**24**	0,32	0,058
Asteraceae	*Parthenium hysterophorus*	A-E/I	5	0	2	0	**3**	0,36	0,149
Solanaceae	*Petunia axillaris*	A-E	5	0	0	1	**4**	0,04	0,013
Sclerophylacaceae	*Sclerophylax arnotii*	A-E	1296	165	106	297	**728**	14,91	0,118
Solanaceae	*Solanum tweedianum*	A-E*	2	0	0	0	**2**	0,64	0,188
Apiaceae	*Bowlesia incana*	A-I	112	0	33	25	**54**	0,50	0,111
Boraginaceae	*Cryptantha diffusa*	A-I	8	0	0	1	**7**	0,28	0,152
Boraginaceae	*Cryptantha marítima*	A-I	6	0	0	0	**6**	0,21	0,173
Asteraceae	*Gnaphalium* aff. *badium*	A-I*	11	0	3	3	**5**	0,01	0,120
Boraginaceae	*Lappula redowskii*	A-I	2	0	0	0	**2**	0,70	0,056
Onagraceae	*Oenothera mendocinensis*	A-I	3	0	0	1	**2**	0,14	0,083
Urticaceae	*Parietaria debilis*	A-I	124	0	3	7	**114**	0,08	0,009
Boraginaceae	*Pectocarya linearis*	A-I	7	0	0	0	**7**	0,46	0,206
Plantaginaceae	*Plantago patagonica*	A-I	1	0	0	0	**1**	0,91	0,164
Poaceae	*Schismus barbatus*	A-I	164	9	53	38	**64**	0,06	0,109
Malvaceae	*Sphaeralcea brevipes*	A-I*	1	0	0	0	**1**	0,92	0,077
Malvaceae	*Sphaeralcea miniata*	A-I/E*	45	9	9	**14**	**14**	0,41	0,126
Asteraceae	*Senecio leucostachys*	P/A-I*?	4	0	0	1	**3**	0,82	0,201
Asteraceae	*Senecio pinnatus*	P/A-I*?	8	0	0	0	**8**	0,59	0,188
Zygophyllaceae	*Larrea divaricata*	P	3	0	0	0	**3**	2,93	0,188
Cactaceae	*Opuntia sulphurea*	P	3	0	0	0	**3**	19,36	0,022

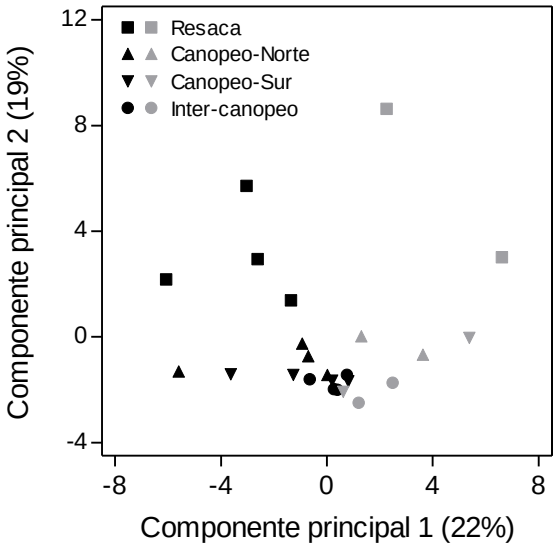


Figura 4.2. Representación de la heterogeneidad floristica del banco de semillas no dormidas (plántulas) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos del micrositio y en 6 momentos (cohortes: junio y octubre 2010, enero, abril y junio 2011, enero 2012), en un desierto del Monte central. La representación corresponde a un análisis de componentes principales basado en el logaritmo de la densidad de las 51 especies encontradas. Cada símbolo representa el centroide de una cohorte para un tipo de micrositio (i.e. el promedio de 11 muestras). Los símbolos grises representan las cohortes de estación cálida (o verano, cohortes de enero 2011 y 2012) y los símbolos negros representan las cohortes de estación fría (o invierno, cohortes restantes).

La densidad total fue significativamente mayor en la resaca que en canopeo-norte y mayor en canopeo-norte que en canopeo-sur y que en los inter-canopeos, mientras que no hubo diferencias significativas entre estos dos últimos (Figura 4.3a). La varianza espacio-temporal de la densidad fue sensiblemente menor en la resaca que en los micrositios restantes (Figura 4.3a). En asociación a esto, el tipo de micrositio y la cohorte mostraron efectos interactivos sobre la densidad total (Cuadro 4.2). Esta interacción se debió a variaciones temporales no sincronizadas relativamente grandes en los micrositios de canopeo e inter-canopeo y a la relativa estabilidad de la densidad en la resaca (Figura 4.4a). Como resultado, la densidad total fue significativamente mayor en la resaca que en los restantes micrositios en cuatro cohortes, i.e. octubre 2010, enero 2011, abril 2011 y junio 2011 (Figura 4.4a). En junio de 2010, la densidad en la resaca fue tan alta como la encontrada en los micrositios de canopeo, mientas que fue significativamente mayor en el lado norte que en el sur (Figura 4.4a). En enero de 2011, en cambio, la densidad en la resaca fue tan alta como en los inter-canopeos (Figura 4.4a).

La riqueza de especies fue significativamente mayor en la resaca que en canopeo-norte y canopeo-sur (entre los que no hubo diferencias significativas) y a su vez mayor en éstos últimos que los inter-canopeos (Figura 4.3b). La varianza espacio-temporal de la riqueza de especies fue similar entre micrositios (Figura 4.3b). Además, la riqueza de especies dependió significativamente de la interacción entre tipo de micrositio y cohorte (Cuadro 4.3). Esta interacción se debió a variaciones temporales no sincronizadas entre micrositios (Figura 4.4b). En general, puede verse que las muestras de resaca son las más diversas y las de los inter-canopeos la menos diversas, mientras que los micrositios de canopeo ocupan posiciones intermedias (Figura 4.4b), lo que es consistente con el patrón promedio entre micrositios (Figura 4.3b).

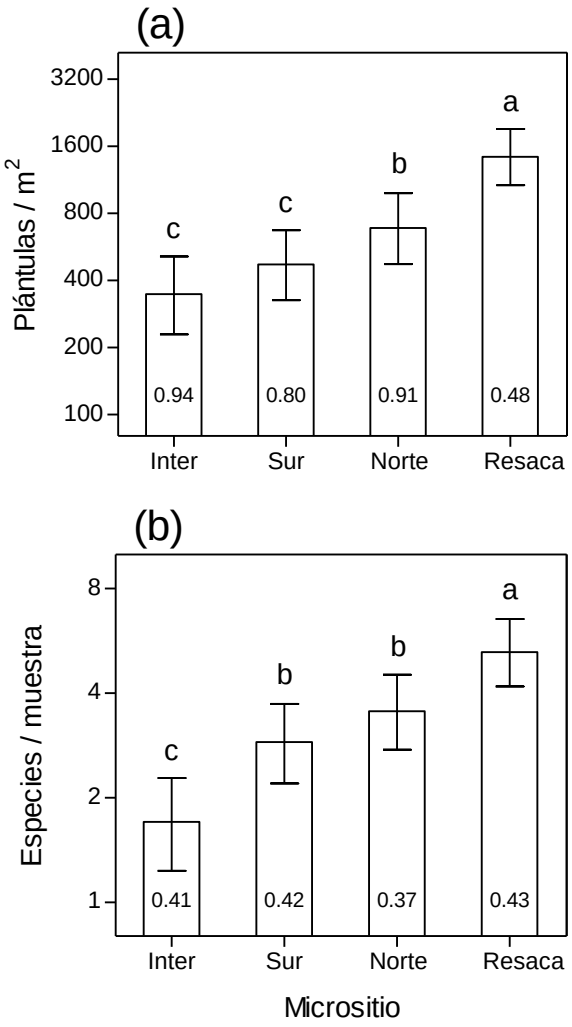


Figura 4.3. Densidad total promedio de plántulas (a) y riqueza promedio de especies (b) germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio entre 2010 y 2012 en un desierto del Monte central. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio. Los números dentro de las barras son los desvíos estándar estimados para cada micrositio. Inter: inter-canopeo; Sur: canopeo-sur; Norte: canopeo-norte.

Cuadro 4.2. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de densidad total de plántulas germinadas por muestra de suelo; las muestras fueron colectadas en un desierto del Monte central. La densidad fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. En la parte superior del cuadro se comparan modelos que difieren en la estructura de varianzas de los efectos fijos (pero tienen la misma estructura de efectos fijos y aleatorios); se resalta en negrita el modelo de mejor ajuste (i.e. el modelo 1). En la parte inferior del cuadro se muestra el análisis de la "desvianza" (*deviance*) de tipo 3 (i.e. las inferencias no dependen del orden de los términos en el modelo) para los efectos fijos el modelo 1 y las estimaciones de variación (desvío estándar) para los efectos aleatorios. Vero: verosimilitud.

Modelo		**GL**	**AIC**	**Log Vero**	**Contraste**	**Cociente Vero**	**valor *p***
0	Varianzas homogéneas	26	658,6	-303,3			
1	***Varianzas ≠ micrositios***	***29***	***639,1***	***-290,5***	0 vs 1	25,53	<0,0001
2	Varianzas ≠ cohortes	31	654,3	-296,2	0 vs 2	14,27	0,0140
					1 vs 2	11,26	0,0036
3	Varianzas ≠ micrositios x cohortes	49	649,7	-275,8	1 vs 3	29,40	0,0802

Modelo 1

Efectos fijos	**GL numerador**	**GL denominador**	**valor *F***	**valor *p***
Ordenada al origen	1	230	3421,2	<0,0001
Micrositio	3	230	54,8	<0,0001
Cohorte	5	230	11,9	<0,0001
Tipo de micrositio x cohorte	15	230	3,4	<0,0001

Efectos aleatorios	**Desvío estándar**	**Observaciones**
Bloques	0,0542	11
Residual	0,8709	264

Cuadro 4.3. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a datos de riqueza de especies por muestra de suelo; las muestras provinieron de un desierto del Monte central. La riqueza fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. Otras leyendas como en cuadro el 4.2.

Modelo		**GL**	**AIC**	**Log Vero**	**Contraste**	**Cociente Vero**	**valor *p***
0	Varianzas homogéneas	26	364,9	-156,4			
1	Varianzas ≠ micrositios	29	369,0	-155,5	0 vs 1	1,84	0,6061
2	Varianzas ≠ cohortes	31	362,0	-150,0	0 vs 2	12,81	0,0252
		31	362,0	-150,0	1 vs 2	10,97	0,0041
3	***Varianzas ≠ micrositios x cohortes***	***49***	***364,2***	***-133,1***	2 vs 3	33,81	0,0133

Modelo 3

Efectos fijos	**GL numerador**	**GL denominador**	**valor *F***	**valor *p***
Ordenada al origen	1	230	2592,1	<0,0001
Micrositio	3	230	55,7	<0,0001
Cohorte	5	230	25,6	<0,0001
Tipo de micrositio x cohorte	15	230	2,1	0,0132

Efectos aleatorios	**Desvío estándar**	**Observaciones**
Bloques	0,0712	11
Residual	0,3628	264

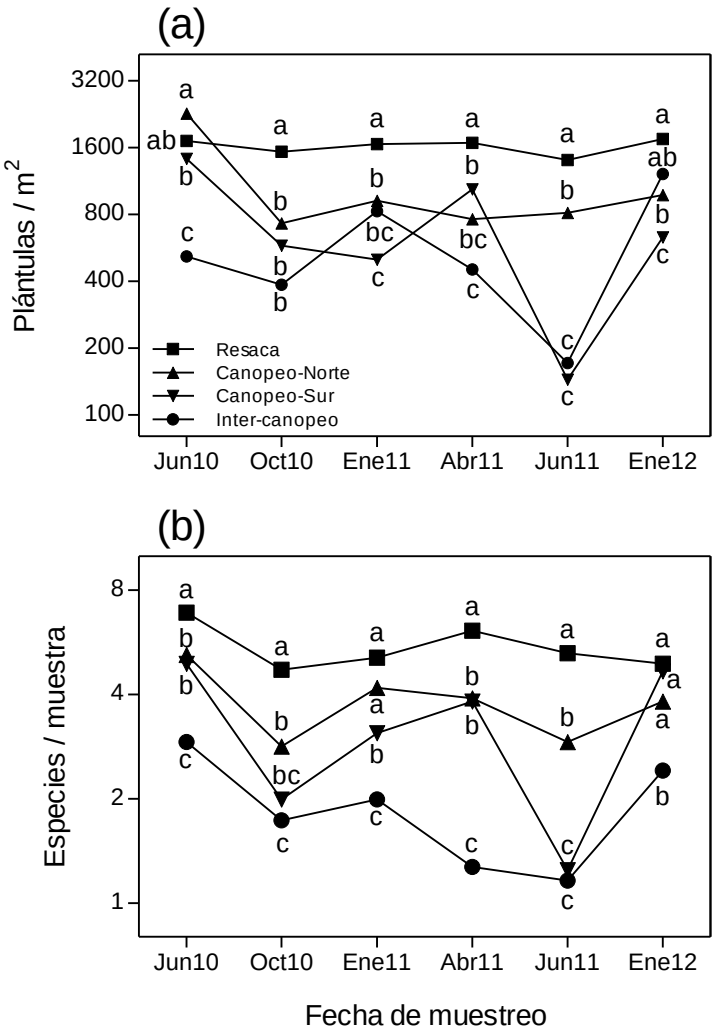


Figura 4.4. Densidad total de plántulas (a) y riqueza de especies (b) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio y en seis momentos (cohortes) entre 2010 y 2012 en un desierto del Monte central. Las letras sobre los símbolos indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio dentro de cada cohorte.

Desde el punto de vista de la distribución de las especies en los tipos de micrositio, el grupo de especies asociadas a la resaca (i.e. aquellas especies cuya densidad fue máxima en la resaca) presentó un amplio rango de pesos de semilla, el cual incluyó los rangos de las especies asociadas a los otros tipos de micrositio (Figura 4.5). En forma similar, el grupo de especies asociadas a la resaca también presentó un amplio rango de formas de semilla, el cual abarcó los rangos de las especies asociadas a los otros tipos de micrositio (Figura 4.5). No obstante, las semillas de las especies asociadas a los inter-canopeos (tres especies, cuadro 4.1) fueron significativamente más redondeadas que las de las especies asociadas al canopeo-sur (t =3.22, p =0,015; ver figura 4.5).

La proporción de semillas no-dormidas grandes fue significativamente mayor en los inter-canopeos que en canopeo-norte y en éstos últimos que en canopeo-sur, mientras que esta proporción en la resaca fue intermedia entre inter-canopeos y canopeo-norte (Figura 4.6). Por otro lado, la proporción de semillas no-dormidas oblongas fue significativamente mayor en la resaca en que en los inter-canopeos y en canopeo-sur, mientras que esta proporción en canopeo-norte fue intermedia entre los inter-canopeos y

la resaca (Figura 4.6). En conjunto, las muestras de resaca contuvieron las proporciones más altas de semillas grandes y oblongas, mientras que las de canopeo-sur contuvieron las proporciones más altas de semillas pequeñas y redondeadas (Figura 4.6).

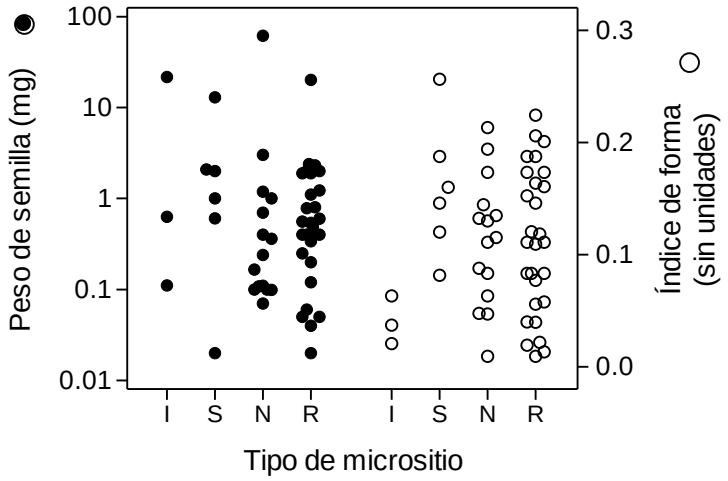


Figura 4.5. Peso seco e índice de forma de las semillas de 51 especies de plántulas germinadas en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio en un desierto del Monte central. Cada una de estas especies (puntos) fue asignada a un tipo de micrositio según su densidad total máxima (Cuadro 4.1).

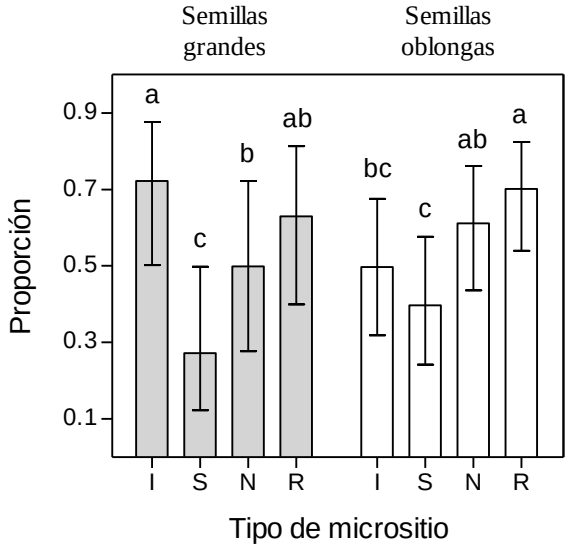


Figura 4.6. Proporción de semillas no-dormidas grandes (peso seco >0,5 mg; versus semillas pequeñas, peso seco ≤0,5 mg) y oblongas (índice de forma >0,1; versus semillas redondeadas, con índice de forma ≤0,1) en muestras de suelo colectadas en cuatro tipos de micrositio en un desierto del Monte central. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y las letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre tipos de micrositio.

4.4 Discusión

4.4.1 Atributos de las semillas y mecanismos de dispersión

Casi el 97% de las semillas en el banco del suelo fueron de especies anuales obligadas y facultativas. La escorrentía pareció tener un efecto notorio sobre la distribución de estas semillas. Las muestras de resaca contuvieron más del doble de las semillas no-dormidas encontradas en los tipos de micrositio restantes. La mayor parte de las especies en la comunidad (40 de 51) fueron encontradas en la muestra total de resaca. Estos resultados indican que la escorrentía concentra semillas en trampas de agua y, como consecuencia de acumular (o "muestrear") muchos individuos, también concentra riqueza florística. Resultados cualitativamente similares fueron encontrados en el desierto de Sonora en América del Norte (Reichman 1984). En asociación a este patrón, la proporción de semillas no-dormidas oblongas fue máxima en las muestras de la resaca, aunque no fue significativamente más alta que en canopeo-norte. Esto es consistente con la teoría que propone que las semillas oblongas entrarían en el suelo con menor facilidad y, en consecuencia, serían más susceptibles de ser dispersadas que las semillas compactas (Thompson et al. 1993). Además, el grupo de especies asociadas a la resaca mostró un rango amplio de pesos y de formas de semilla, rangos que abarcaron a los rangos de las especies asociadas a los otros tipos de micrositio. Esto sugiere que la escorrentía fue lo suficientemente fuerte como para transportar a todo tipo de semillas, incluyendo a las más redondeadas y pequeñas, aunque con una eficiencia menor respecto, al menos, de las semillas oblongas. En resumen, estos resultados sugieren que el grado de apiñamiento de semillas generado por la escorrentía dependería al menos en parte de la forma de las semillas.

Tres especies estuvieron asociadas a los micrositios de inter-canopeo: *Nama undulatum*, *Heliotropium mendocinum* (Boraginaceae, nativas) y *Tribulus terrestris* (Zygophyllaceae, exótica). La matriz de inter-canopeos es principalmente donante de semillas ya que carece de irregularidades notorias que puedan funcionar como trampas de semillas. Entonces, el hecho de que estas tres especies mostraran su máxima densidad en los inter-canopeos sugiere que sus semillas fueron producidas allí y que la mayoría de éstas no fueron dispersadas lejos. Consistentemente, los datos de plantas establecidas en el campo indican que estas tres especies son más abundantes en los inter-canopeos que debajo del canopeo de los arbustos (*Capítulo 5*). Las semillas de *N. undulatum* y de *H. mendocinum* son pequeñas y redondeadas, por lo que su permanencia en los espacios entre arbustos sería consistente con el modelo propuesto por Thompson et al. (1993) sobre los atributos de las semillas y su persistencia en el suelo. Por el contrario, las semillas de *T. terrestris* (en realidad, mericarpos), si bien son relativamente compactas, son de las más grandes encontradas en el banco del suelo en el sitio de estudio. Esto hizo que la proporción de semillas grandes fuera relativamente alta en los inter-canopeos. La permanencia de los mericarpos de *T. terrestris* en los espacios entre arbustos podría haber dependido de una característica particular de sus propágulos. Los mericarpos de *T. terrestris* están equipados con espinas de distintos tamaños, algunas muy agudas (ver e.g. www.floraargentina.edu.ar), las cuales les permitirían anclarse al suelo y aumentar la probabilidad de no ser arrastrados por la escorrentía. Es decir, que la escorrentía movería preferencialmente a las semillas grandes a menos que tengan dispositivos especiales que impidan su movimiento (ver también Ellner y Shmida 1981). Alternativamente, es posible que el patrón observado sea consecuencia, al menos en parte, de una mayor depredación de semillas bajo los arbustos que en los inter-canopeos. Desenredar estos dos mecanismos requerirá experimentos en los que se

evalúe directamente el movimiento y la depredación de semillas de distintas características.

El banco de semillas mostró una distribución horizontal heterogénea debajo del canopeo de *Bulnesia*. Las muestras del norte contuvieron más plántulas y más especies que las del sur, patrón que fue relativamente consistente entre fechas de muestreo. En general, las muestras de canopeo-norte representaron una condición intermedia entre canopeo-sur y resaca en términos de densidad de plántulas, riqueza de especies y composición florística. Debido a que la escorrentía proviene principalmente del NE y los vientos preponderantemente del sur, el lado norte de los arbustos debería recibir más material transportado por estos vectores que el lado sur (ver Whitford 2002). Nuestros resultados son consistentes con esta predicción. Una explicación alternativa sería que el lado norte de los arbustos fuera más benigno para la supervivencia y la reproducción de las plantas que el lado sur. Sin embrago, resultados de un desierto similar al estudiado aquí sugieren que el lado sur de plantas leñosas (*Prosopis flexuosa*) sería más benigno que el norte, posiblemente debido a un mayor sombreo y una mayor disponibilidad de agua en el suelo (Rossi y Villagra 2003). Si estos mecanismos también ocurren en nuestro sitio de estudio, el patrón observado aquí puede ser atribuido a una contribución diferencial de los agentes de la dispersión (agua y viento) en favor del lado norte de los arbustos. Concluimos que la dispersión por agua y por viento en el sitio de estudio dirigiría al menos parte de la producción de semillas hacia los arbustos vivos.

Las diferencias relativas entre micrositios discutidas arriba variaron en el tiempo, en mayor medida para la densidad total que para la riqueza de especies. La densidad total varió en el tiempo asincrónicamente en los micrositios de canopeo y en los inter-canopeos, mientras que fue relativamente estable en la resaca. Dado que las semillas de especies anuales pueden permanecer viables por años e incluso décadas (Moriuchi et al. 2000; Murdoch y Ellis 2000), la interacción observada podría estar reflejando una compleja interacción entre los efectos de distintos factores acumulados por un número incierto de años. Entre estos factores se encontrarían (i) la magnitud y el momento de la producción de semillas (i.e. la reproducción *in situ*), (ii) la dinámica de la depredación y del decaimiento de las semillas (i.e. mortalidad *in situ*), (iii) la magnitud y el momento de la dispersión (lo que determina el balance migratorio) y (iv) la variación anual e inter-anual de la dormición. Desentrañar la interacción entre estos mecanismos es de suma importancia para comprender la dinámica del sistema, aunque esto requerirá una importante inversión de trabajo de campo y de laboratorio. Por lo pronto, la menor variabilidad temporal de la densidad de semillas no-dormidas en la resaca respecto de los micrositios restantes nos indica que los procesos que condujeron a la acumulación de semillas en la resaca (cualesquiera sean éstos) parecieron tener un balance relativamente estable en el tiempo.

4.4.2 Consecuencias para la estructura de la vegetación

Los arbustos en los desiertos suelen ser sitios seguros para el establecimiento de muchas especies vegetales (Flores y Jurado 2003; Brooker et al. 2008). Para tales especies "protegidas" (*protégés* en inglés/francés), la escorrentía y el viento podrían operar como dispersores eficaces (*sensu* Schupp et al. 2010) al dirigir las semillas a los arbustos vivos [proceso conocido también como "dispersión dirigida" (*sensu* Howe y Smallwood 1982)]. A través de este mecanismo, la dispersión por agua y viento podrían contribuir al mantenimiento de los parches de vegetación en este desierto (ver también Aguiar y Sala 1999; Flores y Jurado 2003).

Figura 4.7. Fragmento basal de *Deuterocohnia* spp. (señalado con una flecha blanca) encontrado en un microstio de acumulación de resaca en un desierto del Monte central. A su lado se encuentra el barreno metálico de 8 cm de diámetro que usamos para extraer las muestras de suelo.

La dispersión de semillas puede tener efectos profundos sobre la coexistencia y la diversidad de especies de un lugar (Chesson 2000; Hubbell 2001; Cadotte 2006). En nuestro sitio de estudio, la dispersión por agua puede afectar la diversidad de especies a través de mecanismos que funcionan en dos escalas espaciales. En primer lugar, al menos tres de las diez especies encontradas exclusivamente en las muestras de resaca (*Sphaeralcea brevipes*, *Cryptantha diffusa* y *Lappula redowskii*) se encuentran típicamente en altitudes sobre 1000 m (Zuloaga y Morrone 1999; Kiesling 2003). Además, la resaca frecuentemente contiene partes de especies vegetales claramente ausentes en el sitio del estudio y abundantes en las sierras vecinas (i.e. *Deuterocohnia* spp., figura 4.7, observación personal). Se ha mostrado para otros desiertos que la escorrentía desde las colinas vecinas contribuye a través de la inmigración a la diversidad de especies de las tierras más bajas (Shmida y Wilson 1985). Esto podría ocurrir en el desierto estudiado aquí, donde la escorrentía desde las sierra de Pie de Palo (*Capítulo 2*) puede ser intensa y puede contribuir así a las comunidades de las llanuras vecinas con especies encontradas típicamente en ambientes rocosos y/o de mayor altura. En segundo lugar, nuestros resultados sugieren que la escorrentía tiende a homogeneizar la composición de especies en la escala local concentrando a las semillas en los arbustos y en otras trampas de agua. Este proceso podría exponer a competidores inferiores a la influencia de especies superiores y, en consecuencia, disminuir la probabilidad de coexistencia entre tales especies (Venable et al. 2008). La redistribución de semillas generada por la escorrentía tendría así efectos antagónicos sobre la diversidad local de especies, aumentándola con la inmigración desde posiciones más altas en el paisaje, pero limitándola a través del apiñamiento y el posible incremento de la intensidad de la competencia bajo el canopeo de los arbustos vivos.

4.4.3 Consecuencias para el proceso de invasión

Las cinco especies exóticas encontradas en el banco de semillas fueron relativamente abundantes. Aparentemente, la escorrentía y el viento contribuirían a que cuatro de estas especies (*Boerhavia diffusa*, *Sisymbrium irio*, *Parietaria debilis* y *Schismus barbatus*), al igual que la mayoría de las especies nativas, aparezcan asociadas a las trampas de semillas y a los arbustos vivos. En este sentido, la escorrentía aumentaría las chances de interacción entre especies exóticas y nativas. Esto podría tener consecuencias negativas para la flora nativa durante el invierno, ya que la gran mayoría de las plantas en esta estación se establece debajo de los arbustos (*Capítulo 5*).

Por otro lado, la exótica más abundante en el banco de semillas, *Tribulus terrestris*, presentó un patrón relativamente singular, al aparecer asociada a los inter-canopeos. La matriz de inter-canopeos ocupa la mayor parte del sitio de estudio (~80%), donde *Tribulus* es claramente la especie dominante durante el verano (*Capítulo 5*). Posiblemente, los apéndices espinosos de sus propágulos le permitan permanecer en un ambiente probablemente favorable para el crecimiento y evitar el apiñamiento en las trampas de semilla. Si esto es así, las espinas funcionarían como un mecanismo de anti-dispersión con un alto valor adaptativo, del mismo modo que fuera sugerido por Ellner y Shmida (1981) para otras especies de desierto en Israel. Sugerimos que este atributo sería importante para asegurar la dominancia de *Tribulus* en el sitio de estudio. Otros atributos, como la relativa dureza de sus hojas, también podrían contribuir al éxito de esta especie invasora (*Capítulo 6*). Todos los mecanismos aquí invocados no son más que explicaciones plausibles para los patrones observados respecto de la abundancia de semillas y sus atributos. Será necesario ponerlos directamente a prueba en el futuro mediante experimentos manipulativos.

Capítulo 5

Distribución espacio-temporal de las especies anuales en el campo: influencias de sus atributos funcionales, los arbustos y el ganado

5.1 Introducción

La vegetación en los desiertos suele estar organizada en parches distribuidos en una matriz de suelo desnudo (Aguiar y Sala 1999). Los mecanismos detrás de esta asociación espacial entre plantas involucran efectos positivos de individuos previamente establecidos (comúnmente llamadas "nodrizas") sobre la dispersión de propágulos o sobre el establecimiento de individuos de las especies beneficiadas (Aguiar y Sala 1999; Flores y Jurado 2003; Brooker et al. 2008). La facilitación del arribo de semillas en los desiertos suele estar mediada por dispersores abióticos, como el agua y el viento (Aguiar y Sala 1999; Flores y Jurado 2003; ver también revisión en el *Capítulo 4*). Los principales mecanismos detrás de la facilitación del establecimiento de plantas incluyen el aumento de recursos del suelo, la disminución de estrés térmico y la protección contra herbívoros (Flores y Jurado 2003; Brooker et al. 2008). Además, la importancia de estos mecanismos y el balance de las interacciones planta-planta pueden variar, en principio, con la intensidad del estrés (Bertness y Callaway 1994; Michalet et al. 2006; Maestre et al. 2009; Holmgren y Scheffer 2010).

Un primer modelo sobre el balance de las interacciones planta-planta positivas y negativas propone que la frecuencia de interacciones positivas en las comunidades debería aumentar con el aumento del estrés abiótico y de la presión de herbivoría (modelo conocido como "hipótesis de gradiente de estrés"; Bertness y Callaway 1994). La hipótesis detrás de esta predicción es que las interacciones positivas se vuelven evidentes cuando existen factores que limitan el crecimiento de las plantas y, por lo tanto, la intensidad de la competencia (Bertness y Callaway 1994). En ambientes áridos, los efectos positivos parecen superar a los efectos negativos ejercidos por las plantas nodriza, lo que explicaría al menos parte de la asociación espacial entre plantas en tales ambientes (Flores y Jurado 2003; Brooker et al. 2008). En ambientes más húmedos con baja presión de herbivoría, la competencia sería la interacción preponderante entre plantas (Bertness y Callaway 1994).

La importancia relativa de la facilitación planta-planta puede también depender de otros factores, como el tipo de estrés (e.g. causado por un recurso o por un regulador) y las características de las especies interactuantes (Maestre et al. 2009; He et al. 2013). En particular, se ha encontrado que especies estrés-tolerantes son frecuentemente facilitadoras, mientras que especies competitivas (o estrés-intolerantes) son más probables de ser las beneficiadas (ver citas en Maestre et al. 2009; He et al. 2012). Este patrón estaría reflejando la interacción entre la superposición funcional en la captura de los recursos y la habilidad competitiva de las especies interactuantes (Maestre et al. 2009, cf. Aarssen y Keogh 2002). Sin embargo, la mayoría de los trabajos en el tema consideran a la funcionalidad de las especies cualitativamente (i.e. como grupos funcionales) y es aún muy poco lo que se sabe de la relación entre atributos funcionales cuantitativos y el balance entre interacciones positivas y negativas (Schöb et al. 2013; Soliveres et al. 2015). En realidad, y a pesar de que la ecología funcional lleva ya décadas de trabajo, es sorprendentemente poca la información que existe acerca de la relación entre la abundancia de las especies en el campo y sus atributos, medidos en términos cuantitativos (Cornwell y Ackerly 2010; Bernard-Verdier et al. 2012; Laliberté et al. 2012).

En este capítulo exploramos el efecto de la interacción entre los arbustos dominantes, el ganado (cabras y caballos), la estación del año y los atributos funcionales de las especies anuales sobre la abundancia en el campo de tales especies. El balance hídrico en nuestro sitio de estudio parece ser más favorable en verano que en invierno

(*Capítulo 2*), por lo que esperamos que la abundancia de las anuales sea mayor en verano que en invierno. Si la competencia por recursos es importante y está ligada a la abundancia de plantas, entonces esperamos que el efecto facilitador de los arbustos sobre la comunidad de anuales sea más evidente en invierno que en verano. Alternativamente, si el estrés térmico es importante, el efecto facilitador de los arbustos podrá ser más evidente en invierno o en verano, lo cual va a depender de la sensibilidad de las plantas invernales al estrés por frío y de la sensibilidad de las estivales al estrés por calor. Finalmente, esperamos que el efecto facilitador de los arbustos covaríe positivamente con atributos funcionales relacionados con la velocidad de crecimiento y la habilidad competitiva (como el área foliar específica) y negativamente con atributos relacionados con la eficiencia en el uso de los recursos del suelo (como el contenido de materia seca foliar) (ver e.g. Vendramini et al. 2002; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Objetivo Evaluar la interacción entre los arbustos dominantes, el ganado, la estación del año y los atributos funcionales sobre la abundancia de las especies anuales en el campo.

Hipótesis Los arbustos establecidos facilitan el establecimiento de plantas cuando el estrés abiótico y/o la herbivoría limitan el crecimiento y la supervivencia de las plantas. En particular, el estrés abiótico es más intenso en invierno, cuando el balance hídrico es menos favorable en comparación con el verano. Las especies más sensibles a estos factores limitantes son especialmente beneficiadas por la presencia de arbustos.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Colección de datos

Instalamos en el campo 20 parcelas de 10 x 10 m alambradas para excluir al ganado doméstico presente en el lugar (cabras y caballos). Dispusimos cada una de estas clausuras de modo tal que incluyera un arbusto de *Bulnesia retama* y una zona aledaña sin arbustos, micrositios llamados en adelante como “canopeo” e “inter-canopeo” respectivamente (Figura 5.1). Además, seleccionamos áreas de 10 x 10 m cercanas a cada una de las clausuras de modo tal que contuvieran un micrositio de canopeo y uno de inter-canopeo (i.e. parcelas de sometidas al efecto del ganado). Todas estas parcelas se distribuyeron en un área de unas 17 hectáreas (*Capítulo 2*). El diseño resultante es de parcelas divididas (ver e.g. Potvin 2001), en el cual la exclusión de ganado es el factor principal (o de parcela) y el tipo de micrositio el factor subordinado (o de sub-parcela), con 20 réplicas para cada combinación de factores. En cada micrositio seleccionado instalamos una parcela de 50 x 50 cm (i.e. marco; figura 5.1) y en cada una de ellas contamos el número de plantas por especie. Visitamos los marcos en 18 oportunidades, cubriendo 3 estaciones de crecimiento (Cuadro 5.1). Las visitas fueron realizadas luego de los eventos de lluvia, de modo tal de hacer un seguimiento lo más frecuente posible de las cohortes emergidas en el campo.

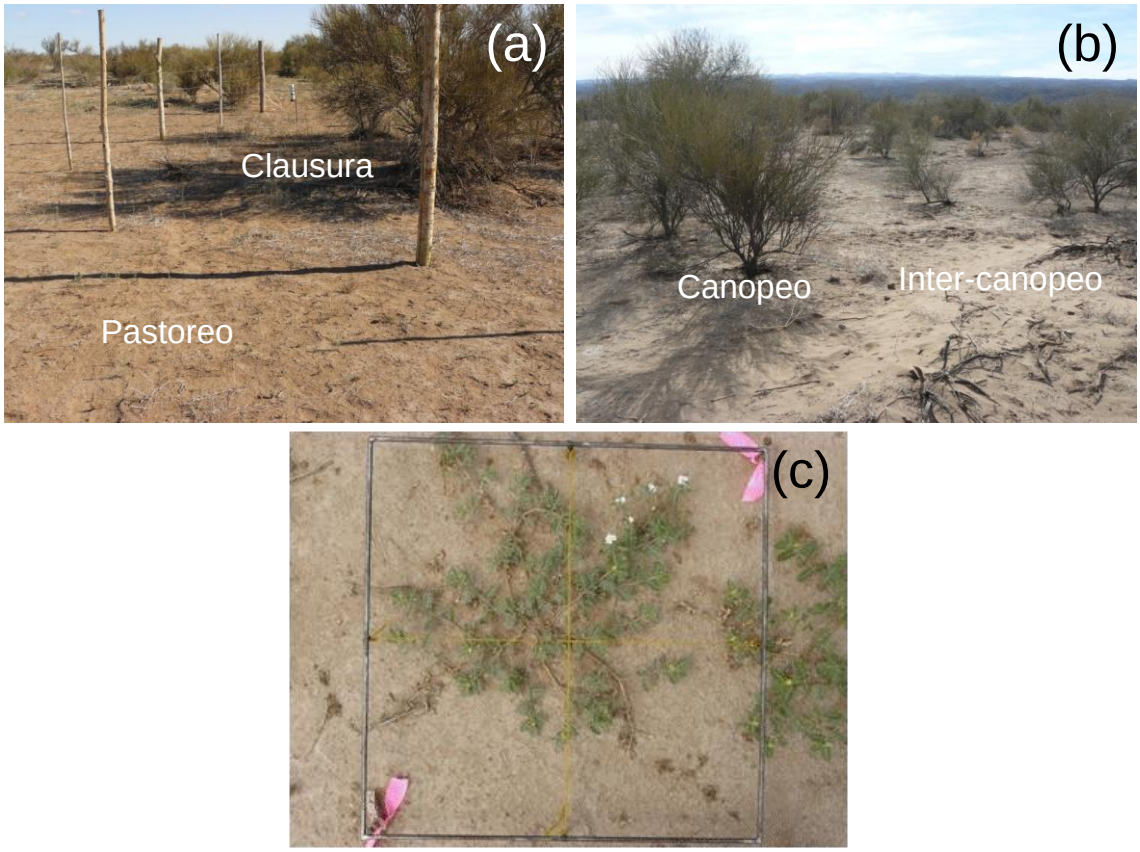


Figura 5.1. Nuestro diseño experimental combinó dos factores: "exclusión de ganado" (clausura y pastoreo) y "micrositio" (canopeo e inter-canopeo), este último anidado en el primero. En cada unidad experimental se instaló un maco de 50 x 50 cm donde contamos los individuos de todas las especies.

5.2.2 Análisis de datos

Realizamos análisis univariados para describir la variación espacio-temporal de la densidad de cada una de las especies en la comunidad. Para ello utilizamos el método propuesto por (Ulm 1990), el cual se basa en la relación teórica entre las distribuciones Poisson y Chi^2. Este método es equivalente a una prueba *t* entre dos muestras, aunque está específicamente diseñado para datos de conteo. A diferencia de una regresión Poisson, permite estimar intervalos de confianza para todos los promedios observados en un conjunto de datos, incluyendo aquellas situaciones para las que el valor promedio es cero (e.g. Rolhauser et al. 2013). Utilizamos este método para comparar, para cada especie por separado, (i) la densidad promedio entre tipos de micrositio (canopeo vs. inter-canopeo) en cada una de las 18 visitas y (ii) la densidad promedio de todo el período de observación entre tipos de micrositio, (iii) entre estaciones del año (verano, de diciembre a abril, vs. invierno, los meses restantes) y (iv) entre niveles de exclusión de ganado ("clausura" vs. "pastoreo").

Condujimos un análisis de componentes principales con el propósito de visualizar las afinidades y diferencias de la composición florística de la comunidad de anuales (obligadas y facultativas) entre combinaciones de tipo de micrositio y exclusión de ganado (Borcard et al. 2011). Para este análisis disminuimos la complejidad temporal del conjunto de datos al calcular, para cada especie anual en cada marco, la densidad máxima en verano (de diciembre a abril) y en invierno (meses restantes) en cada año.

En adelante, llamaremos a esta variable como "densidad máxima". Como resultado, obtuvimos una tabla de 43 especies anuales por 480 observaciones, las que resultan de la combinación de 2 tipos de micrositio x 2 niveles de exclusión de ganado x 20 réplicas x 2 estaciones x 3 años. Las celdas de esta matriz contuvieron valores del logaritmo de densidad máxima más uno. Además, utilizamos esta matriz de datos para comparar la composición florística entre tipos de micrositio, niveles de exclusión de ganado y estaciones del año mediante el procedimiento de permutaciones de respuestas múltiples (conocido como MRPP, McCune y Mefford 1999) basado en la distancia euclidiana. Este procedimiento compara la distancia promedio en el espacio multidimensional de las especies (usualmente llamada "delta") dentro de grupos de observaciones formados *a priori*, con la distancia dentro de grupos conformados al azar mediante permutaciones. Luego, un valor *p* es calculado como la proporción de permutaciones en las que el delta fue menor que el observado.

De manera similar a lo realizado en el *Capítulo 4*, comparamos el logaritmo de la densidad máxima *total* (más uno) y de la riqueza de especies anuales por marco (más uno) entre tipos de micrositio, niveles de exclusión de ganado y estaciones del año usando modelos de regresión lineal mixtos (ver e.g. Jiang 2007). La densidad máxima total es la suma de las densidades máximas de todas las especies anuales en la matriz de 43 especies por 480 observaciones. Ajustamos los modelos mixtos mediante la rutina `lme` del paquete `nlme` de R (Pinheiro et al. 2014). Los residuos de ambas variables respuesta (ln de la densidad +1 y de la riqueza +1) no se apartaron sensiblemente de la normalidad. Evaluamos la interacción entre tipo de micrositio, niveles de exclusión de ganado y estaciones del año modelando a estos factores como efectos fijos. La estructura de los datos fue modelada en los efectos aleatorios del modelo con la siguiente jerarquía: Año/Parcela/Sub-parcela/Marco.

Luego, analizamos la relación entre la abundancia de las especies anuales y sus atributos funcionales en relación con la estación del año, el tipo de micrositio y el ganado. Para tal fin, utilizamos una combinación de pruebas estadísticas relativamente sencillas. Para estos análisis, disminuimos al máximo la complejidad temporal del conjunto de datos al calcular, para cada especie en cada una de las combinaciones entre tipo de micrositio y nivel de exclusión de ganado, la densidad máxima anual promedio (i.e. el promedio entre 2010, 2011 y 2012 en la matriz de 50 especies por 480 observaciones). Esta variable muestra cuán abundante llegó a ser cada una de las especies, en promedio, dentro de un año. Luego calculamos, para cada especie, el logaritmo del cociente entre la densidad máxima anual promedio (más uno) en los canopeos y en los inter-canopeos [abreviado como ln(Canopeo/Inter)] para cada uno de los niveles de exclusión de ganado. Esta última variable cuantifica la asociación entre las especies relevadas y los arbustos de *Bulnesia* (los valores >0 indican asociación positiva y los <0 negativa) y es utilizada aquí como indicadora del posible efecto facilitador de estos arbustos.

Primero comparamos el ln(Canopeo/Inter) entre niveles de exclusión de ganado para las especies invernales y para las estivales por separado (ver clasificación de especies en el cuadro 5.1) mediante una prueba *t* apareada por especies. Con esta prueba evaluamos si el efecto facilitador de *Bulnesia* varía con la estación del año. Además, comparamos el ln(Canopeo/Inter) entre especies invernales y estivales dentro de cada nivel de exclusión de ganado mediante una prueba *t* para varianzas desiguales. Con esta prueba evaluamos si el efecto facilitador de *Bulnesia* es afectado por el ganado.

También analizamos la relación entre el ln(Canopeo/Inter) y 8 atributos funcionales de 16 especies invernales y 17 estivales (i.e. todas las especies con densidad >0 para las que contamos con datos de tales atributos) mediante regresiones polinómicas de segundo grado (cf. *Capítulos 6* y *7*). De esta manera avaluamos si las relaciones entre el ln(Canopeo/Inter) y los atributos son rectilíneas o curvilíneas (con un máximo o un mínimo). Los atributos evaluados fueron: altura máxima de las plantas, tamaño de hoja, área foliar específica, contenido de materia seca foliar, forma foliar, largo radical específico, volumen radical específico y peso de semillas (*Capítulo 3*). Los datos de estos atributos fueron transformados por el logaritmo antes del análisis. Del mismo modo que Herben y Goldberg (2014), incluimos en el análisis a dos atributos funcionales "compuestos", calculados para cada gremio de especies (invernales y estivales) por separado. Estos atributos compuestos fueron los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales basado en los ocho atributos simples transformados por el logaritmo. Realizamos el mismo tipo de análisis para el logaritmo del cociente entre la densidad máxima anual promedio (más uno) en pastoreo y en clausura [abreviado como ln(pastoreo/clausura)]. Para tal fin, promediamos las densidades en canopeo e inter-canopeo para cada nivel de exclusión de ganado.

5.3 Resultados

En total, contamos 54439 plantas clasificadas en 50 especies (Cuadro 5.1). La gran mayoría de estas plantas (>96% en promedio) fueron de especies anuales obligadas y facultativas, mientras que las restantes fueron pastos perennes (*Setaria*, *Chloris* y *Cottea*), hierbas perennes (*Heliotropium*) y plántulas de leñosas (*Lycium*, *Bulnesia* y *Prosopis*) (Cuadro 5.1). Entre las especies anuales, 20 se establecieron principalmente en la estación fría o "invierno" (mayo a noviembre) y 23 en la estación cálida o "verano" (diciembre a abril) (Cuadro 5.1). La composición florística de la comunidad de anuales difirió significativamente entre tipos de micrositio y estaciones del año, pero no entre niveles de exclusión de ganado (Figura 5.2, cuadro 5.2). El primer componente principal separó las visitas de verano de las de invierno, mientras que el segundo separó a los canopeos de los inter-canopeos (Figura 5.2). Si bien el MRPP no detectó efectos notorios del ganado sobre la composición florística, algunas especies fueron más abundantes en las clausuras que fuera de éstas (como *Bowlesia* en invierno y *Amaranthus standleyanus* en verano), mientras que otras siguieron el patrón inverso (como *Chenopodium* en invierno y *Bouteloua aristidoides* en verano) (Cuadro 5.1).

Las especies anuales nativas fueron generalmente más abundantes que las exóticas en invierno y viceversa en verano (Cuadro 5.1). Las excepciones a esta regla se deben principalmente a la superposición temporal en algunos años de especies invernales y estivales (como en abril de 2011) y a la germinación temprana de *Tribulus terrestris* (i.e. la exótica más abundante) luego de inusuales lluvias primaverales (como en septiembre de 2012). Las especies anuales nativas fueron en total más abundantes en canopeo que en inter-canopeo y en clausura que en pastoreo, mientras que encontramos el patrón inverso para las anuales exóticas (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1. Densidad promedio (expresada por m^2) de todas las especies establecidas en 18 momentos entre 2010 y 2013 en un desierto del Monte central. Los valores mostrados para cada combinación de fecha y especie corresponden al promedio de las densidades en dos tipos de micrositio (canopeo e inter-canopeo) y dos niveles de exclusión de ganado (clausura y pastoreo). El sombreado gris oscuro indica densidad significativamente superior en los micrositios de canopeo, mientras que el sombreado gris claro indica densidad significativamente superior en los inter-canopeos. En la columna "Est" se indica la estación del año en la cual se registró la mayor densidad promedio (i.e. a lo largo de todas las fechas) para cada especie (p<0,05); Ver: de diciembre a abril, Inv: meses restantes. En la columna "Mic" se indica para cada especie si la densidad promedio fue significativamente mayor (p<0,05) en uno u otro tipo de micrositio. En la columna "Gan" se indica para cada especie si la densidad promedio fue significativamente mayor (p<0,05) en las clausuras (C) o en pastoreo (P). *Descurainia* sp. es un complejo de *D. argentina* y *D. appendiculata*. Hab: hábito (A, anual; P, perenne); *especie anual facultativa. Se subrayan las especies exóticas.

Especie	Hab.	Ago-2010	Sep-2010	Nov-2010	Dic-2010	Feb-2011	Abr-2011	Jun-2011	Ago-2011	Nov-2011	Dic-2011	Feb-2012	Abr-2012	Sep-2012	Oct-2012	Nov-2012	Dic-2012	Feb-2013	Abr-2013	Est	Mic	Gan
Bowlesia incana	A	7,5	1,8				2,0	2,2	0,9	0,1				3,9	0,3					Inv	Can	C
Descurainia sp.	A	2,3	2,5	2,5			5,0	4,4	4,1	2,3	0,1				27,6	3,8	0,1	0,1	0,3	Inv	Can	C
Phacelia artemisioides	A	7,3	6,7	6,5			6,0	7,1	5,7	3,7				6,6	4,1	1,8				Inv	Can	C
Chenopodium papulosum	A	18,6	18,7	17,0	4,8	0,7	0,4	0,5	0,1	0,1	6,6	2,2	0,1	1,1	7,6	6,7	2,1			Inv	Can	P
Gamochaeta filaginea	A*							0,2	0,2	0,1	0,1									Inv	Can	P
Lappula redowskii	A	4,4	3,7	3,7			0,7	1,0	0,9	0,8					0,7	0,4				Inv	Can	P
Parthenium hysterophorus	A				0,2	0,2	0,2	0,2			0,3	0,3		58,9	0,1	0,2		4,6	3,3	Inv	Can	P
Schismus barbatus	A	17,0	15,8	15,7	0,4	0,2	8,6	13,3	12,0	4,7	4,1	1,6		18,5	29,4	19,9		3,4	1,8	Inv	Can	P
Cryptantha diffusa	A	1,5	1,4	1,0				0,2			0,1				0,6	0,5				Inv	Can	ns
Lepidium myrianthum	A	15,2	15,1	14,3			11,8	13,5	11,5	8,3	0,7			2,9	2,4	1,1				Inv	Can	ns
Parietaria debilis	A						0,2	0,2						0,4						Inv	Can	ns
Sisymbrium irio	A	0,8	0,8	0,7			0,2	0,1	0,1						0,3	0,3				Inv	Can	ns
Gnaphalium aff. *badium*	A*							0,1	0,1	0,1										Inv	ns	P
Nama undulatum	A							2,7	2,3	1,9	1,4									Inv	ns	P
Plantago patagonica	A	0,1	0,1						0,2	0,1					0,2	0,2				Inv	ns	P
Laennecia sophiifolia	A														0,2					Inv	ns	ns
Lecanophora ecristata	A	0,2	0,1	0,1											0,1	0,1				Inv	ns	ns
Sphaeralcea miniata	A*	2,0	2,4	1,5	0,1	0,2	3,3	4,5	4,1	3,1	2,9	1,7	0,5	3,0	2,2	0,8	0,3	6,6	5,4	Inv	Inter	ns
Senecio leucostachys	A*?/P	0,2	0,3	0,2																Inv	ns	ns
Senecio pinnatus	A*?/P	0,1	0,1																	ns	ns	ns
Lycium ciliatum	P	1,2												0,5	1,3	1,3	1,1	1,0	0,7	Inv	Can	C

Cuadro 5.1. Continuación (especies estivales).

Especie	Hab	Ago-2010	Sep-2010	Nov-2010	Dic-2010	Feb-2011	Abr-2011	Jun-2011	Ago-2011	Nov-2011	Dic-2011	Feb-2012	Abr-2012	Sep-2012	Oct-2012	Nov-2012	Dic-2012	Feb-2013	Abr-2013	Est	Mic	Gan
Allionia incarnata	A*				12,1	0,8	0,4	0,2			18,8	8,5			0,5	0,5	0,2	11,6	8,7	Ver	Can	C
Amaranthus standleyanus	A				22,8	4,4	2,3	0,2			41,5	18,6		1,1	3,4	0,6		45,7	29,5	Ver	Can	C
Boerhavia diffusa	A*				3,4	6,7	2,6	0,2		0,1	43,3	23,9		0,1	1,3	2,5	0,4	25,9	14,8	Ver	Can	C
Kallstroemia tribuloides	A				0,4	0,2												0,1	0,1	Ver	Can	C
Sclerophylax arnotii	A	1,3	0,8	0,1	61,3	6,8	0,2	0,3			18,6	1,3		3,5	4,7	1,5		59,9	28,8	Ver	Can	C
Verbesina encelioides	A				0,7	0,1					0,1									Ver	Can	C
Euphorbia catamarcensis	A				0,7		0,1				2,6	1,0		0,2	0,2	0,1		5,4	4,6	Ver	Can	P
Flaveria bidentis	A										0,5	0,2			0,1			4,5	3,4	Ver	Can	P
Portulaca grandiflora	A				0,1	0,1	0,1				0,4	0,3		0,1	0,2	0,2	0,1	0,4	0,2	Ver	Can	P
Sphaeralcea sp.	A*										0,1	0,1	0,1							Ver	Can	P
Solanum euacanthum	A					0,7	0,1				0,1			0,1				0,3	0,2	Ver	Can	ns
Bouteloua barbata	A					0,1	0,1				0,1	0,1						0,2	0,1	Ver	ns	P
Gomphrena martiana	A				6,2	3,6	1,7				49,1	30,5		39,0	13,2	5,9	2,2	33,1	8,0	Ver	ns	P
Munroa mendocina	A				39,3	11,0	1,5	0,6			28,5	3,1		6,0	5,6	5,0	0,1	2,8	1,3	Ver	Inter	C
Bouteloua aristidoides	A					0,2	0,1	0,1			8,1	3,5			8,4	0,7		31,9	16,3	Ver	Inter	P
Portulaca oleracea	A										1,6	0,9			1,7	0,8		6,8	5,1	Ver	Inter	P
Tribulus terrestris	A				202,1	45,5	2,1				299,0	50,0		132,1	75,7	45,6	2,5	168,0	52,6	Ver	Inter	P
Amaranthus persimilis	A										0,1									ns	ns	ns
Gomphrena mendocina	A					0,1	0,1	0,1										0,1	0,1	ns	ns	ns
Ibicella parodii	A																		0,1	ns	ns	ns
Mirabilis ovata	A*										0,1	0,1								ns	ns	ns
Oenothera mendocinensis	A*										0,1									ns	ns	ns
Portulaca echinosperma	A										0,1	0,1								ns	ns	ns
Bulnesia retama	P	0,1			0,1		0,2				0,5	1,3		0,3	0,4	0,2	0,1	6,8	5,7	Ver	Can	C
Setaria mendocina	P											0,1	0,1		0,2				2,5	Ver	Can	C
Chloris castilloniana	P										0,5	0,2								Ver	Can	P
Cottea pappophoroides	P					0,1	0,1				0,8	0,4		0,2	0,2	0,5		1,3	1,0	Ver	Can	P
Heliotropium mendocinum	P				8,7	1,7	1,8	0,8		2,0	3,3	0,7			3,2	2,7		4,1	2,2	Ver	Inter	P
Prosopis flexuosa	P													0,1				0,5	0,3	Ver	Inter	P
Total ANUALES		78.0	69.8	63.0	354.3	81.2	49.2	51.4	41.9	24.9	528.1	147.4	0.6	277.3	190.2	98.6	7.8	410.9	184.2	Ver	Can	P
Total anuales NATIVAS		60.3	53.3	46.6	148.5	28.8	35.7	37.6	29.8	20.2	180.2	71.1	0.6	126.2	81.9	29.6	4.9	206.9	110.0	Ver	Can	C
Total anuales EXOTICAS		17.8	16.5	16.4	205.8	52.4	13.5	13.8	12.1	4.7	347.9	76.4		151.1	108.3	69.0	2.9	204.0	74.2	Ver	Inter	P
TOTAL		79.2	69.8	63.0	363.1	82.9	51.2	52.1	41.9	26.9	533.2	149.9	0.7	278.4	195.3	103.2	9.0	424.6	196.5	Ver	Can	P

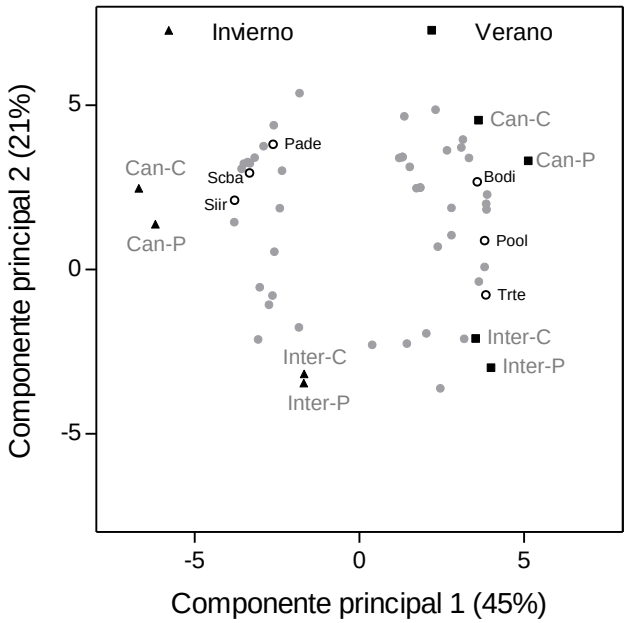


Figura 5.2. Análisis de componentes principales realizado a partir de la densidad máxima [transformada por ln(+1)] de las 43 especies anuales encontradas en dos tipos del micrositio (Can: canopeo, Inter: inter-canopeo), dos niveles de exclusión de ganado (C: clausura, P: pastoreo) y dos estaciones del año (Verano: diciembre-abril, Invierno: mayo-noviembre) en un desierto del Monte central. Los símbolos cuadrados y triangulares representan los centroides de las combinaciones entre los tres factores, mientras que los cículos corresponden a las especies (las nativas representadas por círculos grises y las exóticas por círculos vacíos).

Cuadro 5.2. Resumen del procedimiento de permutaciones de respuestas múltiples (MRPP) utilizado para comparar la composición florística de la comunidad de anuales entre tipos de micrositio, niveles de exclusión de ganado y estaciones del año. El valor *p* de cada comparación fue calculado a partir de 999 permutaciones.

Factor	**Delta observado**	**Delta esperado**	**n**	**valor *p***
Tipo de micrositio (Canopeo vs. inter-canopeo)	6,373	6,464	480	0,001
Exclusión de ganado (Clausura vs. pastoreo)	6,463	6,464	480	0,304
Estación (Invierno vs. verano)	6,207	6,464	480	0,001

La densidad máxima total de especies anuales dependió significativamente de la interacción entre el tipo de micrositio y la estación del año, mientras que no fue afectada significativamente por el nivel de pastoreo (Cuadro 5.3). La densidad máxima total fue significativamente mayor en canopeo que en inter-canopeo solamente en invierno, mientras que no hubo diferencias significativas entre micrositios en verano, cuando la densidad fue la más alta (Figura 5.3a). Al igual que el promedio, la varianza espacio-

temporal de la densidad máxima total dependió de la interacción entre tipo de micrositio y estación del año (Cuadro 5.3): fue mayor en los inter-canopeos que en los canopeos, pero esta diferencia fue más grande en invierno que en verano (Figura 5.3a).

Al igual que la densidad máxima total, la riqueza de especies anuales por muestra (marco de 50 x 50 cm) dependió significativamente de la interacción entre el tipo de micrositio y la estación del año, mientras que no fue afectada significativamente por el nivel de exclusión de ganado (Cuadro 5.4). La riqueza de especies fue significativamente mayor en canopeo que en inter-canopeo solamente en invierno, mientras que no hubo diferencias significativas entre micrositios en verano, cuando la riqueza fue máxima en promedio (Figura 5.3b). La varianza espacio-temporal de la riqueza también dependió de la interacción entre tipo de micrositio y estación del año (Cuadro 5.4): fue mayor en los inter-canopeos que en los canopeos, pero esta diferencia fue más grande en verano que en invierno (Figura 5.3b).

Cuadro 5.3. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de densidad máxima total de plantas anuales por muestra (i.e. la suma de los máximos de las 43 especies anuales encontradas en un desierto del Monte central; cuadro 5.1). La densidad máxima total fue transformada por el logaritmo natural (más uno) antes del análisis. En la parte superior del cuadro se comparan modelos que difieren en la estructura de varianzas de los efectos fijos (pero tienen la misma estructura de efectos fijos y aleatorios); se resalta en negrita el modelo de mejor ajuste (i.e. el modelo 3). En la parte inferior del cuadro se muestra el análisis de la "desvianza" (*deviance*) de tipo 3 (i.e. las inferencias no dependen del orden de los términos en el modelo) para los efectos fijos el modelo 3 y las estimaciones de variación (desvío estándar) para los efectos aleatorios. Vero: verosimilitud.

	Modelo	**GL**	**AIC**	**Log Vero**	**Contraste**	**Cociente Vero**	**valor *p***
1	Varianzas ≠ Micrositio x Ganado x Estación	20	1380	-670,06	1 vs 3	1,38	0,848
					1 vs 5	9,19	0,163
2	Varianzas ≠ Ganado x Estación	16	1381	-674,54			
3	**Varianzas ≠ Micrositio x Estación**	**16**	**1374**	**-670,75**	3 vs 5	7,81	0,020
4	Varianzas ≠ Micrositio x Ganado	16	1447	-707,43			
5	Varianzas ≠ Estación	14	1377	-674,66			
6	Varianzas ≠ Ganado	14	1445	-708,41			
7	Varianzas ≠ Micrositio	14	1443	-707,54			
8	Varianzas homogéneas	13	1443	-708,53	8 vs 3	75,56	<0,001

Modelo 3

Efectos fijos	**GL numerador**	**GL denominador**	**valor *F***	**valor *p***
Ordenada al origen	1	236	716,13	<,0001
Micrositio	1	118	0,44	0,507
Ganado	1	59	0,37	0,545
Estación	1	236	320,53	<,0001
Micrositio x Ganado	1	118	1,96	0,164
Micrositio x Estación	1	236	35,00	<,0001
Ganado x Estación	1	236	0,15	0,695
Micrositio x Ganado x Estación	1	236	0,85	0,356

Efectos aleatorios	**Desvío estándar**	**Observaciones**
Año	0,2619	3
Parcela (Año)	0,1547	60
Sub-parcela (Parcela (Año))	0,1555	120
Marco (Sub-parcela (Parcela (Año)))	0,0001	240
Residual	1,4838	480

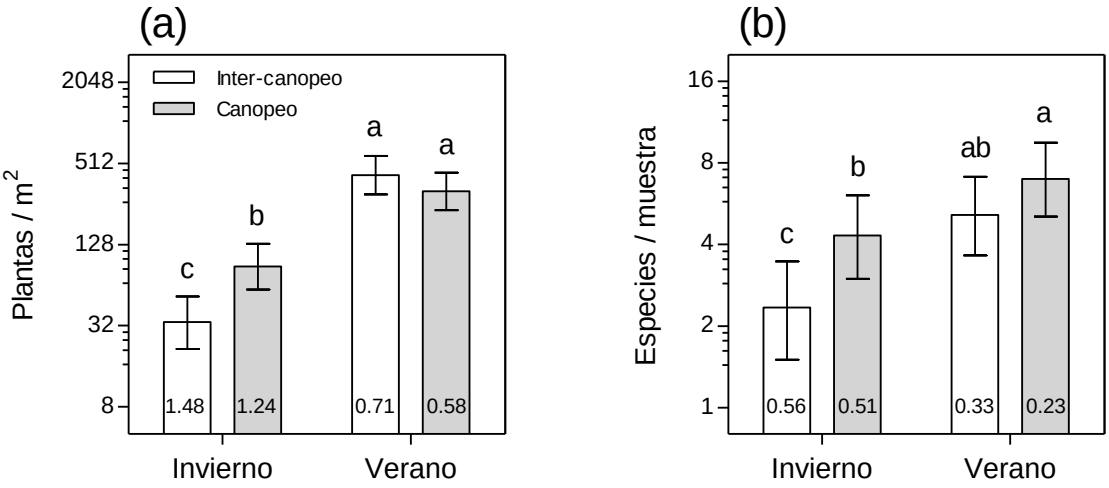


Figura 5.3. Densidad máxima total de plantas (a) y riqueza (b) de especies anuales por muestra en dos tipos de micrositio (canopeo e inter-canopeo) y en dos estaciones del año entre agosto de 2010 y abril de 2013 para un desierto del Monte central. La densidad máxima total es la suma de los máximos de las 43 especies anuales encontradas en el sitio de estudio. El muestreo se realizó en marcos de 50 x 50 cm. Las barras de dispersión son intervalos de confianza del 95% y letras sobre las barras indican diferencias significativas (p <0,05) entre las cuatro combinaciones de factores. Los números dentro de las barras son los desvíos estándar estimados para cada caso.

Cuadro 5.4. Resumen estadístico de un modelo de regresión lineal mixto ajustado a los datos de riqueza de especies anuales encontradas por muestra (marcos de 50 x 50 cm) en un desierto del Monte central. Otras leyendas como en el cuadro 5.3.

	Modelo	**GL**	**AIC**	**Log Vero**	**Contraste**	**Cociente Vero**	**valor *p***
1	Varianzas ≠ Micrositio x Ganado x Estación	20	579	-269,60	1 vs 3	4,77	0,312
					1 vs 5	17,15	0,009
2	Varianzas ≠ Ganado x Estación	16	588	-278,16			
3	**Varianzas ≠ Micrositio x Estación**	**16**	**576**	**-271,98**	3 vs 5	12,38	0,002
4	Varianzas ≠ Micrositio x Ganado	16	634	-301,15			
5	Varianzas ≠ Estación	14	584	-278,18			
6	Varianzas ≠ Ganado	14	640	-306,11			
7	Varianzas ≠ Micrositio	14	634	-303,19			
8	Varianzas homogéneas	13	638	-306,16	8 vs 3	68,35	<0,001

Modelo 3

Efectos fijos	**GL numerador**	**GL denominador**	**valor *F***	**valor *p***
Ordenada al origen	1	236	183,78	<0,001
Micrositio	1	118	104,60	<0,001
Ganado	1	59	0,95	0,334
Estación	1	236	160,46	<0,001
Micrositio x Ganado	1	118	3,04	0,084
Micrositio x Estación	1	236	6,48	0,012
Ganado x Estación	1	236	0,04	0,836
Micrositio x Ganado x Estación	1	236	0,21	0,649

Efectos aleatorios	**Desvío estándar**	**Observaciones**
Año	0,23802	3
Parcela (Año)	0,11859	60
Sub-parcela (Parcela (Año))	0,00003	120
Marco (Sub-parcela (Parcela (Año)))	0,09249	240
Residual	0,56191	480

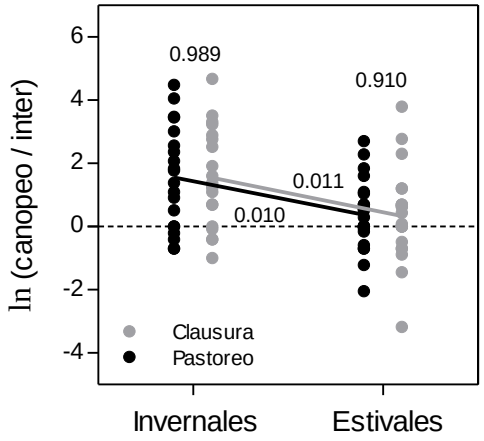


Figura 5.4. Logaritmo del cociente entre la densidad máxima anual promedio en canopeo y en inter-canopeo [ln(canopeo/inter)] de 20 especies anuales invernales y 23 estivales encontradas en un desierto del Monte central. Se muestran los valores *p* de las comparaciones entre niveles de exclusión de granado (clausura y pastoreo) y entre especies invernales y estivales dentro de cada nivel de exclusión de granado (las líneas continuas unen los promedios de cada grupo).

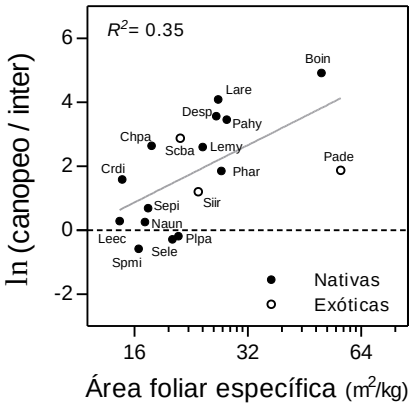
El efecto de los arbustos sobre la densidad de las especies anuales, medido por el ln(canopeo/inter), fue significativamente mayor en invierno que en verano, mientras que no fue afectado significativamente por el nivel de exclusión de granado (Figura 5.4). Es decir que la influencia de *Bulnesia* sobre la densidad de las especies fue en general más positiva en invierno que en verano, lo cual no fue afectado por el ganado. A pesar de esta tendencia general, la influencia de *Bulnesia* varió entre especies anuales: fue positiva para muchas, pero negativa para algunas otras (Figura 5.4). Entre las más favorecidas por los arbustos se encontraron *Bowlesia incana* en invierno y *Amaranthus standleyanus* en verano, mientras que entre más perjudicadas se encontraron *Sphaeralcea miniata* en invierno y *Bouteloua aristidoides* en verano (Cuadro 5.1).

Parte de la variación del ln(canopeo/inter) fue explicada por los atributos funcionales. Para las especies anuales invernales, el ln(canopeo/inter) estuvo solamente relacionado (positivamente) con el área foliar específica (AFE) (Figura 5.5). Los restantes atributos y los atributos compuestos (i.e. componentes principales) no mostraron efectos significativos (resultados no mostrados). Para el caso de las especies estivales, el ln(canopeo/inter) mostró una relación de óptimo (máximo) respecto del contenido de materia seca foliar (Figura 5.5). También estuvo negativamente relacionado con el índice de la forma de las hojas (FF) y positivamente con el volumen radical específico (VRE) (Figura 5.5). Además, el ln(canopeo/inter) de las estivales estuvo positivamente relacionado con un atributo compuesto (i.e. el componente principal 1), el cual está a su vez asociado con la FF y el VRE y sólo explicó el 28.7% de la variación de la variable respuesta (resultados no mostrados).

El efecto del ganado sobre la densidad de las especies anuales, medido por el ln(pastoreo/clausura), estuvo asociado con algunos de sus atributos funcionales. Para las especies invernales, el ln(pastoreo/clausura) estuvo positivamente relacionado con el contenido de materia seca foliar (CMSF) y negativamente con el VRE (Figura 5.6). Además, del ln(pastoreo/clausura) de las invernales estuvo positivamente relacionado con un atributo compuesto (i.e. el componente principal 1), el cual está a su vez asociado con el CMSF y el VRE y sólo explicó el 29,4% de la variación de la variable respuesta (resultados no mostrados). Para el caso de las especies estivales, el

ln(pastoreo/clausura) mostró una relación de óptimo (máximo) respecto del peso de las semillas (Figura 5.6). Los restantes atributos y los atributos compuestos (i.e. componentes principales) no mostraron efectos significativos (resultados no mostrados).

INVERNALES



ESTIVALES

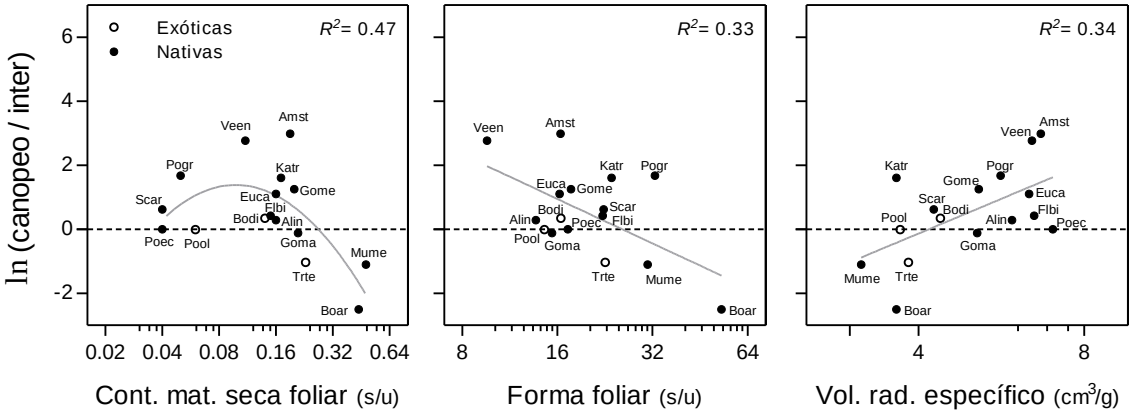
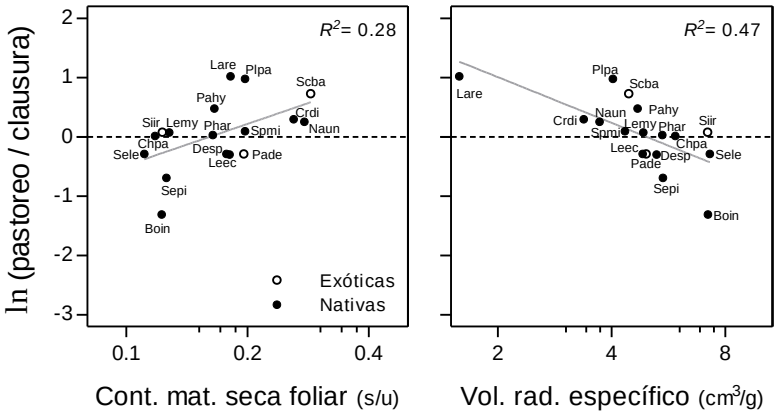


Figura 5.5. Relación entre el efecto de los arbustos (*Bulnesia retama*) sobre la densidad de las especies anuales [medido por el ln(canopeo/inter)] en un desierto del Monte central y los atributos funcionales de tales especies, clasificadas en dos gremios (invernales y estivales). Valores positivos del ln(canopeo/inter) indican efectos positivos de los arbutos, mientras que valores negativos indican efectos negativos. Mostramos únicamente los resultados de los atributos relacionados significativamente con el ln(canopeo/inter). Agregamos el R^2 y la línea (gris) predicha por el modelo de mejor ajuste. Los códigos de las especies son las dos primeras letras del género y del epíteto específico (nombres completos en el cuadro 5.1).

INVERNALES



ESTIVALES

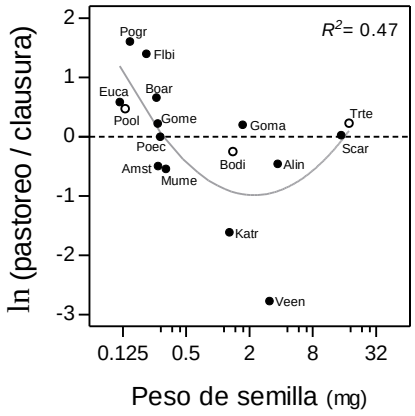


Figura 5.6. Relación entre el efecto del ganado (cabras y caballos) sobre la densidad de las especies anuales [medido por el ln(pastoreo/clausura)] en un desierto del Monte central y los atributos funcionales de tales especies, clasificadas en dos gremios (invernales y estivales). Valores positivos del ln(pastoreo/clausura) indican efectos positivos del ganado, mientras que valores negativos indican efectos negativos. Mostramos únicamente los resultados de los atributos relacionados significativamente con el ln(canopeo/inter). Agregamos el R^2 y la línea (gris) predicha por el modelo de mejor ajuste. Los códigos de las especies son las dos primeras letras del género y del epíteto específico (nombres completos en el cuadro 5.1).

5.4 Discusión

5.4.1 Relación entre densidad de plantas y riqueza de especies

Nuestros resultados indican que tanto la densidad de plantas como la riqueza de especies anuales fueron significativamente mayores en verano que en invierno. Esta correlación positiva entre densidad y riqueza puede tener dos explicaciones alternativas. Por un lado, es posible que la capacidad de carga de un sistema determine el número de individuos que éste puede contener y esto, a su vez, aumentaría la probabilidad encontrar un número mayor de especies. Esta visión probabilística es la que adopta la teoría neutral, compilada por Hubbell (2001). Si esto es así, el cociente plantas/especies debería ser similar entre ambas estaciones. Alternativamente, uno podría pensar que es la riqueza, posiblemente gobernada por limitantes filogenéticas, la que impone un techo a la densidad de plantas. El mecanismo invocado aquí sería que un mayor número de especies aumentaría la cantidad de recursos utilizados y, por lo tanto, la cantidad de individuos que pueden establecerse. Este último sería un punto de vista determinístico adoptado por la teoría de nicho (ver e.g. Chase y Leibold 2003). En este caso, el cociente plantas/especies debería ser mayor en invierno que en verano, i.e. unas pocas especies (con relación al verano) explotan todos los recurso que pueden, pero la densidad total está limitada porque no existen otras especies que exploten otros recursos.

En nuestro sitio de estudio, la densidad de plantas en verano fue aproximadamente el doble que en invierno (35271 vs 17899 plantas contadas totales; ver también figura 5.3a), mientras que el elenco de especies en verano fue solo 15% superior que en invierno (i.e. 23 vs 20 especies). Es decir que la relación plantas/especies en verano fue cercana 1533, mientras que fue 895 en invierno. En el contexto del marco anterior, nuestros resultados no parecen apoyar la hipótesis de que la densidad de plantas en invierno estuviera limitada por la riqueza de especies. Contrariamente, parecen indicar que otros factores estarían limitando la capacidad de carga del sistema en invierno, entre los que podemos citar el estrés hídrico (debido a extremas escasez de lluvias), el frío y una relativamente baja radiación solar. En verano, la mayor densidad de plantas podría haber determinado una mayor intensidad de la competencia, lo cual podría haber limitado la riqueza de especies.

5.4.2 Influencia de los arbustos y su interacción con los atributos de las especies

Tanto la densidad máxima promedio de plantas como la riqueza y la composición de especies anuales fueron sensiblemente afectadas por la presencia de los arbustos de *Bulnesia* y por su interacción con la estación del año, pero no parecieron ser afectadas por el nivel de exclusión de granado. Esta interacción se debió a que la densidad máxima total y la riqueza de especies fueron significativamente mayores en canopeo que en inter-canopeo solamente en invierno, mientras que no hubo diferencias significativas entre micrositios en verano, cuando ambas variables mostraron los valores más altos. Además, el logaritmo del cociente entre la densidad máxima en los canopeos y en los inter-canopeos (indicadora del efecto facilitador de estos arbustos) fue significativamente mayor en invierno que en verano, mientras que no fue afectado significativamente por el nivel de exclusión de granado. Por un lado, estos resultados indican que el pastoreo por cabras y caballos no tuvo un efecto global notorio en nuestro sitio de estudio (aunque sí existieron respuestas diferentes entre especies, ver sección 5.4.3). Esto pudo deberse a una carga animal efectiva muy baja en el sitio de estudio,

además de que la ventana de tiempo observada pudo no haber sido lo suficientemente grande como para detectar los posibles efectos del ganado. Por otro lado, sugieren que los arbustos facilitan el establecimiento de otras especies en invierno, pero que este efecto pierde importancia en verano. Esto es consistente con la hipótesis de gradiente de estrés, la cual propone que la importancia de la facilitación aumenta (dentro de ciertos rangos) con la intensidad del estrés (Bertness y Callaway 1994; Maestre et al. 2009). Para nuestro sistema, proponemos que los arbustos facilitan el establecimiento de plantas especialmente en invierno, cuando las condiciones para el crecimiento parecen ser menos favorables (por bajos niveles de precipitaciones, radiación y temperatura).

El efecto facilitador de los arbustos, medido por el ln(canopeo/inter), varió entre especies y parte de esta variación fue explicada por los atributos las especies. Para las especies invernales, el ln(canopeo/inter) estuvo positivamente correlacionado con el área foliar específica (AFE). Este atributo es un indicador inverso de la densidad de los tejidos foliares y de su costo de producción (i.e. a mayor AFE, menor costo), por lo que refleja un compromiso entre la conservación de recursos y la velocidad de crecimiento en presencia de recursos suficientes (Westoby et al. 2002; Grime 2006). Es decir que, en invierno, los arbustos facilitarían el establecimiento de especies adquisitivas o de rápido crecimiento (e.g. *Bowlesia* y *Parthenium*), mientras que tendrían un efecto neutro o ligeramente negativo sobre especies con estrategias más conservativas (e.g. *Sphaeralcea miniata* y *Plantago patagonica*).

Para el caso de las especies estivales, el ln(canopeo/inter) mostró una relación de óptimo (máximo) respecto del contenido de materia seca foliar (CMSF) y estuvo negativamente relacionado con la forma de las hojas (FF) y positivamente con el volumen radical específico (VRE). El CMSF refleja la dureza de las hojas o "esclerofilia", como opuesto de la "suculencia" (Vendramini et al. 2002) y es inversamente proporcional al área foliar específica (AFE) y al espesor y la densidad de las hojas (Vile et al. 2005). Las estructuras y mecanismos que permiten acumular agua en las hojas (e.g. tejido parenquimático grueso y baja densidad de estomas) limitan su capacidad fotosintética (Gibson 1996), lo que implica un compromiso entre conservación de agua y crecimiento (cf. Vendramini et al. 2002). La forma de las hojas es un atributo complejo cuyo significado adaptativo es difícil de determinar (Givnish y Vermeij 1976; Givnish 1987). Según Givnish (1987), la forma de la hoja responde al menos en parte a un compromiso entre la eficiencia en la disipación del calor (que aumenta con la forma) y los costos de construcción por unidad de área fotosintética (que también aumentan con la forma). El VRE (análogo la AFE) es un indicador inverso de la densidad de los tejidos radicales y de su costo de producción (i.e. mayor VRE, menor costo), por lo que refleja un compromiso entre la velocidad de crecimiento y la durabilidad de los tejidos, la resistencia a la herbivoría y la resistencia al embolismo (Eissenstat 1997; Wahl y Ryser 2000).

En conjunto, estos tres atributos (FF, VRE y CMSF) parecen delinear dos estrategias de las especies estivales que son contrastantes respecto de su sensibilidad a la presencia de *Bulnesia*. En un extremo estarían las especies más tolerantes a estrés hídrico y térmico, equipadas con hojas relativamente duras o esclerófilas con formas alargadas, lobuladas o compuestas (más eficientes para disipar el calor) y sistemas radicales con tejido denso y durable (capaz de mantener el flujo de agua a menores potenciales), como *Tribulus terrestris* y los dos pastos en el gremio, *Bouteloua aristidoides* y *Munroa mendocina*. En el otro extremo estarían las especies más adquisitivas, con hojas redondeadas y no demasiado suculentas (fotosintéticamente más eficientes) y sistemas radicales con tejido livianos y de rápido crecimiento, como

Amaranthus standleyanus y *Verbesina encelioides*. Es interesante notar que las especies con menor contenido de materia seca foliar (i.e. las más "suculentas" o "carnosas") parecen no haber sido tan beneficiadas por los arbustos de *Bulnesia* como aquéllas con CMSF intermedio. Esto sugiere una tercera estrategia en la comunidad, caracterizada por hojas tiernas pero relativamente carnosas, capaces de tolerar en cierta medida el estrés estival (e.g. *Sclerophylax arnotii*, *Portulaca oleracea* y *P. echinosperma*). Esta estrategia puede ser vista como una variante carnosa o suculenta dentro de la estrategia adquisitiva (ver también *Capítulo 6*). En resumen, los resultados sugieren que los arbustos facilitarían el establecimiento de especies incapaces de tolerar el estrés hídrico/térmico característico de los veranos sanjuaninos, mientras que tendrían un efecto neutro (o ligeramente positivo) sobre especies con hojas relativamente carnosas y negativo sobre las más esclerófilas.

5.4.3 Influencia del ganado y su interacción con los atributos de las especies

En invierno, el efecto del ganado estuvo positivamente asociado con el contenido de materia seca foliar (CMSF) y negativamente con el volumen radical específico (VRE). Es decir que parece haber promovido a especies posiblemente estrés-tolerantes (alto CMSF y bajo VRE) y perjudicado a aquéllas relativamente adquisitivas. En general, aunque no siempre, las especies de rápido crecimiento invierten menos recursos en defensas físicas o químicas contra herbívoros y son por lo tanto más consumidas (Bazzaz et al. 1987; Mole 1994; Koricheva 2002). Este compromiso puede generar dos estrategias de las plantas frente a la herbivoría: crecer (rebrotar) rápidamente luego de ser consumidas (i.e. "tolerancia") o evitar ser consumidas gracias a la inversión en defensas (i.e. "defensa") (e.g. Rosenthal y Kotanen 1994). Además, los herbívoros, especialmente los más grandes, pueden dañar severamente a las plantas aunque no las consuman (i.e. una interacción no trófica), mediante el pisoteo y otras actividades (e.g. Gillman y Ogden 2003; Rolhauser et al. 2011). Es probable que las hojas con mayor CMSF sean más resistentes a este tipo de daños físicos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Especulamos que, dado el tamaño pequeño de estas plantas anuales y el poco tiempo que tienen para vegetar, es probable que la estrategia de tolerancia (que involucra sobrevivir al consumo y/o al pisoteo y luego rebrotar) sea poco beneficiosa en comparación con la acumulación de defensas químicas y/o la formación de hojas duras o esclerófilas. Posiblemente, los atributos asociados con la tolerancia al estrés abiótico en el gremio de invernales también estén asociados, directa o indirectamente, con la resistencia a los herbívoros.

En verano, el ganado parece haber perjudicado a especies con semillas de tamaño intermedio, mientras que parece haber beneficiado especialmente a aquéllas con semillas chicas. El peso de semillas (PS) está generalmente correlacionado negativamente con la cantidad de semillas que una planta puede producir (especialmente si se corrige por el tamaño de las plantas), por lo que expresa un compromiso entre la probabilidad de arribo y ocupación de parches "vacíos" (que aumenta con la cantidad de semillas dispersadas) y la probabilidad de establecimiento exitoso frente a determinados peligros (que aumenta con el peso de las semillas) (Westoby et al. 2002). En este punto sería arriesgado aventurar alguna hipótesis que relacione directamente al PS con la sensibilidad al pastoreo. Por lo pronto, podemos decir que algunas de las especies que tienen PS intermedio y parecen ser más sensibles a la presencia de ganado (i.e. *Verbesina encelioides*, *Allionia incarnata* y *Amaranthus standleyanus*) son aparentemente adquisitivas y beneficiadas por los arbustos de *Bulnesia*. Posiblemente, el tamaño de las semillas en el gremio de estivales covaríe de

alguna forma compleja (e.g. no lineal) con la sensibilidad individual o poblacional al ganado.

5.4.4 Interacciones con el banco de semillas: consecuencias para la estructura de la vegetación

La abundancia de las especies establecidas en el campo puede estar relacionada con sus abundancias en el banco de semillas (Kemp 1989; Fenner y Thompson 2005). En esta sección relacionamos resultados del capítulo anterior sobre el banco de semillas (*Capítulo 4*) con los descriptos aquí, ambos expresados en términos del ln(canopeo/inter). La relación entre estas dos variables permite reconocer cuadrantes coincidentes con mecanismos contrastantes que podrían explicar la abundancia relativa de las especies en estos dos tipos de micrositio (Figura 5.7). Interpretamos los resultados en base al principio demográfico de que el número de individuos (plantas o semillas) en un sitio resulta del equilibrio entre el balance reproductivo *in situ* (i.e. nacimientos menos muertes) y el balance migratorio (i.e. inmigración menos emigración) (Harper 1977).

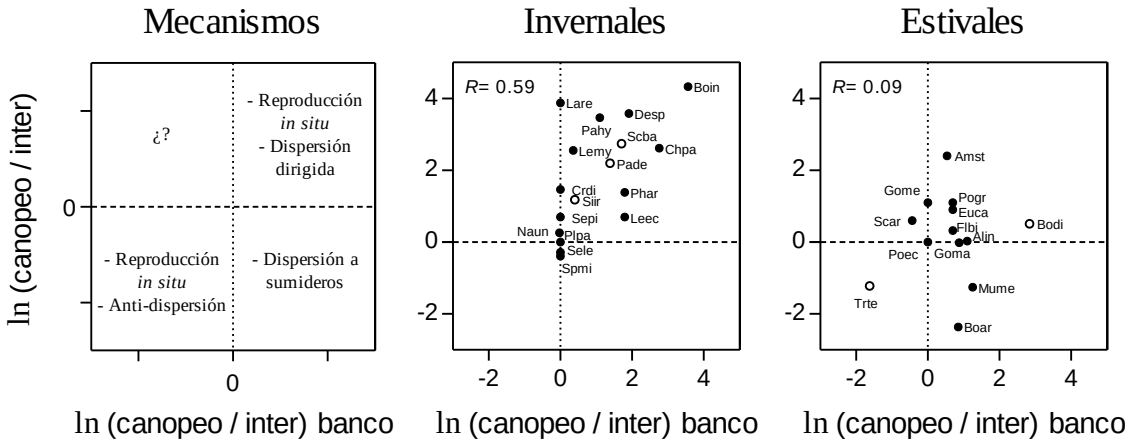


Figura 5.7. Esquema interpretativo de la relación entre la influencia de los arbustos sobre las plantas establecidas [medido por el ln(canopeo/inter)] y sobre el banco de semillas [medido por el ln(canopeo/inter) banco] (panel izquierdo) de especies anuales en un desierto del Monte central. Ver desarrollo del esquema en el texto principal. Los paneles central e izquierdo muestran los gráficos de dispersión para para las especies invernales y estivales respectivamente.

En este esquema, las especies que se encuentren en el cuadrante inferior izquierdo del gráfico tendrían balances reproductivos y migratorios positivos en los inter-canopeos. De acuerdo a lo discutido en la sección anterior, éstas serían especies de estrategia conservativa no beneficiadas por los arbustos de *Bulnesia*. Dada la alta intensidad de la redistribución de semillas por factores abióticos (viento y agua) de los inter-canopeos a los canopeos y otras trampas de semillas, su permanencia en los inter-canopeos se debería a mecanismos de anti-dispersión (*Capítulo 4*). Las especies en el otro extremo, en el cuadrante superior derecho, tendrían balances reproductivos y migratorios positivos en los canopeos, i.e. especies de estrategia adquisitiva

beneficiadas por los arbustos de *Bulnesia*. En este caso, la redistribución de semillas aportaría individuos a los generados *in situ* bajo condiciones ambientales aparentemente favorables, proceso conocido como "dispersión dirigida" (*sensu* Howe y Smallwood 1982). En cambio, las especies en el cuadrante inferior derecho mostrarían un conflicto entre dispersión y establecimiento (cf. Schupp 1995): fueron relativamente más abundantes en los inter-canopeos en el campo, pero no en el banco de semillas. En este caso, el viento y la escorrentía removerían semillas de especies con estrategia conservativa sin mecanismos de anti-dispersión desde los inter-canopeos a los canopeos, proceso que podemos llamar de "dispersión a sumideros" (ver e.g. Levin et al. 2003). En el cuadrante restante (el superior izquierdo), las especies serían relativamente más abundantes en canopeo en el campo y en los inter-canopeos en el banco de semillas, patrón que no podrían explicar los mecanismos citados más arriba. En cambio, un patrón de este tipo podría ser el resultado, entre otros factores, de (i) plasticidad fenotípica o variabilidad genotípica dentro de la especie que le permita un cambio en la "preferencia" ambiental dependiendo del tipo de año, en interacción con (ii) la dormición de semillas y su efecto *buffer* sobre la dinámica poblacional (e.g. Angert et al. 2009; Angert et al. 2010).

Las especies invernales, salvo caso marginales, se encontraron en el cuadrante superior derecho del esquema (Figura 5.7). Este patrón respalda la hipótesis de que las especies invernales son preponderantemente beneficiadas por los arbustos de *Bulnesia*, tanto en la dispersión como en el establecimiento de plantas. Es decir que los mecanismos demográficos de reproducción y migración redundarían, en inverno, en la formación y mantenimiento de la estructura de parches de la vegetación (cf. Aguiar y Sala 1999).

En verano, varias especies aparecen en el cuadrante superior derecho del esquema, las cuales presentan estrategias relativamente adquisitivas (cf. figuras 5.5 y 5.7). Sin embargo, existen excepciones interesantes. Por un lado, el caso de *Tribulus terrestris*, cuyas semillas (mericarpos) con apéndices espinosos le permitirían conservar su dominancia de los inter-canopeos (*Capítulo 4*). Por otro lado, *Munroa mendocina* y *Bouteloua aristidoides* son los únicos pastos anuales de verano registrados en la comunidad y, en nuestro esquema, aparecen claramente en el cuadrante de "dispersión a sumideros" (Figura 5.7). Las plantas de estas especies tienen atributos que les conferirían tolerancia al estrés hídrico/térmico estival (Sección 5.4.2). Sin embargo, sus semillas son relativamente grandes y/u oblongas (*Capítulo 4*) y pueden permanecer adheridas a sus glumas y páleas luego de la dispersión primaria (observación personal). Estos atributos de las semillas las harían relativamente más susceptibles de ser removidas y depositadas en trampas de semillas, como los arbustos de *Bulnesia* (*Capítulo 4*).

Un párrafo aparte merece *Sclerophylax arnotii*, que se ubicó en el cuadrante superior izquierdo (Figura 5.7). Ésta es una especie anual que puede vegetar tanto en invierno como en verano y, lo que es más interesante, ha aparecido asociada a los micrositios de canopeo en verano y a los inter-canopeos en invierno (Cuadro 5.1). También es importante notar aquí que *Sclerophylax* fue muy abundante en los inter-canopeos en el año previo al inicio de nuestro relevamiento, el cual fue relativamente lluvioso. Entonces, el aparente desacople en la distribución de las semillas y de las plantas establecidas de esta especie podría ser el resultado de un cambio en la "preferencia" ambiental dependiendo del año y la estacionalidad sumado al efecto *buffer* sobre la dinámica poblacional que produce la acumulación de semillas en el banco del suelo (cf. Angert et al. 2009; Angert et al. 2010).

5.4.5 Consecuencias para el proceso de invasión

Dos grupos de resultados de este capítulo aportan datos importantes para caracterizar y entender al proceso de invasión de especies anuales en el sitio de estudio. Primero, las especies nativas fueron más abundantes que las exóticas en invierno y viceversa en verano. Este patrón diferencial refleja fuertemente la distribución de la exótica estival *Tribulus terretris*, que es la especie más abundante en la comunidad de anuales. A su vez, la abundancia total de plantas y la diversidad de especies fueron menores en invierno que en verano, lo que atribuimos a condiciones ambientales menos favorables para el crecimiento (Sección 5.4.1). La mayor dominancia de especies exóticas aparentemente coincidente con un nivel de estrés ambiental menor es consistente con la teoría del equilibrio dinámico aplicada a las invasiones (Huston 2004). Esta teoría se basa en que la ocurrencia de especies dominantes (ya sean exóticas o nativas) está controlada por factores que limitan el crecimiento de las plantas y la intensidad de la competencia (ver también Alpert et al. 2000). Como puede verse, esta teoría es complementaria a la hipótesis de gradiente de estrés, propuesta desde la óptica de la importancia relativa de la facilitación (Bertness y Callaway 1994).

El segundo grupo de resultados muestra que las especies nativas fueron en total más abundantes en canopeo que en inter-canopeo y en clausura que en pastoreo, mientras que encontramos el patrón inverso para las exóticas. Por un lado, estos resultados muestran que los arbustos de *Bulnesia* funcionarían como sitios seguros para el establecimiento de la flora nativa (y parte de la exótica), lo que concuerda con nuestras observaciones anteriores (Rolhauser et al. 2013). Por otro lado, indican que el ganado, en total, perjudicó a las especies nativas y benefició a las exóticas. Esto concuerda con la hipótesis de que los disturbios favorecen a las invasiones cuando ocurren con una intensidad o frecuencia distinta a la histórica (Alpert et al. 2000). Para nuestro sitio de estudio, como para el resto de Argentina, sería relativamente seguro suponer que el pastoreo por cabras y caballos (con sus efectos tróficos y no-tróficos) es un disturbio relativamente reciente en la historia evolutiva de las especies (Milchunas et al. 1988). Por ejemplo, las especies nativas podrían ser más palatables y/o más sensibles al pisoteo que las exóticas.

Capítulo 6

Diferenciación funcional y abundancia en el campo de especies anuales nativas y exóticas

6.1 Introducción

El análisis del parecido funcional entre exóticas y nativas puede informarnos acerca de los mecanismos detrás del establecimiento exitoso o del fracaso de una especie exótica en una comunidad (Moles et al. 2008; van Kleunen et al. 2010a; Drenovsky et al. 2012). Es importante notar aquí que los daños ecológicos causados por las exóticas a nivel local dependen de su abundancia, más que de su presencia o ausencia (Parker et al. 1999). Como discutimos en el *Capítulo 5*, es aún muy poca la información que existe acerca de la relación entre la abundancia de las especies en el campo y sus atributos (Cornwell y Ackerly 2010; Bernard-Verdier et al. 2012; Laliberté et al. 2012; aunque ver Leishman y Murray 2001; Levine y Rees 2002; Pakeman et al. 2008). La relación entre la diferenciación funcional entre exóticas y nativas y la abundancia de las exóticas en el campo no es una excepción.

Existen, sin embargo, dos modelos particulares que generan predicciones cualitativas respecto de la relación entre diferencias de "nicho" y abundancia de especies en comunidades (i.e. Tilman 2004 y Sugihara 1980; Sugihara et al. 2003). Estos modelos fueron desarrollados para explicar la composición y estructura de comunidades en general y, en consecuencia, tienen potencial aplicación en el campo de las invasiones biológicas (cf. Davis et al. 2000; Shea y Chesson 2002; Huston 2004; Daleo et al. 2009). Ambos modelos coinciden con la hipótesis de "nicho vacante", según la cual los invasores exitosos serían aquéllos capaces de explotar recursos no utilizados por la comunidad residente (Elton 1958). A pesar de esta similitud entre los supuestos de los dos modelos, sus predicciones son opuestas.

El primer modelo, llamado "teoría de nicho estocástica", combina elementos determinísticos de la teoría de nicho y estocásticos de la teoría neutral (Tilman 2004). La principal hipótesis de este modelo es que la concordancia entre el ambiente y los atributos de las especies condiciona su éxito ecológico (i.e. pone un "techo" a su abundancia). Es decir que, en el equilibrio, las especies más abundantes son las más competitivas para las condiciones ambientales más frecuentes en el sistema (Tilman 2004). El modelo supone que las especies compiten por un único recurso, pero se diferencian en su tasa de crecimiento individual, la cual es una función Gaussiana (i.e. de óptimo) de la temperatura. Como puede verse, es un modelo pensado para plantas. Para Tilman (2004), las respuestas diferenciales a la temperatura representan diferencias de nicho. En base a estos supuestos, el modelo predice una relación negativa entre la abundancia de las especies residentes y su distancia o diferencia funcional al promedio de la comunidad, independientemente del signo de esta diferencia (Figura 6.1b; cf. figura 5 en Tilman 2004). De acuerdo al supuesto de nicho vacante, los recursos para las potenciales invasoras (i.e. especies nuevas en la comunidad) estarían disponibles con mayor probabilidad en el extremo del gradiente de distancia funcional. Esto implicaría que, para la teoría de nicho estocástica, sería muy poco probable que las invasoras fueran abundantes en comparación con las especies residentes (Figura 6.1b).

Hipótesis	**Hipótesis de jerarquías competitivas**	**Teoría de nicho estocástica**	**Modelo de jerarquías de nicho**
	Selección direccional	Selección estabilizadora	Selección disruptiva
Modelo estadístico	$A_i = a + b\ D_i$ **(1)**	$A_i = a - b\ D_i^2$ **(2)**	$A_i = a + b\ D_i^2$ **(2)**
		$A_i = a + b\ D_i - c\ D_i^2$ **(3)**	$A_i = a + b\ D_i + c\ D_i^2$ **(3)**

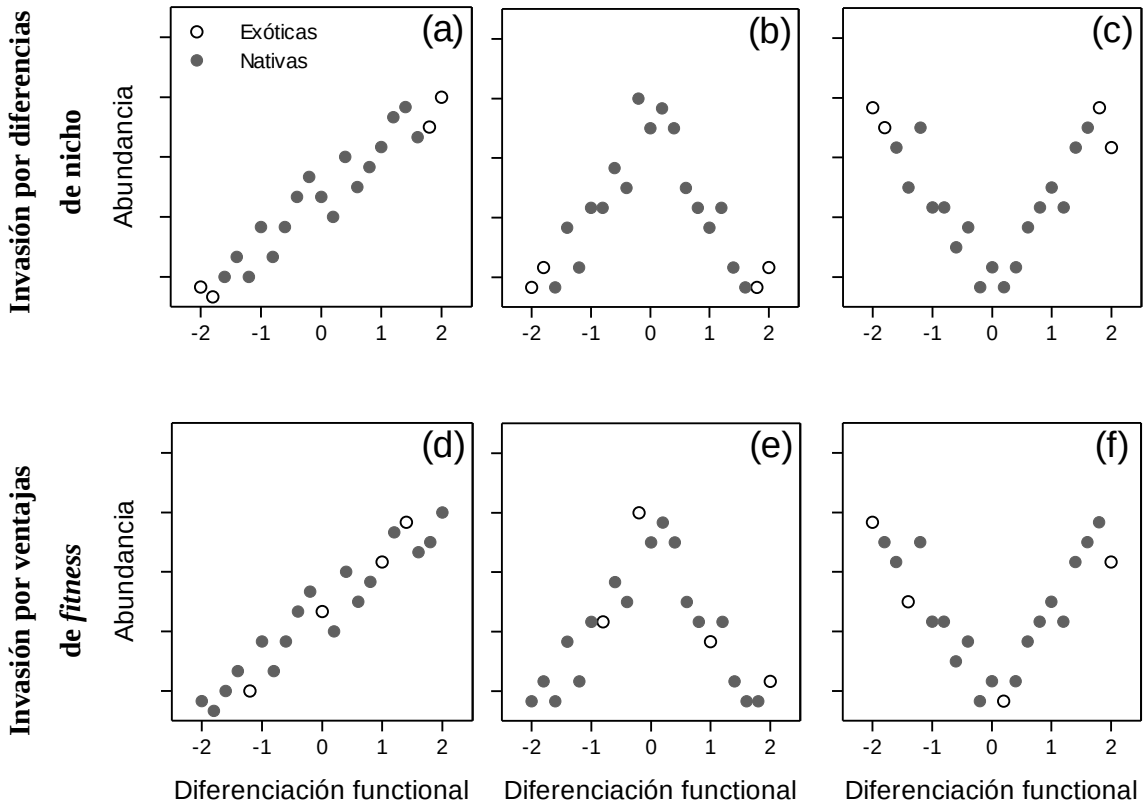


Figura 6.1. Predicciones de tres hipótesis que relacionan las diferencias funcionales respecto del promedio de la comunidad y la abundancia de las especies nativas y exóticas. Cada una de estas tres hipótesis coincide con un tipo de selección natural (cf. figura 7.2). Las exóticas pueden establecerse en la comunidad explotando los "nichos vacantes" en los extremos del gradiente funcional, i.e. a partir de "diferencias de nicho" respecto de las nativas. Además, las exóticas pueden invadir si igualan o superan competitivamente a las especies residentes que tienen nichos similares a ellas, i.e. a partir de "ventajas de *fitness*". Tambien mostramos la estructura genérica de los modelos de regresión propuestos aquí para evaluar cada hipótesis, donde A_i y D_i son la abundancia y la diferenciación funcional de la especie i, respectivamente. El modelo (1) detecta la presencia de selección direccional. El modelo (2) evalúa si existe selección puramente estabilizadora (signo **negativo** del término cuadrático) o puramente disruptiva (signo **positivo** del término cuadrático). El modelo (3) agrega un componente direccional al modelo (2) y por lo tanto sirve para evaluar si el valor óptimo del atributo (máximo o mínimo) está desplazado respecto del promedio de la comunidad. En el ejemplo de la ecuación del modelo (3), el componente direccional tiene pendiente positiva, pero también puede tener pendiente negativa.

El segundo modelo, llamado "modelo de jerarquías de nicho" se basa en la idea de que el éxito ecológico de las especies depende de la cantidad de recursos que comparten con el resto de la comunidad (Sugihara 1980; Sugihara et al. 2003). En este modelo, las distintas fuentes de recursos constituyen distintos nichos para las especies (aunque los

autores no ofrecen una definición taxativa del concepto de nicho). Sobre esta base, el modelo predice una relación positiva entre la abundancia de especies su distancia o diferencia funcional al promedio de la comunidad, independientemente del signo de esta diferencia (Figura 6.1c; cf. figura 1 en Sugihara et al. 2003). En este caso, las distancias funcionales se obtienen a partir de un dendrograma (i.e. una estructura jerárquica) de "superposición de nichos" (Sugihara 1980; Sugihara et al. 2003). El modelo de jerarquías de nicho y otros modelos de "prorrateo de recursos" (*resource apportionmen*t) fueron gestados dentro de la ecología de animales, organismos que pueden diferenciarse notablemente de acuerdo a los recursos que consumen (Southwood 1996). No obstante, existen algunos ejemplos entre las plantas que se ajustan a este caso, como el de las invasoras fijadoras de nitrógeno en las islas Hawaii, donde ese grupo funcional históricamente estaba ausente (Vitousek 1990). Es importante notar que la teoría de nicho estocástica y el modelo de jerarquías de nicho difieren en la relación predicha entre las distancias funcionales y el "techo" de abundancia posible para las especies, tanto nativas como exóticas: las especies abundantes son parecidas al promedio de la comunidad en el primer caso, mientras que son distintas en el segundo (Figuras 6.1b y 6.1c, respectivamente). También cabe notar que, bajo el modelo de jerarquías de nicho y de acuerdo al supuesto de nicho vacante, es posible que las invasoras fueran abundantes en comparación con las especies residentes (Figura 6.1c).

El establecimiento exitoso de una especie exótica y su posterior crecimiento poblacional no serían solamente posibles debido a la explotación de nichos vacantes. Invasiones exitosas podrían ocurrir cuando las especies exóticas pueden igualar o superar competitivamente a las especies residentes con nichos similares a los suyos (Ågren y Fagerström 1984; Shmida y Ellner 1984; Chesson 2000). Incluir a las diferencias de habilidad competitiva (o de *fitness*) de las especies en el marco conceptual permite reconocer que las especies exóticas pueden ser dominantes, si logran desplazar a la dominante anterior (MacDougall et al. 2009). Podemos extender este razonamiento y pensar que las exóticas podrían establecerse en cualquier porción del rango de similitudes de nicho, pero que la abundancia que pueden alcanzar estará limitada por la posición relativa en este rango. Es decir que, para ser abundantes, las invasoras deberían ser suficientemente similares al promedio de la comunidad en el marco de la teoría de nicho estocástica, mientras que deberían ser suficientemente distintas para lograrlo en el marco del modelo de jerarquías de nicho (Figuras 6.1e y 6.1f, respectivamente).

Si pensamos que la diferenciación funcional puede medirse a partir de un único atributo, todas estas predicciones pueden relacionarse con la teoría de selección natural. La selección natural es aquí entendida como la consecuencia de las diferencias en las probabilidades de supervivencia y reproducción de los individuos (i.e. los componentes del *fitness*) asociadas a las características fenotípicas de tales individuos (Lande y Arnold 1983; cf. Endler 1986). Como resultado de la selección ejercida por el ambiente local, algunas especies (y las características fenotípicas de sus individuos) serán más abundantes que otras dentro de la comunidad (Aarssen 1984; Keddy 1992a; Shipley 2010; Vellend 2010). Entiendo que la aplicación del concepto de selección natural a la ecología de comunidades pueda resultar chocante, por lo que quisiera hacer una aclaración. La selección natural opera sobre los fenotipos de los individuos y esto puede tener dos consecuencias. La primera es que, si consideramos solamente individuos de una especie y que los caracteres antes de la selección son heredables, podría haber *evolución*, aunque no necesariamente (Endler 1986). La evolución es la consecuencia más estudiada de la selección natural, aunque podemos ver que no son la misma cosa.

La segunda consecuencia, si consideramos ahora individuos de distintas especies, es el cambio en la abundancia de los distintos fenotipos que conforman a las distintas especies (Shipley 2010). Este proceso también ha sido llamado "filtrado de atributos" y, como dijimos, tiene como consecuencia que especies con distintas características tengan distinta abundancia (Woodward y Diament 1991; Keddy 1992a; Weiher y Keddy 1995). Vemos entonces que la ecología funcional (o "basada en atributos") y la teoría de selección natural están íntimamente relacionadas (Shipley 2010). Podemos resumir entonces que la evolución es la consecuencia de la selección natural observable a nivel poblacional, mientras que el filtrado de atributos es la consecuencia observable al de comunidad, que es el nivel de organización de interés en esta tesis.

Al igual que ocurre con la selección dentro de una población (ver e.g. Endler 1986), la selección de un atributo en particular dentro de una comunidad puede ser *direccional* (los valores en uno de los extremos del gradiente funcional generan el mayor *fitness*), *estabilizadora* (los valores intermedios generan el mayor *fitness*) o *disruptiva* (los valores en ambos extremos generan el mayor *fitness*) (Shipley 2010). Puede verse entonces que la predicción de la teoría de nicho estocástica concuerda con un proceso de selección estabilizadora (Figuras 6.1b y 6.1e), mientras que la predicción del modelo de jerarquía de nichos concordaría con una selección de tipo disruptiva (Figuras 6.1c y 6.1f). Cabe notar que el modelo de jerarquía de nichos sería solo parcialmente consistente con la selección direccional (cf. Sugihara 1980; Sugihara et al. 2003). Por esta razón, y aprovechando la nomenclatura usada en el próximo capítulo (*Capítulo 7*), llamamos "hipótesis de jerarquías competitivas" al mecanismo que concuerda con una selección direccional (cf. Mayfield y Levine 2010; Kunstler et al. 2012). A diferencia de lo que ocurre con la selección estabilizadora y la disruptiva, el signo de la diferencia funcional respecto del promedio de la comunidad es sumamente relevante, ya que puede determinar que una especie sea muy abundante o muy rara (Figuras 6.1a y 6.1d)

En este punto, debemos notar que, entre las varias razones que diferencian a los modelos de Tilman y Sugihara, se encuentra la mismísima definición de "nicho". En el primer modelo está representada por un regulador (la temperatura), mientras que el segundo por recursos. Este tipo de inconsistencias es innato al concepto de nicho, por lo que aún perduran las controversias respecto de su definición (Aarssen 1984; Leibold 1995; Chase y Leibold 2003; McInerny y Etienne 2012). Por esta razón, como adelantamos en la Introducción General, en esta tesis utilizamos a los atributos morfo-fisiológicos de las especies para diferenciarlas "funcionalmente". En este capítulo contrastamos las tres predicciones planteadas respecto de la relación entre la diferenciación funcional de las especies anuales exóticas y nativas respecto del promedio de la comunidad y su abundancia en el campo (Figura 6.1). Para tal fin, relacionamos los datos de los atributos funcionales de las especies anuales obligadas y facultativas (*Capítulo 3*) con los datos de densidad en el campo (*Capítulo 5*).

Objetivo Evaluar la relación entre la diferenciación funcional de las especies anuales exóticas y nativas respecto del promedio de la comunidad y su abundancia en el campo.

Hipótesis El desempeño ecológico o *fitness* de las exóticas depende de su ajuste al ambiente, de modo tal que las especies más exitosas son las más aptas o competitivas para las condiciones ambientales más frecuentes en el sistema (selección estabilizadora). Alternativamente, el desempeño de las exóticas puede

depender de su diferenciación en la captura de recursos, en la utilización del espacio o en algún otro aspecto funcional relevante (selecciones disruptiva y direccional).

6.2 Materiales y métodos

En este capítulo utilizamos como medida de abundancia de las especies la densidad máxima anual promedio [i.e. la misma medida utilizada en el *Capítulo 5* para calcular el ln(Canopeo/inter-canopeo)]. Debido a que los arbustos de *Bulnesia* tienen un efecto notorio sobre la densidad de las especies anuales (*Capítulo 5*), analizamos las densidades en canopeo e inter-canopeo por separado. También analizamos los datos de las especies invernales y las estivales por separado. Para el cálculo de la densidad máxima anual promedio en cada combinación de tipo de micrositio y gremio promediamos los valores de los dos niveles de exclusión de granado (ya que este factor no tuvo efectos muy notorios sobre la densidad de las especies).

Del mismo modo que con las poblaciones, las predicciones que se desprenden de los mecanismos de selección natural pueden ser puestas a prueba estadísticamente mediante modelos de regresión lineal y cuadrática (o polinómica de segundo grado) ajustados por mínimos cuadrados (ver e.g. Lande y Arnold 1983; Mitchell-Olds y Shaw 1987; Brodie III et al. 1995). Si la selección es puramente direccional, la densidad respondería linealmente a la diferenciación funcional (modelo 1, figura 6.1). Si la selección es puramente disruptiva o puramente estabilizadora, la densidad respondería solamente al cuadrado de la diferenciación funcional (modelo 2, figura 6.1). El signo del parámetro asociado indicará si la selección es disruptiva (signo positivo, relación de óptimo-mínimo) o estabilizadora (signo negativo, relación de óptimo-máximo) (Figura 6.1). Por último, si existe una combinación de selecciones direccional y disruptiva/estabilizadora, entonces el desempeño de la especie foco respondería simultáneamente a la distancia funcional al promedio y al cuadrado de esta distancia (modelo 3, figura 6.1). Es decir, que el modelo (3) detecta si el valor óptimo del atributo está desplazado respecto del promedio de la comunidad.

A partir de análisis preliminares determinamos que estos modelos lineales, que asumen distribución normal de los residuos, se ajustan mejor a nuestros datos (del logaritmo de la densidad+1) que modelos de regresión Poisson (ajustados a datos de densidad). En general, los residuos de los modelos lineales no se apartaron sensiblemente de la normalidad, principalmente debido a que hubo un solo caso con densidad cero (*Verbesina encelioides* en los inter-canopeos, caso que fue removido del análisis). Todos los atributos fueron trasformados por el logaritmo y estandarizados antes de los análisis (i.e. centrados respecto de su media y divididos por su desvío estándar) para las especies invernales y estivales por separado. Centrar los datos de los atributos nos permite evaluar directamente el efecto de la diferenciación funcional de las especies respecto del promedio de la comunidad, mientras que dividir por el desvío estándar nos permite comparar entre atributos con distintas escalas de variación. Además, describimos la heterogeneidad funcional en los gremios de especies invernales y estivales por separado mediante análisis de componentes principales (e.g. Borcard et al. 2011). Del mismo modo que Herben y Goldberg (2014), utilizamos los dos primeros ejes de este análisis como atributos funcionales “compuestos” y los evaluamos como predictores de la densidad de las especies de igual manera que lo hicimos con los otros atributos funcionales, citados más arriba.

6.3 Resultados

Dentro del gremio de invernales, el primer eje compuesto de variación funcional (componente principal 1) diferenció a especies erguidas y con hojas con alto contenido de materia seca (CMSF) y grandes, como *Sisymbrium irio* (exótica) y *Parthenium hysterophorus*, de especies relativamente postradas y con hojas con bajo CMSF y chicas, como *Cryptantha diffusa* y *Nama undultatum* (figura 6.2). El segundo eje diferenció a especies con semillas grandes y bajo largo radical específico (LRE), como *Sphaeralcea miniata* y *Lecanophora ecristata*, de especies con semillas chicas y alto LRE, como las exóticas *Parietaria debilis* y *Schismus barbatus* (figura 6.2). Las tres exóticas encontradas se ubicaron relativamente lejos del promedio funcional del gremio, siendo *Schismus* (el único pasto en el gremio) la más alejada (figura 6.2).

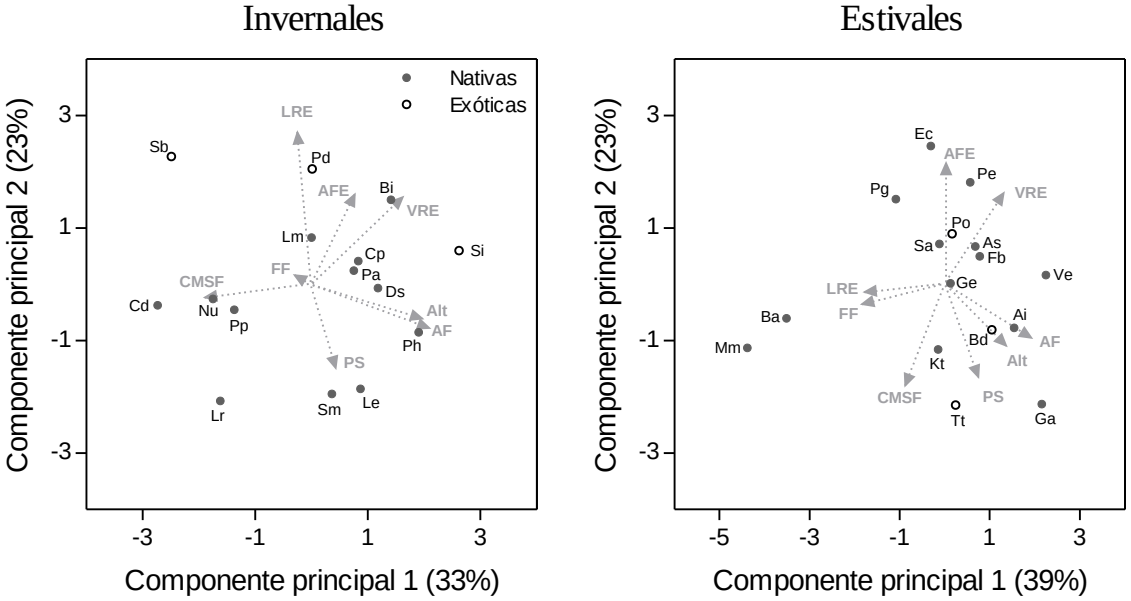


Figura 6.2. Análisis de componentes principales de los atributos de especies anuales invernales (15 especies) y estivales (16 especies) encontradas en un desierto del Monte central. Altura máxima de las plantas (Alt), tamaño de hoja (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), forma foliar (FF), largo radical específico (LRE), volumen radical específico (VRE), peso de semillas (PS). Los valores de estos atributos fueron transformados por el logaritmo natural para normalizarlos (salvo CMSF). Se muestra entre paréntesis la variabilidad explicada por cada eje. Las flechas grises indican la contribución de cada atributo a los componentes. **Invernales**: *Bowlesia incana* (Bi), *Chenopodium papulosum* (Cp), *Cryptantha diffusa* (Cd), *Descurainia sp* (Ds), *Lappula redowskii* (La), *Lecanophora ecristata* (Le), *Lepidium myrianthum* (Lm), *Nama undultatum* (Nu), *Parietaria debilis* (Pd), *Parthenium hysterophorus* (Ph), *Phacelia artemisioides* (Pa), *Plantago patagonica* (Pp), *Schismus barbatus* (Sb), *Sisymbrium irio* (Si), *Sphaeralcea miniata* (Sm). **Estivales**: *Allionia incarnata* (Ai), *Amaranthus standleyanus* (As), *Boerhavia diffusa* (Bd), *Bouteloua aristidoides* (Ba), *Euphorbia catamarcensis* (Ec), *Flaveria bidentis* (Fb), *Gomphrena martiana* (Ga), *G. mendocina* (Ge), *Kallstroemia tribuloides* (Kt), *Munroa mendocina* (Mm), *Portulaca echinosperma* (Pe), *P. grandiflora* (Pg), *P. oleracea* (Po), *Sclerophylax arnotii* (Sa), *Tribulus terrestris* (Tt), *Verbesina encelioides* (Ve).

Dentro del gremio de estivales, el primer eje compuesto de variación funcional (componente principal 1) diferenció a especies con hojas alargadas (alto FF) y alto LRE (i.e. los pastos dentro del gremio estival: *Bouteloua aristidoides* y *Munroa mendocina*), del resto de las especies (Figura 6.2). El segundo eje diferenció a especies con bajo AFE y alto CMSF (i.e. hojas tiernas) y semillas chicas, como *Euphorbia catamarcensis* y *Portulaca echinosperma*, de especies con alto AFE y bajo CMSF (hojas más duras) y semillas grandes, como *Gomphrena martiana* y la exótica *Tribulus terrestris* (Figura 6.2). Las otras dos especies exóticas (*Boerhavia diffusa* y *P. oleracea*) se ubicaron relativamente cerca del promedio funcional del gremio (Figura 6.2).

En el gremio de las invernales, el área foliar específica fue el único atributo funcional con una relación significativa con el logaritmo de la densidad en los inter-canopeos, relación que fue de óptimo-máximo (Figura 6.3). En los micrositios de canopeo, el AFE mostró una relación similar aunque con un efecto marginal del término lineal, lo que implica que el óptimo-máximo de la curva estuvo ligeramente desplazado hacia valores altos de AFE (Figura 6.3). En ambos tipos de micrositio, las exóticas *Schismus barbatus* y *Sisymbrium irio* se encontraron cerca del AFE óptimo, aunque sólo la primera fue relativamente abundante; *Parietaria debilis* se ubicó en el extremo superior del gradiente, con baja densidad (Figura 6.3). Además, el logaritmo de la densidad de las invernales bajo los canopeos de *Bulnesia* estuvo significativamente asociado con el cuadrado de la altura máxima, i.e. una relación de óptimo-máximo (Figura 6.3). En este gradiente funcional, *Schismus barbatus* se encontró relativamente cerca de la altura máxima óptima, mientras que *Parietaria debilis* y *Sisymbrium irio* se ubicaron hacia los extremos inferior y superior (ambos sub-óptimos), respectivamente (Figura 6.3).

En el gremio de las estivales, el logaritmo de la densidad estuvo lineal y positivamente relacionado con el peso de semillas (PS), tanto en canopeo como en inter-canopeo (Figura 6.4). Este efecto fue significativo al 5% en inter-canopeo, pero ligeramente marginal (p=0,054) en canopeo (Figura 6.4). Respecto de las exóticas en este gradiente, *Tribulus terrestris* se ubicó, con semillas grandes, en el extremo de mayor densidad, mientras que *Boerhavia diffusa* (semillas medianas) se ubicó cerca del promedio del gremio y *Portulaca oleracea* (semillas chicas) hacia el extremo de menor densidad (Figura 6.4). El logaritmo de la densidad de las estivales también respondió al cuadrado del área foliar específica (AFE) de acuerdo a una relación de óptimo-mínimo tanto en canopeo como en inter-canopeo (Figura 6.4). El efecto del AFE fue significativo al 5% en canopeo, pero marginal (p=0,071) en los inter-canopeos (Figura 6.4). En este gradiente, *Tribulus terrestris* se ubicó hacia el extremo inferior (bajo AFE, alta densidad), mientras que *Boerhavia diffusa* y *Portulaca oleracea* se ubicaron cerca del mínimo, aunque tienen densidades intermedias dentro del gremio (Figura 6.4). El componente principal 2 (correlacionado con el PS y el AFE, figura 6.2) estuvo linealmente asociado con el logaritmo de la densidad en los inter-canopeos, aunque la varianza explicada por este eje fue ligeramente menor a la que explicó el PS por sí solo (Figura 6.4).

INVERNALES

Inter-canopeos

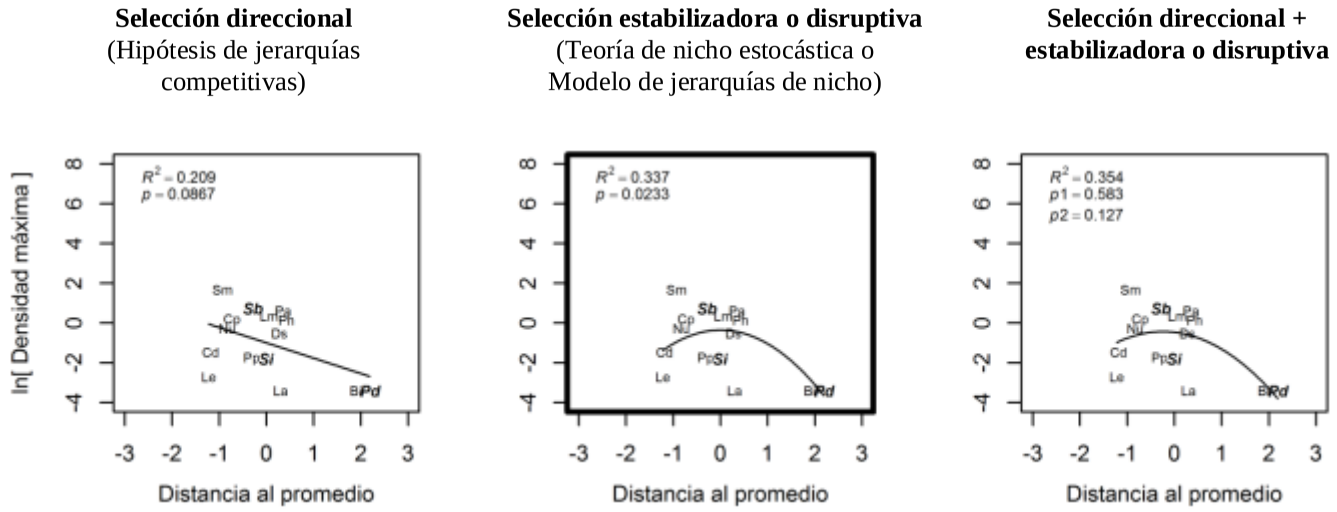


Figura 6.3. Relación entre la densidad máxima anual promedio de 15 especies anuales **invernales** encontradas en un desierto del Monte central y sus atributos funcionales evaluada por tres modelos. Cada modelo se corresponde con una o más hipótesis (ver figura 6.1). Mostramos los resultados para los atributos con efectos significativos (p<0,05): p corresponde a la significancia de los modelos con una sola pendiente, mientras que $p1$ y $p2$ corresponden, respectivamente, a las pendientes de los términos lineal y cuadrático en el modelo polinómico completo. Los recuadros gruesos indican el mejor modelo para cada atributo, i.e. el de mayor R^2 a igual número de parámetros significativos. Códigos de las especies como en figura 6.2; se resaltan en negrita los códigos de las especies exóticas

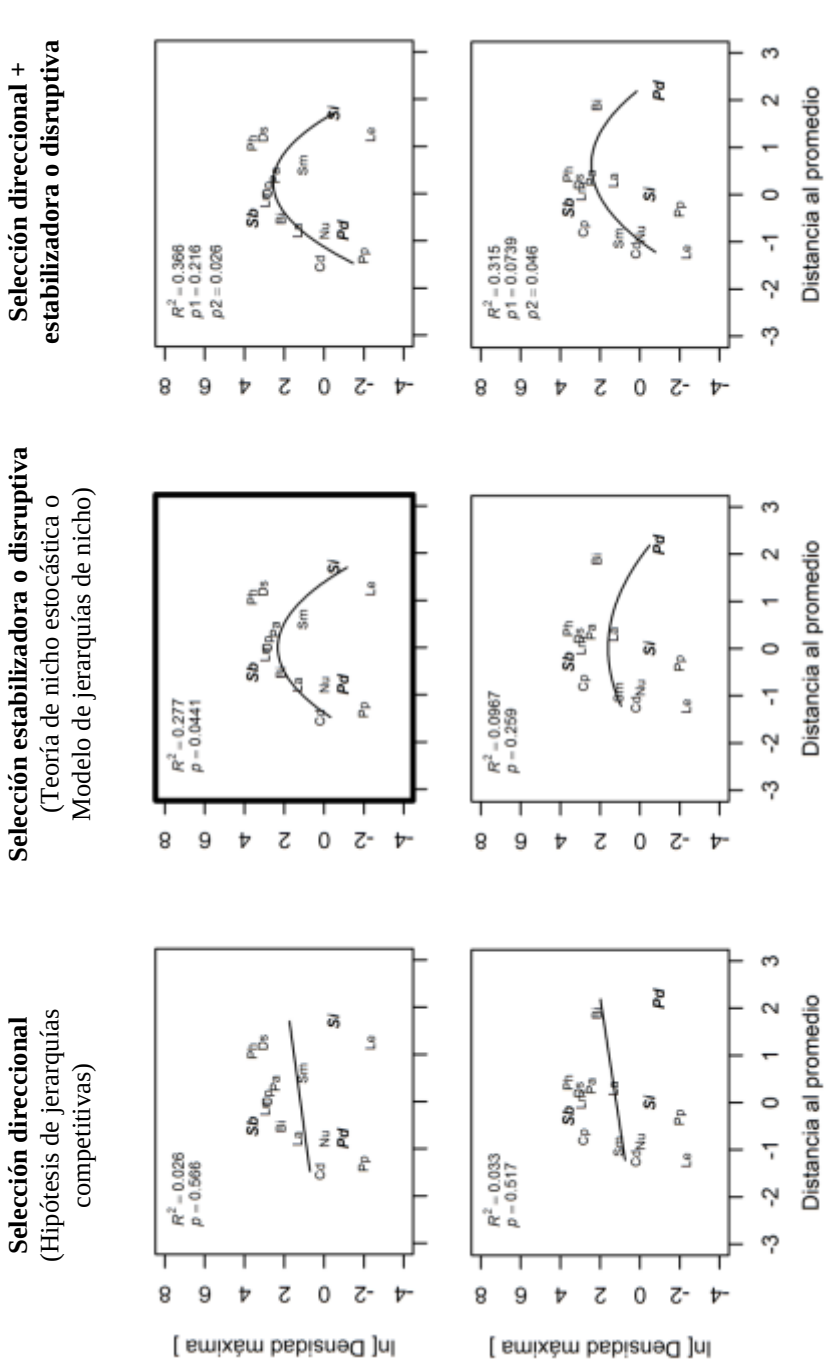


Figura 6.3. Continuación. Agregamos los resultados del área foliar específica, cuyo efecto sobre la densidad fue marginal para facilitar la comparación entre micrositios y especies invernales y estivales.

ESTIVALES

Inter-canopeos

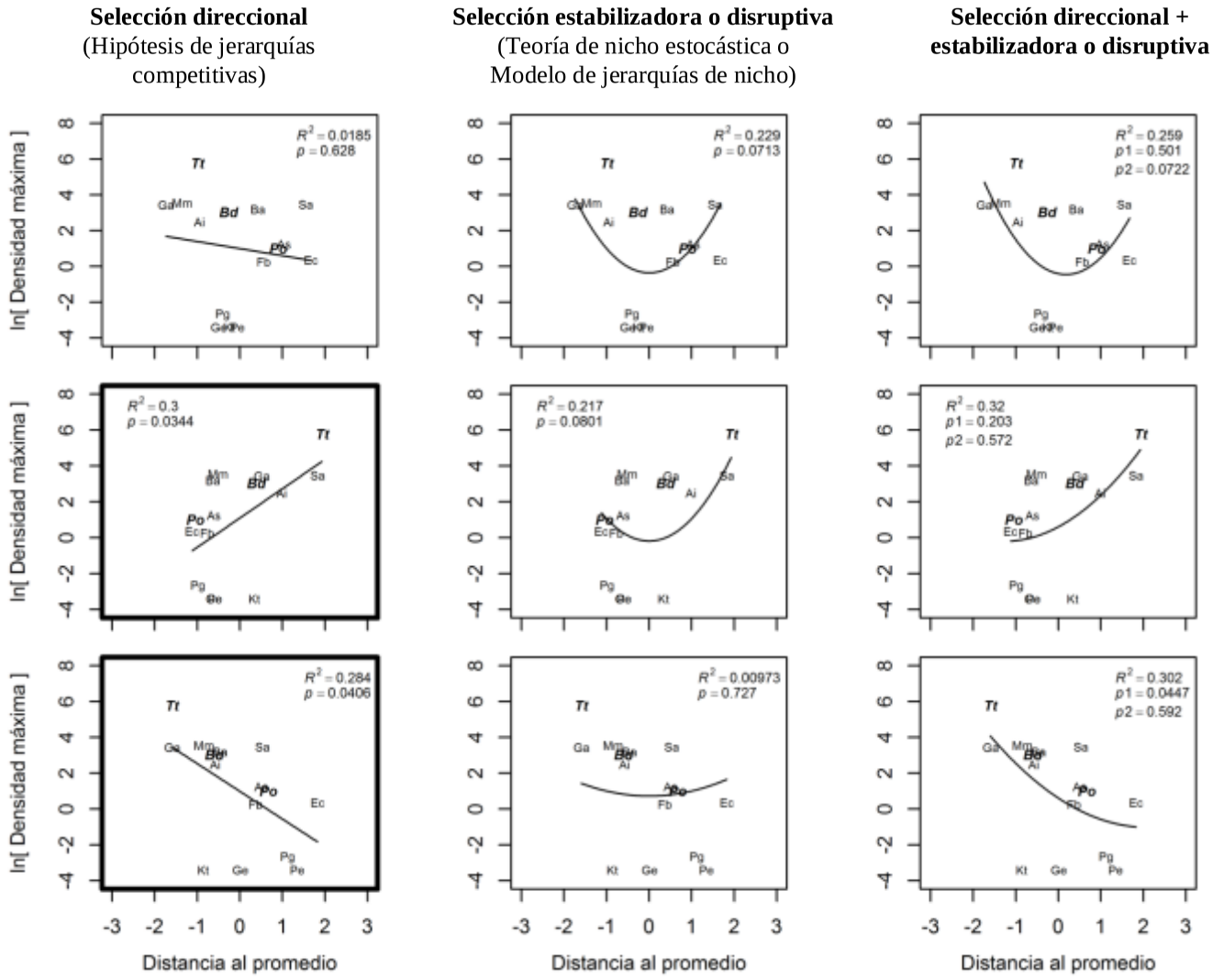


Figura 6.4. Ídem figura 6.3 para especies **estivales**. Agregamos los resultados del área foliar específica (AFE), cuyo efecto sobre la densidad fue marginal.

ESTIVALES

Canopeos

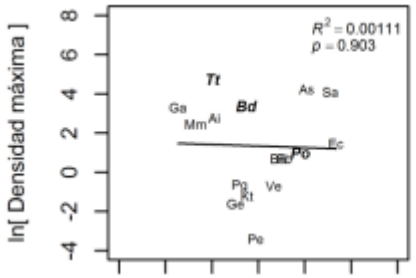
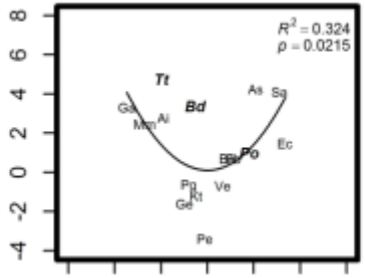
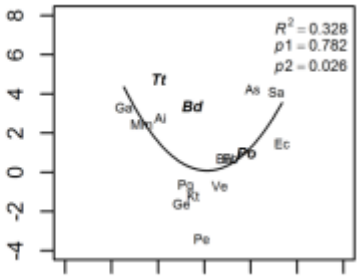
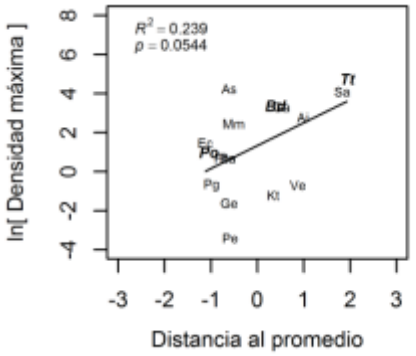
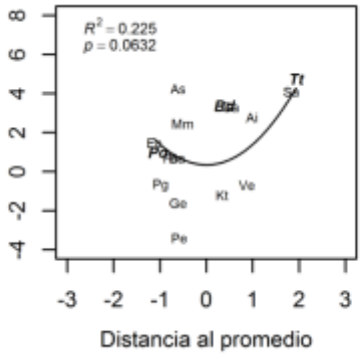
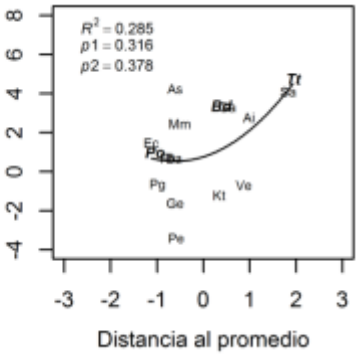
	Selección direccional (Hipótesis de jerarquías competitivas)	**Selección estabilizadora o disruptiva** (Teoría de nicho estocástica o Modelo de jerarquías de nicho)	**Selección direccional + estabilizadora o disruptiva**
Área foliar específica			
Peso de semilla			

Figura 6.4. Continuación. Agregamos los resultados del peso de semilla (AFE), cuyo efecto sobre la densidad fue ligeramente marginal.

6.4 Discusión

6.4.1 Diferenciación funcional y abundancia de las especies

En este capítulo evaluamos la relación entre ocho atributos funcionales más dos atributos "compuestos" (los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales basado en los ocho atributos simples) y la densidad de las especies anuales en el campo. Los atributos compuestos explicaron una menor proporción de la varianza de la densidad en comparación con algunos atributos simples: área foliar específica, altura máxima y peso de semillas. Estos resultados concuerdan con los que obtuvimos en el experimento de competencia (*Capítulo 7*) y con los de varios trabajos recientes, los cuales muestran respuestas más robustas con atributos funcionales por separado como variables explicativas que con ejes multivariados (Spasojevic y Suding 2012; Butterfield y Suding 2013; Herben y Goldberg 2014). Esto puede deberse a que los atributos funcionales citados son en sí mismos indicadores de compromisos complejos en la asignación de recursos y tienen relaciones mecanísticas con procesos eco-fisiológicos importantes para las plantas (Westoby 1998; Westoby et al. 2002; Violle et al. 2007). En consecuencia, la confección de ejes funcionales multivariados podría enmascarar los efectos de atributos funcionales simples, especialmente si se trata de atributos con efectos opuestos (Spasojevic y Suding 2012).

La relación entre la diferenciación funcional y el logaritmo de la densidad de las especies varió principalmente con el gremio y con el atributo funcional, mientras que el tipo de micrositio parece haber tenido un efecto relativamente menor. Dentro del gremio de invernales, el logaritmo de la densidad tuvo una respuesta de óptimo-máximo al área foliar específica (AFE), tanto bajo el canopeo de *Bulnesia* como en los inter-canopeos. Este patrón es consistente con un proceso de selección estabilizadora y con la teoría de nicho estocástica, propuesta por Tilman (2004). El área foliar específica expresa la inversión en tejido por unidad de área fotosintética, por lo que refleja un compromiso entre la conservación de nutrientes (que mejora con el aumento del AFE) y la velocidad de crecimiento de las hojas (que desmejora con el aumento del AFE) (Westoby et al. 2002). En nuestro caso, las especies invernales con muy bajo AFE (como *Cryptantha diffusa* y *Lecanophora ecristata*) serían demasiado conservativas en el uso de los recursos, mientras que aquéllas con alto AFE (como *Bowlesia incana* y *Parietaria debilis*) tendrían hojas demasiado tiernas para tolerar "cómodamente" el invierno en el Monte sanjuanino.

La altura máxima también presentó una respuesta de óptimo-máximo para las especies invernales, aunque solamente bajo el canopeo de *Bulnesia*. Este patrón es consistente con un proceso de selección estabilizadora. La altura máxima es un atributo competitivo generalmente entendido como generador de jerarquías y sujeto a selección direccional, ya que las especies más altas serían las mejores competidoras cuando el recurso limitante es la luz (ver Westoby et al. 2002; Mayfield y Levine 2010). Sin embargo, mantener plantas altas es energéticamente costoso, por lo que sólo sería un carácter ventajoso si existiera poca luz y una oferta adecuada de recursos del suelo (Westoby et al. 2002). El crecimiento en alto también expone a las hojas al daño y a las plantas al volteo en caso de vientos fuertes, como los que suelen ocurrir en primavera en nuestro sitio de estudio (*Capítulo 2*). Además, el crecimiento postrado puede ser beneficioso en invierno porque mantiene las hojas cerca del suelo, donde la temperatura del aire es mayor (Mulroy y Rundel 1977). Estos mecanismos parecerían explicar por qué los datos sugieren una selección estabilizadora de la atura máxima, en lugar de direccional. Por un lado, las especies con altura intermedia (e.g. *Schismus barbatus* y

Lepidium myrianthum) podrían ser más competitivas que especies más postradas (e.g. *Cryptantha diffusa* y *Plantago patagonica*) en el ambiente relativamente sobrepoblado (*Capítulo 5*) y sombrío de los canopeos. Por otro lado, las especies más altas (como *Lecanophora ecristata* y *Sisymbrium irio*) podrían ser menos eficientes en la utilización de recursos que las de altura intermedia, posiblemente debido a una mayor exposición de sus hojas al frio y a los vientos fuertes.

Para las especies estivales, el logaritmo de la densidad estuvo lineal y positivamente relacionado con el peso de semillas (PS), relación que fue más ajustada en inter-canopeo que en canopeo. Otros trabajos han mostrado relaciones lineales entre densidad y PS tanto positivas como negativas, aunque la mayoría de las veces no fueron significativas (ver revisiones en Leishman y Murray 2001; Levine y Rees 2002). Nuestros datos son consistentes con un proceso de selección direccional, hacia semillas grandes, y con la hipótesis llamada aquí de "jerarquías competitivas" (cf. Mayfield y Levine 2010; Kunstler et al. 2012). El PS está negativamente correlacionado con la cantidad de semillas que una planta puede producir, por lo que expresa un compromiso entre la probabilidad de arribo y colonización de parches "vacíos" (que aumenta con la cantidad de semillas dispersadas) y la probabilidad de establecimiento exitoso frente a determinados peligros (que aumenta con el peso de las semillas) (Westoby et al. 2002). Asociado a este compromiso, las plántulas generadas a partir de semillas grandes pueden tener una ventaja competitiva temprana respecto de plántulas de semillas chicas, lo cual puede ser determinante para especies anuales de ambientes áridos (Leishman et al. 2000). El éxito de las anuales con semillas grandes sugiere un alto riesgo relativo para las plantas estableciéndose en los inter-canopeos, aparentemente por desecación (*Capítulo 5*).

El logaritmo de la densidad de las estivales también respondió al cuadrado del área foliar específica de acuerdo a una relación de óptimo-mínimo, relación que fue más ajustada en canopeo que en inter-canopeo. Este patrón es consistente con un proceso de selección disruptiva y con el modelo de jerarquías de nicho, propuesto por Sugihara (1980). A diferencia de lo que ocurrió en invierno, estos resultados sugieren dos estrategias relativamente exitosas entre las especies estivales: tolerar el estrés hídrico/térmico del verano mediante hojas relativamente duras o esclerófilas (como *Tribulus terrestris* y *Munroa mendocina*) o recuperar el crecimiento rápidamente luego de eventuales estreses mediante hojas tiernas y energéticamente menos costosas (como *Sclerophylax arnotii* y *Amaranthus standleyanus*). Es interesante notar que el AFE es inversamente proporcional al espesor y al contenido de materia seca de las hojas (Vile et al. 2005), por lo que es posible obtener un alto AFE con hojas finas, o con hojas gruesas pero con alto contenido de agua (llamadas aquí "suculentas") (cf. Vendramini et al. 2002). En el extremo superior del gradiente de AFE, podemos así reconocer una variante suculenta (e.g. *S. arnotii* y *Portulaca oleracea*) y una variante de hojas finas (e.g. *A. standleyanus* y *Euphorbia catamarcensis*). Al parecer, la variante suculenta es relativamente exitosa tanto en los inter-canopeos como bajo el canopeo de *Bulnesia*, mientras que la variante de hojas finas está más restringida al entorno de *Bulnesia*. En concordancia con lo discutido en el *Capítulo* 5, la colonización de los inter-canopeos no podría ser alcanzada con una estrategia totalmente adquisitiva, sino que requeriría de un cierto nivel de suculencia, posiblemente beneficioso en términos de la conservación del agua frente a eventuales estreses hídrico/térmicos.

El conjunto de resultados indica que la diferenciación funcional respecto del promedio de la comunidad tendría consecuencias sobre la abundancia de las especies que son contrastantes entre invierno y verano. En invierno, preponderaron las respuestas

consistentes con procesos de selección estabilizadora, por lo que la diferenciación funcional parece ser perjudicial para las especies. En verano, en cambio, preponderaron las respuestas consistentes con procesos de selección direccional y disruptiva, lo que indica que la diferenciación funcional puede ser ventajosa. Por un lado, estos resultados indican que el modelo de jerarquías de nicho (consistente con la selección disruptiva), si bien fue pensado para animales, también se aplica a especies vegetales. Además, particularmente respecto del AFE, coinciden con un modelo propuesto por Weiher y Keddy (1995), el cual propone que los ambientes severos (en nuestro caso, los inviernos) obligan a la convergencia funcional, mientras que ambientes menos severos (en nuestro caso, los veranos) permiten la diferenciación o divergencia de estrategias.

6.4.2 Consecuencias para el proceso de invasión

En invierno, las exóticas parecen diferenciarse funcionalmente de la mayor parte de las especies nativas cuando consideramos en conjunto los ocho atributos funcionales evaluados aquí. Sin embargo, como discutimos más arriba, esta diferenciación funcional multivariada no estuvo mayormente relacionada con la abundancia de las especies. En cambio, respecto de los atributos que sí estuvieron relacionados con la densidad, encontramos que las exóticas se establecieron en porciones del gradiente funcional ya ocupadas por especies nativas. Es especialmente llamativo el caso de *Schismus barbatus*, que es el único pasto en el gremio de invernales, pero que sin embargo se ubica cerca del promedio en los dos gradientes funcionales aparentemente importantes, i.e. el del área foliar específica y el de la altura máxima. Estos resultados apoyan la visión de que el establecimiento exitoso de una especie exótica puede ocurrir sin necesidad de diferenciación funcional o de "nicho" respecto de las nativas (Daleo et al. 2009; MacDougall et al. 2009). En el caso de *Schismus*, su alta abundancia local difícilmente se deba a procesos estocásticos o neutrales relacionados con la dispersión y la abundancia en la región o "meta-comunidad" (ver. Daleo et al. 2009), ya que es aún una especie rara a nivel regional (Pucheta et al. 2011). Creemos más probable que *Schismus* ha logrado tal abundancia debido a ventajas de *fitness* sobre las nativas lo cual, según la teoría de coexistencia de especies basada en la competencia (MacDougall et al. 2009), podría resultar en la exclusión competitiva de las nativas funcionalmente similares a ésta.

En verano, las exóticas presentaron distintos niveles de similitud con las nativas. Por un lado, *Boerhavia diffusa* (Nyctaginaceae) y *Portulaca oleracea* (Portulacaceae) parecen no diferenciarse funcionalmente de las nativas. De hecho, existen en la comunidad especies nativas filogenéticamente emparentadas a éstas, i.e. *Allionia incarnata* (Nyctaginaceae), *Portulaca echinosperma* y *P. grandiflora*. Los resultados sugieren que estas especies exóticas tampoco habrían necesitado diferenciarse funcionalmente respecto de las especies residentes para instalarse en la comunidad. La exótica estival restante, *Tribulus terrestris* (Zygophyllaceae), también coexiste con una especie anual de su misma familia, *Kallstroemia tribuloides* (además de *Bulnesia retama*, la arbustiva dominante). Sin embargo, *Tribulus* se ubica en el extremo de los dos gradientes funcionales aparentemente relevantes para la densidad de las anuales estivales, especialmente en el gradiente del peso de semillas. En los capítulos previos dedujimos que las espinas de sus propágulos le permitirían permanecer en el ambiente aparentemente más favorable para esta especie (los inter-canopeos) y evitar el apiñamiento en las trampas de semilla (*Capítulos 4* y *5*). Los resultados de este capítulo aportan más evidencia respecto del papel de los atributos de los propágulos, resaltando el valor adaptativo del tamaño de las semillas en las etapas iniciales del crecimiento de

las plantas (Sección 6.4.1). Actualmente, *Tribulus* parece encontrarse en el tope de la jerarquía competitiva en la comunidad de anuales, aparentemente debido a sus hojas esclerófilas y a sus semillas grandes y con mecanismo de anti-dispersión. En el contexto de las ideas de Weiher y Keddy (1995), nuestros resultados sugieren que la probabilidad de las especies exóticas de convertirse en dominantes (o invasoras) aumentaría con la similitud funcional a las nativas en ambientes severos, mientras que aumentaría con la disimilitud funcional en ambientes menos severos.

Capítulo 7

Diferenciación funcional e intensidad de la competencia: prueba experimental

7.1 Introducción

La competencia puede ser un factor importante en la estructuración de las comunidades vegetales, particularmente si se considera una escala de percepción, en términos de extensión, lo suficientemente pequeña (Weiher y Keddy 1995; Pacala 1997; Funk et al. 2008; Thuiller et al. 2010; Chaneton et al. 2012). Uno de los principales debates al respecto se centra en la influencia de las diferencias entre especies sobre la intensidad de la competencia (Adler et al. 2007; Mayfield y Levine 2010; Thuiller et al. 2010; Godoy et al. 2014). Desde los inicios de la ecología existe un supuesto relativamente generalizado de que las especies similares entre sí competirían más intensamente por recursos que especies más disímiles, mecanismo conocido bajo el nombre de "similitud limitante", entre otros (ver e.g. Ågren y Fagerström 1984; Weiher y Keddy 1995; Webb et al. 2002; Emery 2007; Kraft et al. 2007; Cahill et al. 2008; Thuiller et al. 2010; Violle et al. 2011; Kunstler et al. 2012; Price y Pärtel 2013; Herben y Goldberg 2014; Kraft et al. 2014). En el contexto de la teoría de coexistencia de especies, este mecanismo es llamado "estabilizante" porque se entiende que la competencia intra-específica es siempre más intensa que la inter-específica, lo que haría la coexistencia estable en el tiempo (Chesson 2000). Sin la intención de entrar en conflictos técnicos por definiciones, nosotros adoptaremos el término "similitud limitante" para este mecanismo, simplemente porque refleja la idea de que la similitud funcional limita o restringe a través de la competencia el desempeño de los individuos que interactúan.

Si bien es uno de los supuestos más arraigados en la ecología, han sido pocos los estudios que evaluaron experimentalmente si existe una relación negativa entre diferenciación funcional e intensidad de la competencia (e.g. Johansson y Keddy 1991; Fargione et al. 2003; Cahill et al. 2008). Incluso, algunos trabajos que aseguran proveer información concluyente al respecto, han considerado a la similitud funcional como una variable binomial, i.e. mismo grupo funcional vs. distinto (e.g. Johansson y Keddy 1991; Fargione et al. 2003; Price y Pärtel 2013). Si el mecanismo verdaderamente ocurre, debería haber una disminución gradual de la intensidad de la competencia con el incremento de la diferenciación funcional. Llamativamente, han sido muy pocos los trabajos en ecología que han considerado a la diferenciación o disimilitud funcional como una variable continua o cuantitativa (Cahill et al. 2008; Dostal 2011; Violle et al. 2011; Kunstler et al. 2012; Kraft et al. 2014). En este capítulo ponemos a prueba experimentalmente el supuesto de similitud limitante considerando a la diferenciación funcional como una variable cuantitativa y evaluamos su verosimilitud respecto de otras hipótesis alternativas.

Antes de continuar, debemos definir qué entendemos por intensidad de la competencia y por "habilidad competitiva". La intensidad de la competencia es entendida aquí como una función inversa del desempeño de los individuos. Medidas útiles para tal fin son el logaritmo de la inversa de la biomasa [ln(1/biomasa); e.g. Sackville Hamilton 1994; Zimdahl 2004)] y la mortalidad (e.g. Goldberg et al. 2001). Es decir que a mayor mortalidad y mayor ln(1/biomasa) (i.e. un peor desempeño), inferiremos una mayor intensidad de la competencia. Por otro lado, la habilidad competitiva de los individuos tiene dos aspectos o componentes: el *efecto* competitivo (i.e. el efecto sobre los vecinos) y la *respuesta* competitiva (i.e. la respuesta al efecto de los vecinos) (Goldberg 1990; Goldberg 1996). En este capítulo (como en el resto de la tesis) estamos particularmente interesados en los efectos competitivos que las especies residentes puedan ejercer sobre las exóticas. En este sentido, definimos a la habilidad competitiva de un individuo (que llamaremos "vecino") como la capacidad de afectar negativamente a otro individuo (que llamaremos "foco"). Interpretamos entonces que

las especies más hábiles competitivamente serán aquéllas que impongan una competencia más intensa sobre una especie foco, i.e. las que generen más mortalidad y menos biomasa de la especie foco.

Una vez definida, nos interesa ahora relacionar la habilidad competitiva de las especies residentes en una comunidad sobre una especie nueva (la especie foco) con la diferenciación funcional entre tales especies residentes y la especie foco. Para tal fin, debemos pensar en un eje funcional que permita diferenciar a las especies: un atributo funcional. En este marco, la hipótesis de similitud limitante predice (i) que la intensidad de la competencia sobre la especie foco es máxima frente a individuos de la misma especie, i.e. cuando la diferenciación funcional es *cero*, y (ii) que esta intensidad decrece hacia ambos extremos del eje funcional (Figura 7.1). Visto de otro modo, según la hipótesis de similitud limitante, la intensidad de la competencia debería decrecer con el *módulo* de la diferenciación funcional respecto de la especie foco, i.e. sin importar si el signo de la diferencia es positivo o negativo (Kunstler et al. 2012).

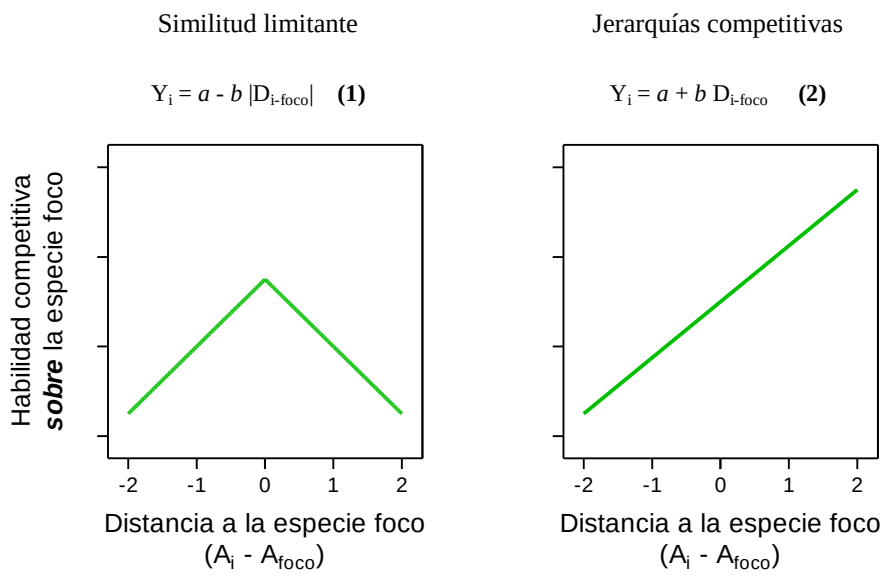


Figura 7.1. Predicciones de dos hipótesis que relacionan la distancia (o diferencia) funcional de distintas epscies respecto de una especie foco y la intensidad de la competencia sobre tal especie. Las intensidad de la competencia sobre la especie foco es indicadora directa de la habilidad competitiva. Las especies involucradas se diferencian de la especie foco en términos de un atributo funcional (A_i). Es decir que el eje de abscisas está centrado respecto del valor del atributo de la especie foco (A_{foco}), de modo tal que $D_{i\text{-}foco}$ es igual a A_i - A_{foco}. De acuerdo a la hipótesis de jerarquías competitivas, la pendiente de la relación graficada puede ser tanto positiva (como en la figura) como negativa. Además se muestra la estructura genérica de los modelos de regresión propuestos por Kunstler et al. (2012) para evaluar ambas hipótesis, donde Y_i es la habilidad competitiva sobre la especie foco.

Como alternativa a la hipótesis de similitud limitante, se ha propuesto que la intensidad de la competencia puede también depender de diferencias entre especies de acuerdo a una jerarquía de habilidades competitivas (Aarssen 1983; Aarssen 1984; Ågren y Fagerström 1984; Mayfield y Levine 2010; Kunstler et al. 2012). Según este mecanismo, la intensidad de la competencia debería responder rectilíneamente (o monótonamente) a la diferenciación funcional respecto de la especie foco, aumentando

o decreciendo, dependiendo del atributo funcional considerado (Figura 7.1, Kunstler et al. 2012). En este caso, a diferencia de la hipótesis de similitud limitante, es muy importante el signo de la diferencia funcional. Si bien el agregado de la hipótesis de jerarquías competitivas representa un avance teórico importante respecto de la similitud limitante, es posible que ambas hipótesis representen casos particulares dentro de un marco conceptual más general.

Nuestro marco conceptual se basa en el proceso de selección natural (cf. Aarssen 1983; Aarssen 1984). Como discutimos en el *Capítulo 6*, la selección de un atributo en particular dentro de una comunidad puede ser *direccional* (se favorecen los valores en un extremo del gradiente funcional), *estabilizadora* (se favorecen los valores intermedios) o *disruptiva* (se favorecen ambos extremos del gradiente funcional) (Shipley 2010). Es entonces esperable que los atributos asociados con la habilidad competitiva estén sujetos a cualquiera de estos tres tipos de selección (ver también Aarssen 1983; Aarssen 1984). En adelante, llamaremos a estos atributos "competitivos". Este marco conceptual produce predicciones interesantes respecto de la relación entre la diferenciación funcional y la habilidad competitiva de las especies en una comunidad.

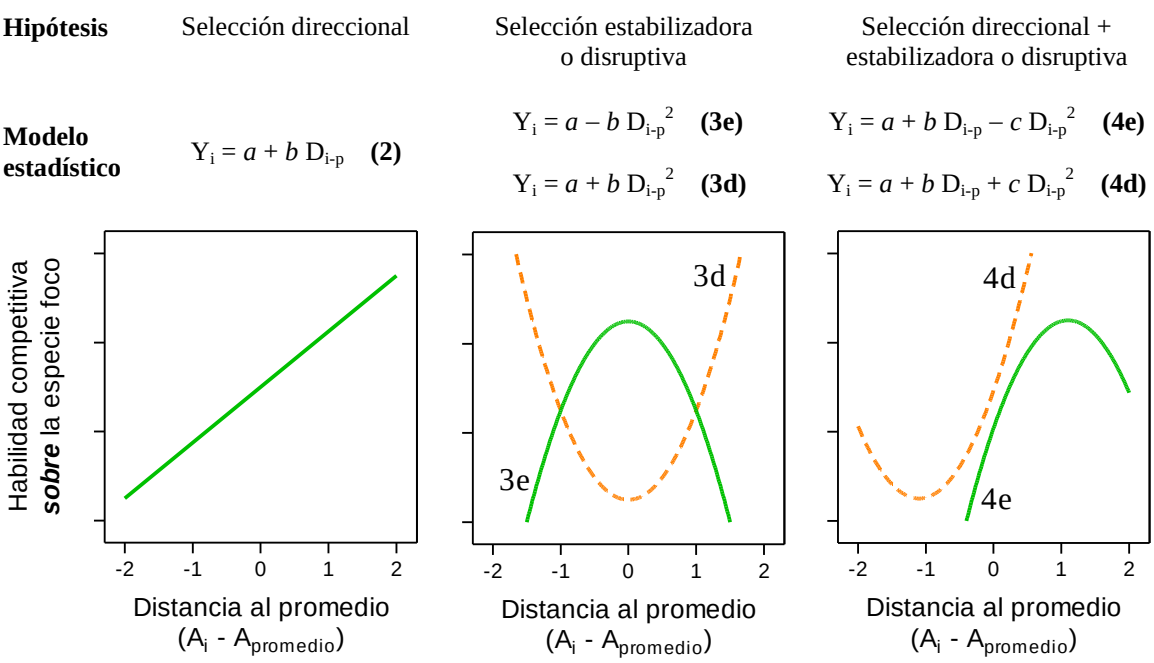


Figura 7.2. Predicciones sobre la relación entre los atributos de las especies y la habilidad cometitiva sobre una especie foco de acuerdo a un marco conceptual basado en la selección natural. Existen tres tipos de selección sobre los atributos relacionados con la habilidad competitiva de las especies en una comunidad (Y_i). El eje de abscisas expresa la diferenciación funcional de cada especie al promedio de la comunidad medida a lo largo de un atributo "A" ($D_{i\text{-}p} = A_i - A_{promedio}$). Las tres predicccciones pueden ser evaluadas estadísticamente mediante modelos de regresión lineal y polinómica de segundo grado. **El modelo (2), de regresión lineal, es prácticamente idéntico al modelo (2) de la figura 7.1, por eso llevan el mismo número**; la diferencia es la constante que se resta a A_i, lo cual no produce ajustes distintos a los datos. El modelo (3) evalúa si existe selección puramente estabilizadora (signo **negativo** del término cuadrático; modelo 3e) o puramente disruptiva (signo **positivo** del término cuadrático; modelo 3d). El modelo (4) agrega un componente direccional al modelo (3) y por lo tanto sirve para evaluar si el óptimo de la curva está desplazado respecto del promedio de la comunidad. En el ejemplo de la figura, el componente direccional tiene pendiente positiva, lo que hace que la curva 4e (selección direccional + estabilizadora) se desplace hacia la derecha y que la curva 4d (selección direccional + disruptiva) se desplace hacia la izquierda.

Por un lado, si la selección sobre un atributo competitivo es puramente direccional, deberíamos ver una relación lineal entre habilidad competitiva y diferenciación funcional (Figura 7.2). La altura máxima es un atributo competitivo generalmente sujeto a selección direccional (cf. *Capítulo 6*), ya que las especies más altas serían las mejores competidoras cuando el recurso limitante es la luz (Gaudet y Keddy 1988; Westoby et al. 2002; Mayfield y Levine 2010). Podemos ver que el caso de la selección direccional coincide con la predicción de la hipótesis de jerarquías competitivas (Figuras 7.1 y 7.2). La única diferencia entre las dos predicciones, tal como fueron planteadas hasta ahora, es la forma en la que calculamos la diferenciación funcional: respecto de una especie foco en la figura 7.1 y respecto del promedio de la comunidad o grupo de especies en la 7.2. Esta diferencia es funcionalmente irrelevante ya que la jerarquía entre especies se mantendrá independientemente del punto de referencia a partir del cual calculemos la diferencia funcional. Es por esto que en adelante hablaremos de selección direccional y jerarquías competitivas como sinónimos.

Por otro lado, si la selección es estabilizadora, las especies con mayor efecto competitivo estarán caracterizadas por valores intermedios del atributo competitivo (Figura 7.2). Éste sería el caso del área foliar específica, ya que refleja un compromiso entre la conservación de nutrientes y la velocidad de crecimiento de las hojas (Westoby et al. 2002), razón por la cual parece haber un valor óptimo relativamente ajustado a la productividad del ambiente (Grime 2006). Finalmente, si la selección es disruptiva, las especies con mayor efecto competitivo estarán caracterizadas por valores extremos del atributo competitivo, tanto altos como bajos (Figura 7.2). Un ejemplo típico podría ser la coexistencia exitosa de dos estrategias caracterizadas por distintas profundidades de enraizamiento y extracción de agua del suelo (Silvertown 2004).

En este capítulo contrastamos con datos las tres predicciones que se desprenden de los mecanismos de selección natural (Figura 7.2). Para tal fin, condujimos un experimento de macetas en las que individuos de la anual exótica *Tribulus terrestis* coexistieron alternativamente con individuos de su misma especie y de otras especies anuales, entre las que se encuentran siete nativas y dos exóticas. Elegimos a *Tribulus* como especie foco porque es la anual exótica más abundante en el campo; de hecho, es la especie más abundante en la comunidad de anuales (*Capítulo 5*). En este experimento, la identidad del vecino es cambiada sin modificar la densidad total, diseño que se conoce como "serie de reemplazos" y que es apropiado para preguntas respecto de los efectos de la similitud entre especies coexistentes (Sackville Hamilton 1994). Entonces, el tratamiento de competencia intra-específica (i.e. *Tribulus* con vecino *Tribulus*) es aquí utilizado como el nivel mínimo de diferenciación funcional (igual a cero), mientras que los de competencia inter-específica constituyen los niveles de similitud restantes de acuerdo a los atributos funciones de cada especie acompañante (ver Figura 7.2). Utilizamos dos medidas inversas del desempeño de *Tribulus* para cuantificar la habilidad competitiva de los vecinos, i.e. el logaritmo natural de la inversa de la biomasa final (ver e.g. Sackville Hamilton 1994; Zimdahl 2004) y la mortalidad.

De manera similar al análisis en el *Capítulo 6*, evaluamos la relación entre habilidad competitiva y diferenciación funcional mediante regresión lineal y cuadrática (o polinómica de segundo grado) ajustados por mínimos cuadrados (ver e.g. Lande y Arnold 1983; Mitchell-Olds y Shaw 1987; Brodie III et al. 1995). Si la selección es puramente direccional, la habilidad competitiva sobre la especie foco responderá solamente a la distancia al promedio (modelo 2, Figura 7.2). Si la selección es puramente disruptiva o puramente estabilizadora, la habilidad competitiva sobre la especie foco responderá solamente al cuadrado de la distancia al promedio (modelo 3,

Figura 7.2). El signo del parámetro asociado indicará si la selección sobre el desempeño de la especie foco es disruptiva (signo positivo) o estabilizadora (signo negativo) (Figura 7.2). Por último, si existe una combinación de selecciones direccional y disruptiva/estabilizadora, la habilidad competitiva sobre la especie foco responderá simultáneamente a la distancia al promedio y al cuadrado de esta distancia (modelo 4, Figura 7.2). Es decir, que el modelo (4) detecta si el valor óptimo del atributo está desplazado respecto del promedio funcional de la comunidad.

Objetivo Evaluar la relación entre la intensidad de la competencia que imponen los vecinos sobre *Tribulus terrestris* (es decir, la habilidad competitiva de los vecinos) y la diferenciación funcional de tales vecinos respecto de *T. terrestris*. Los vecinos serán individuos de *T. terrestris* y de otras especies anuales, entre las que se encuentran siete nativas y dos exóticas.

Hipótesis La habilidad competitiva sobre *Tribulus terrestris* decrece con el aumento de la diferenciación funcional respecto de esta especie (hipótesis de similitud limitante). Alternativamente, la habilidad competitiva sobre *T. terrestris* depende de la diferenciación funcional respecto de la especie más competitiva en el grupo de especies evaluado, de acuerdo a los mecanismos de selección natural de la habilidad competitiva.

7.2 Materiales y métodos

7.2.1 Diseño experimental y obtención de datos

Condujimos el experimento en el jardín trasero de mi casa en la ciudad de San Juan, Argentina. Este experimento tuvo una sola fuente de variación manipulada, que fue la identidad del vecino de *Tribulus terrestis* (especie foco o "fitómero"). En total, utilizamos diez especies de vecinos (contando a *Tribulus*, incluida para poder estimar la competencia intra-específica), las cuales presentan atributos funcionales relativamente contrastantes en la comunidad (Cuadro 7.1). Estas especies fueron las más abundantes en la resaca que utilizamos para "sembrar" el experimento (ver párrafo siguiente) y también fueron las más abundantes en el campo durante el período que se realizó el experimento. En adelante, podremos llamar a las especies solamente por su género. Las unidades experimentales fueron macetas de plástico negro, conocidas comercialmente como "sopladas", de 1,5 L (alto 13,5 cm, diámetro superior 13,5 cm, diámetro inferior 10,7 cm). En cada maceta coexistieron un individuo de *Tribulus* con un individuo de la especie acompañante correspondiente, i.e. todas las macetas tuvieron la misma densidad de plantas. Es importante notar aquí que este experimento prescinde de tratamientos con una densidad menor de la especie foco (i.e. una planta sola en una maceta) ya que no fue nuestro objetivo estimar el efecto de la densidad sino el del cambio en la identidad del vecino (ver también Sackville Hamilton 1994). Durante el período que duró el experimento (ver más abajo), las plantas recibieron luz solar directa durante al menos 8 horas diarias, entre las 9 y las 17 hs aproximadamente.

Cuadro 7.1. Atributos funcionales promedio de las 10 especies incluidas en el experimento. Altura máxima de las plantas (Alt), tamaño de hoja (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), forma foliar (FF), largo radical específico (LRE), volumen radical específico (VRE), peso de semillas (PS). Descripción de los atributos en el *Capítulo 3*. Se resaltan en negrita el máximo y el mínimo para cada atributo. También se muestran la biomasa promedio y la mortalidad de la especie foco (*Tribulus terrestris*), la biomasa promedio de las especies vecinas y la cantidad de repeticiones (macetas) de cada combinación en el experimento (*n*). Las especies se ordenan decrecientemente de acuerdo a su efecto sobre la biomasa de *Tribulus*. Entre paréntesis se muestran los códigos de las especies usados en algunas figuras. *Especie exótica; s/u: sin unidades.

	Alt	**AF**	**AFE**	**CMSF**	**FF**	**LRE**	**VRE**	**PS**	**Biomasa** g		**Mort**	
Especie	cm	cm^2	m^2/kg	s/u	s/u	m/g	cm^3/g	mg	**Vecino**	**Foco**	%	***n***
Portulaca *oleracea** (P)	54	2,40	28,0	0,060	**14,5**	28,7	**3,70**	**0,13**	**2,49**	**0,24**	67	12
Sphaeralcea *miniata* (Sp)	68	2,99	16,4	0,197	22,2	9,6	4,34	0,41	0,26	0,32	54	13
Solanum *euacanthum* (So)	60	4,63	29,3	0,096	18,7	18,0	8,02	1,84	0,33	0,33	50	6
Flaveria *bidentis* (F)	80	5,31	25,5	0,147	22,3	24,5	6,49	0,21	1,60	0,34	53	15
Tribulus *terrestris** (T)	50	2,02	16,8	**0,229**	**22,7**	11,0	3,83	**17,67**	1,06	0,34	57	15
Sclerophylax *arnotii* (Sc)	45	0,75	33,3	**0,042**	22,4	34,6	4,26	14,91	0,49	0,39	53	15
Boerhavia *diffusa** (B)	55	6,75	20,5	0,138	16,4	14,3	4,38	1,39	0,26	0,40	54	13
Amaranthus *standleyanus* (A)	130	1,70	29,0	0,192	16,4	**39,1**	6,67	0,27	0,93	0,51	47	15
Gomphrena *martiana* (G)	**159**	**8,58**	**13,8**	0,210	15,4	**8,0**	5,11	1,72	1,57	0,52	53	15
Euphorbia *catamarcensis* (E)	**15**	**0,51**	**34,5**	0,160	16,3	9,3	6,35	0,12	**0,19**	**0,62**	50	12

Hacia fines de enero de 2014, rellenamos cada maceta con suelo superficial del sitio de estudio. Sobre ese suelo, sembramos una mezcla de resaca que, como sabemos del *Capítulo 4*, es rica en semillas (y además contiene suelo). La resaca representó aproximadamente 1/6 del relleno de la maceta. Tanto el suelo superficial como la resaca fueron colectados al inicio de la estación de crecimiento estival (i.e. fin de noviembre de 2013). Colocamos las macetas sembradas en una batea de 1,5 m por 10 m construida sobre el suelo y dispuesta en dirección E-O (Figura 7.3). Esta batea nos permitió regar las macetas con relativa facilidad mediante sumersión y ascenso capilar. Regamos a las macetas con una frecuencia que reflejara en alguna medida la naturaleza restringida y pulsante de los recursos en los desiertos (Noy-Meir 1973; Reynolds et al. 2004). Es decir que procuramos que las macetas no estuvieran demasiado húmedas todo el tiempo (ya que no sabemos de qué manera podrían reaccionar estas plantas de desierto), lo cual logramos mediante un riego pulsado. El método de riego consistió en llenar la batea con agua hasta alcanzar la mitad de la altura de las macetas y mantener este nivel por 30 minutos, de modo tal de permitir que todo el sustrato en cada maceta se humedeciera. El color del sustrato en las macetas cambia notoriamente cuando se seca (se aclara), indicador que utilizamos para regular la frecuencia de riego. Durante la etapa de germinación y establecimiento de las plántulas, regamos cada dos días para no permitir que el suelo superficial se aclarara (imitando las condiciones de campo luego de una lluvia grande). Luego de terminar esta etapa (ver más abajo), regamos las macetas cada

vez que el sustrato superficial de al menos una maceta se aclaró, lo que llevó a una frecuencia de riego de entre 3 a 7 días. Cabe notar que las macetas que utilizamos como eventuales indicadoras (i.e. las que tuvieran sustrato superficial claro) contenían bastante humedad, al menos en su parte inferior.

Una vez comenzada la germinación (4 días después de la siembra), relevamos la diversidad de las plántulas en cada maceta. Un mes después de la siembra (fin de febrero) consideramos finalizada la etapa de establecimiento y realizamos el raleo de plántulas de modo tal de conseguir las combinaciones deseadas de especies. Obtuvimos 15 réplicas de la mayor parte de las combinaciones (Cuadro 7.1). Al momento del raleo, existió un cierto grado de heterogeneidad entre macetas respecto del tamaño de las plantas. Por esta razón, agrupamos las réplicas de cada tratamiento en bloques de acuerdo al tamaño de las plantas y la posición de cada tratamiento dentro de cada bloque fue aleatorizada. De este modo obtuvimos un diseño en bloques incompletos aleatorizados.

Con la llegada de las primeras heladas, hacia el fin de abril de 2014, dimos por finalizado el experimento. Cosechamos las plantas respetando los bloques del experimento, salvo aquéllas que murieron antes del fin del experimento y fueron inmediatamente cosechadas. Guardamos las plantas cosechadas en sobres de papel y las secamos durante 72 horas en estufa a 60 ^{o}C. La duración total del experimento, desde el inicio de la germinación a la cosecha de las últimas plantas, fue exactamente de 100 días (del 1 de febrero al 12 de mayo). Este período coincidió bastante bien con el período vegetativo que tuvieron en el campo, ese mismo año, las mismas especies utilizadas aquí.

Figura 7.3. Vista general del experimento. Construimos sobre el suelo una batea de 1,5 m por 10 m ubicada en dirección E-O, dentro de la cual colocamos las macetas sembradas. La batea nos permitió regar fácilmente a las macetas mediante sumersión y ascenso capilar.

7.2.2 Análisis de datos

Las respuestas analizadas de las plantas de *Tribulus* fueron la mortalidad (i.e. el cociente entre plantas muertas y plantas totales) y el logaritmo de la inversa de la biomasa aérea seca total al final del experimento o al momento de la muerte. Estas medidas inversas de desempeño son útiles para cuantificar la intensidad de la competencia y hacer así una conexión directa con nuestras predicciones (Figura 7.2). Cabe notar que ln(1/Biomasa) es igual a –ln(Biomasa), es decir que esta medida inversa es simplemente la imagen especular de ln(Biomasa). Por un lado, analizamos los datos de mortalidad de plantas mediante modelos de regresión logística corregidos por sobre-dispersión (Agresti 2002). Esta metodología es la más apropiada para datos con distribución binomial, como la mortalidad (Warton y Hui 2011). En cambio, analizamos los datos del logaritmo de la inversa de la biomasa mediante regresión lineal.

Es importante notar aquí que, en el caso del tratamiento de competencia intra-específica de *Tribulus*, tenemos dos individuos de la especie foco. Si la competencia intra-específica es muy asimétrica, su efecto negativo se diluiría si calculáramos el promedio de las biomasas de los dos individuos en la maceta. Nosotros estamos particularmente interesados en saber qué tan negativa puede ser la competencia para un individuo de *Tribulus*. Por esta razón, en el tratamiento de competencia intra-específica de *Tribulus*, tomamos como respuesta a la biomasa del "perdedor" en cada maceta, i.e. el de menor biomasa de los dos individuos. Como contrapartida, usamos a la biomasa del "ganador" en el análisis que relaciona la biomasa del vecino y la de la especie foco (explicado en el párrafo siguiente). Dicho de otra manera, el perdedor en cada maceta del tratamiento de competencia intra-específica de *Tribulus* es nuestro individuo "foco", mientras que el ganador es el "vecino". Los resultados justifican nuestra decisión, ya que los ganadores en el tratamiento de competencia intra-específica de *Tribulus* alcanzaron el triple de biomasa que los perdedores (Cuadro 7.1).

Utilizamos las técnicas detalladas más arriba para relacionar la mortalidad y la inversa de la biomasa promedio de *Tribulus* (i.e. el promedio de las réplicas) con los atributos de las especies vecinas de acuerdo a los modelos 1, 2, 3 y 4 (Figuras 7.1 y 7.2). Analizamos a cada atributo funcional por separado. Todos los atributos funcionales fueron transformados por el logaritmo y estandarizados antes de los análisis (i.e. centrados respecto de su media y divididos por su desvío estándar) para facilitar la comparación entre ellos. Luego, siguiendo un método similar al que utilizaron Rosch et al. (1997), hicimos una selección de modelos con los atributos que tuvieron alguna relación significativa con el desempeño de *Tribulus*. En el modelo completo a ser evaluado, incluimos cada atributo en las tres formas consideradas en este capítulo: como el módulo de la distancia a *Tribulus* ($|D_i - _{foco}|$), como la distancia al promedio del grupo de especies (D_{i-p}) y como el cuadrado de ésta última (D_{i-p}^2) (ver figuras 7.1 y 7.2). De este modo evaluamos simultáneamente las hipótesis planteadas en este capítulo como predictoras de la habilidad competitiva sobre *Tribulus*. Realizamos la selección de modelos mediante la rutina conocida como *stepwise* (o "paso por paso" en ambas direcciones), implementada con el comando `step` de R (R-Core-Team 2012). Esta rutina evalúa los distintos modelos mediante el criterio de información de Akaike (AIC), el cual es compatible con modelos de regresión lineal pero no lo es con la regresión logística corregidas por sobre-dispersión (en la que se utiliza la *quasi*-verosimilitud en lugar de la verosimilitud). Para sortear este obstáculo, analizamos como respuesta el logit de mortalidad (ln[m/(1-m)]) mediante regresión lineal y luego seleccionamos los distintos modelos alternativos mediante la rutina *stepwise*. Luego, incluimos las variables elegidas por este procedimiento en una regresión logística de la

mortalidad y evaluamos el ajuste entre valores predichos y observados (cf. Keddy et al. 2002). A pesar de las diferencias entre metodologías, el mejor modelo "logit-lineal" hizo predicciones prácticamente idénticas a las de su homólogo logístico (ver figura 7.8; ver también Warton y Hui 2011).

Luego, realizamos un análisis para evaluar el desempeño global de cada uno de los cuatro modelos (i.e. 1, 2, 3 y 4; figuras 7.1 y 7.2). Para tal fin, comparamos los modelos en términos de la variación explicada y la cantidad de parámetros utilizados (el modelo 4 tiene un parámetro más que los demás) para cada atributo por separado y para cada variable respuesta por separado. Consideramos el R^2 como criterio de ajuste para los modelos ajustados al logaritmo de la inversa de la biomasa y el pseudo R^2 para los ajustados a la mortalidad. Calculamos este último siguiendo el método de McFadden basado en la "desvianza" (*deviance*) de los modelos, i.e. $pR^2 = 1 - \text{Desvianza}_{\text{modelo}}/\text{Desvianza}_{\text{nula}}$, donde la $\text{Desvianza}_{\text{nula}}$ es un estimador de la variabilidad de la respuesta y la $\text{Desvianza}_{\text{modelo}}$ es un estimador de la variabilidad *no* explicada por el modelo (ver Agresti 2002). Luego comparamos el ajuste global de los distintos modelos mediante una prueba no paramétrica apareada por atributo funcional siguiendo el método de Wilcoxon-Mann-Whitney con la corrección de Bonferroni (Neuhäuser 2012). Es decir que esta prueba evaluó la consistencia del ranking de los modelos a través de todos los atributos.

Además, describimos la heterogeneidad funcional del conjunto de especies incluidas en este experimento mediante análisis de componentes principales (e.g. Borcard et al. 2011). Del mismo modo que Herben y Goldberg (2014), y como lo hicimos en los *Capítulos 5* y *6*, utilizamos los dos primeros ejes de este análisis como atributos funcionales "compuestos" y los evaluamos como predictores de la intensidad de la competencia de igual manera que lo hicimos con los atributos funcionales simples. Todos los análisis fueron realizados usando R (R-Core-Team 2012).

7.3 Resultados

En el conjunto de especies utilizado para este experimento, existieron dos dimensiones de variación funcional relativamente claras (Figura 7.4). El primer componente principal diferencia a especies erguidas y con hojas relativamente duras (bajo AFE, alto CMSF) y grandes, como *Gomphrena*, de especies rastreras y con hojas relativamente tiernas (alto AFE, bajo CMSF) y chicas, como *Euphorbia* (Figuras 7.4 y 7.5). El segundo componente principal diferencia a especies con semillas grandes, hojas compuestas o lobadas (alto índice de FF) y raíces relativamente duras (bajo VRE), como *Tribulus*, de especies con semillas chicas, hojas enteras y redondeadas (bajo índice de FF) y raíces relativamente tiernas (alto VRE), como *Amaranthus* (Figuras 7.4 y 7.5).

Dos atributos funcionales de los vecinos tuvieron una relación significativa con la mortalidad de *Tribulus*: índice de forma foliar (FF) y volumen radical específico (VRE) (Figura 7.6). Para el caso de la FF, el modelo significativo más simple es el (3), ya que el término lineal del modelo (4) no tuvo un efecto significativo (Figura 7.6). El óptimo de la curva ajustada es un mínimo (Figura 7.6), lo que indica un aumento de la habilidad competitiva de los vecinos hacia valores extremos de FF, tanto altos como bajos (i.e. selección disruptiva, cf. figura 7.2). Respecto del VRE, tanto el modelo (1) como el (2) muestran efectos significativos de la distancia funcional, aunque es el (2) se ajustó un poco mejor a los datos. La pendiente de la curva ajustada por el modelo (2) es negativa

(Figura 7.6), lo que indica un aumento de la habilidad competitiva de los vecinos hacia valores bajos de VRE (i.e. selección direccional, cf. figura 7.2).

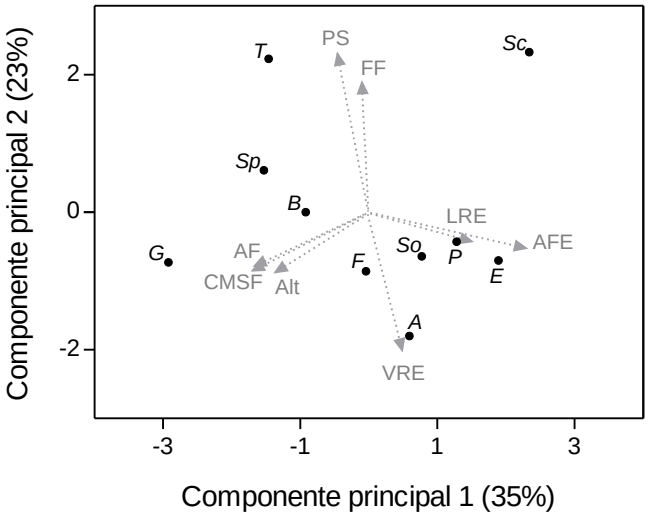


Figura 7.4. Análisis de componentes principales de las 10 especies incluidas en el experimento, caracterizadas por 8 atributos funcionales (ver cuadro 7.1). Los valores de estos atributos fueron transformados por el logaritmo natural para normalizarlos (salvo CMSF). Las flechas grises indican la contribución de cada atributo a los componentes. Se muestra entre paréntesis la variabilidad explicada por cada componente. Códigos de las especies y de los atributos como en el cuadro 7.1.

Figura 7.5. Extremos de los ejes de variación funcional en el experimento de acuerdo a un análisis de componentes principales (Figura 7.4). Se enumeran los caracteres distintivos de cada especie y, entre comillas, la estrategia inferida de acuerdo a Westoby (1998). Las fotos muestran a individuos de estas especies coexistiendo con individuos de *Tribulus* (salvo en el caso de *Gomphrena*) a los 45 días de la emergencia, aproximadamente.

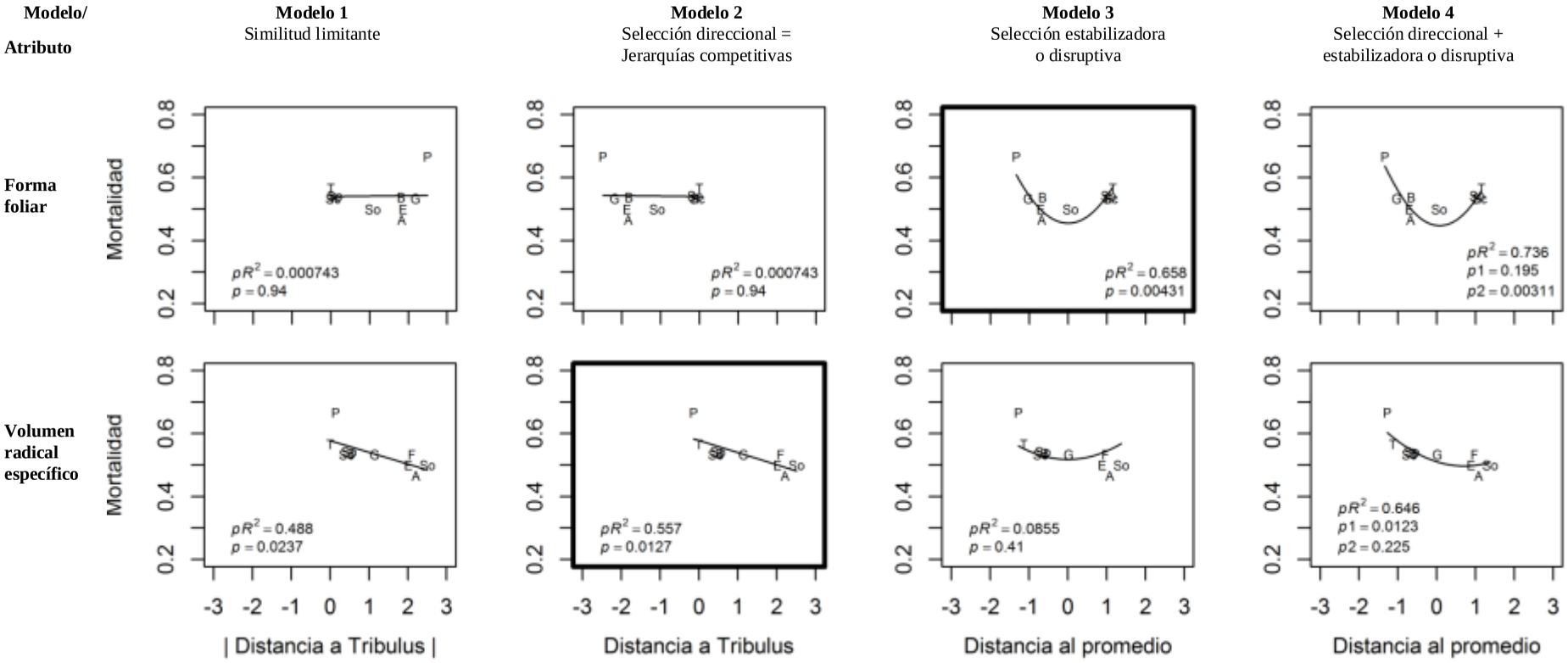


Figura 7.6. Relación ente entre la **mortalidad** de *Tribulus terrestris* (T) y los atributos de las especies acompañantes evaluada por cuatro modelos. Cada modelo se corresponde con una o más hipótesis (ver Figuras 7.1 y 7.2). Solamente se muestran los resultados para los atributos con efectos significativos (p<0,05; p corresponde al parámetro b en los modelos 1, 2 y 3, mientras que $p1$ y $p2$ corresponden a los parámetros b y c en el modelo 4). Los recuadros gruesos indican el mejor modelo para cada atributo, i.e. el de mayor pseudo R^2 (pR^2) a igual número de parámetros significativos. Códigos de las demás especies: *Amaranthus* (A), *Boerhavia* (B), *Euphorbia* (E), *Flaveria* (F), *Gomphrena* (G), *Portulaca* (P), *Sclerophylax* (Sc), *Solanum* (So), *Sphaeralcea* (Sp).

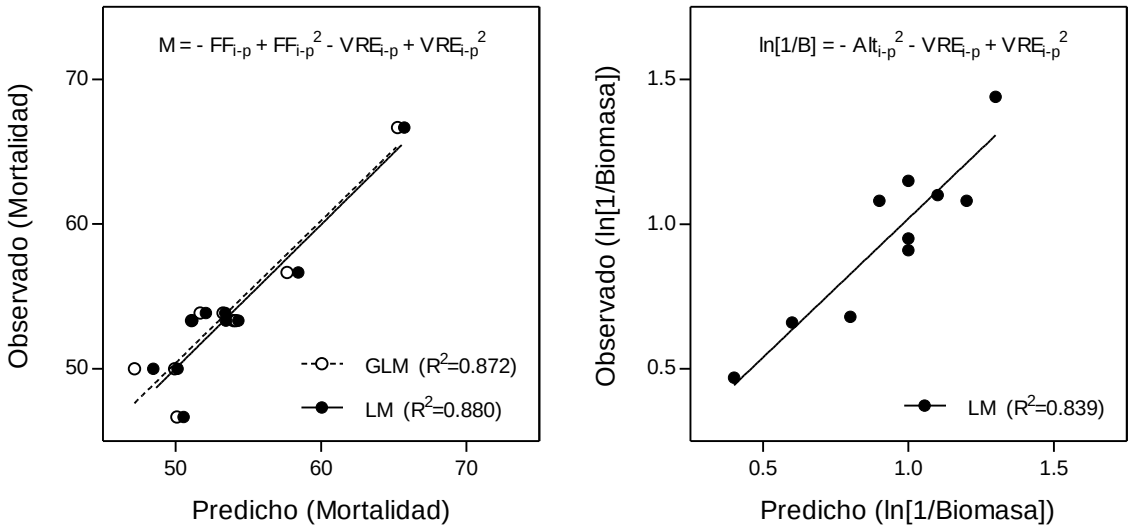


Figura 7.7. Valores promedio observados de mortalidad (panel izquierdo) y de la inversa de la biomasa (panel derecho) de *Tribulus* en función de los predichos por el mejor modelo de acuerdo a una rutina de selección de variables. Cada punto corresponde a una especie. Para el caso de la mortalidad se muestran los resultados de dos modelos con igual estructura, pero ajustados mediante dos procedimientos distintos: LM, corresponde a regresión lineal (del logit de la mortalidad), mientras que GLM corresponde a regresión logística. A pesar de las diferencias entre las metodologías LM y GLM, sus predicciones fueron prácticamente idénticas. Los datos de la inversa de la biomasa fueron solamente analizados mediante regresión lineal. Para ambas variables respuesta, se muestran los atributos que conforman la estructura del modelo. Por ejemplo, FF_{i-p} corresponde a la distancia al promedio de la especie i en términos del índice de forma foliar (cuyo efecto es negativo), mientras que FF_{i-p}^2 es el cuadrado de esta distancia (cuyo efecto es positivo).

La mortalidad de *Tribulus* fue mejor explicada por una combinación de los términos lineales y cuadráticos de FF y VRE (Figura 7.7). Es decir que ambos atributos fueron conservados en el mejor modelo, combinación que aumentó la varianza explicada de un 66% (correspondiente al término cuadrático de la FF, figura 7.6) a un 88%. El signo positivo de los términos cuadráticos de ambos atributos (Figura 7.7) indica que los óptimos son mínimos, mientras que el signo negativo de los términos lineales indica los mínimos están desplazados hacia valores altos de los atributos (i.e. selección direccional y disruptiva). Estos resultados, como podría esperarse, son consistentes con los resultados del análisis de los atributos por separado (cf. modelo 4 en figura 7.6).

Por otro lado, tres atributos funcionales de los vecinos tuvieron una relación significativa con el logaritmo de la inversa de la biomasa final de *Tribulus*: altura máxima, tamaño de hoja o área foliar y volumen radical específico (Figura 7.8). Para el caso de la altura máxima, los modelos significativos más simples fueron el (1) y el (3), los cuales ajustaron igualmente bien a los datos (Figura 7.8). La pendiente de la curva ajustada por el modelo (1) es negativa (Figura 7.8), lo cual indica que la habilidad competitiva de los vecinos aumenta con la similitud a *Tribulus* en términos de altura máxima (i.e. similitud limitante, cf. figura 7.2). Además, el óptimo de la curva ajustada por el modelo (3) es un máximo (Figura 7.8), lo que indica un aumento de la habilidad competitiva de los vecinos hacia valores intermedios de altura máxima (i.e. selección estabilizadora, cf. figura 7.2). La coincidencia entre ambos patrones se debe a que la

altura máxima de *Tribulus* está muy cerca del promedio de las especies en el experimento, luego de la transformación logarítmica (Figura 7.8; cuadro 7.1). Respecto del área foliar (AF), el modelo significativo más simple es el (3); el término lineal del modelo (4) tampoco tuvo un efecto significativo en este caso (Figura 7.8). El óptimo de la curva ajustada por el modelo (3) es un máximo (Figura 7.8), lo que indica un aumento de la habilidad competitiva de los vecinos hacia valores intermedios de AF (i.e. selección estabilizadora, cf. figura 7.2). En cambio, respecto del volumen radical específico (VRE), tanto el término lineal como el cuadrático tuvieron efectos significativos sobre la biomasa de *Tribulus* (Figura 7.8). En este caso, el óptimo de la curva ajustada por el modelo (4) es un mínimo (Figura 7.8), lo que indica un aumento de la habilidad competitiva de los vecinos hacia valores extremos de VRE (i.e. selección disruptiva, cf. figura 7.2). Pero además, el término direccional significativo (y negativo, ecuación no mostrada) indica que el mínimo está desplazado hacia valores altos de VRE, lo que implica que la habilidad competitiva de los vecinos es mayor en el extremo inferior que en el extremo superior del gradiente (i.e. selección direccional y disruptiva, cf. figura 7.2).

El logaritmo de la inversa de la biomasa fue mejor explicado por una combinación de los términos lineal y cuadrático del volumen radical específico (VRE) más el término cuadrático de la altura máxima (Figura 7.7). Si bien el término cuadrático y el módulo de la distancia a *Tribulus* respecto del área foliar (AF) tuvieron efectos significativos cuando los atributos fueron analizados por separado (Figura 7.8), no fueron conservados en el mejor modelo. Esto se debe a la alta covariancia entre altura máxima y AF (tanto en sus términos lineales como cuadráticos) y a que, como se dijo más arriba, la altura máxima de *Tribulus* está muy cerca del promedio de las especies en el experimento y, en consecuencia, el término cuadrático de la altura cumple la misma función en el modelo que el módulo de la distancia a *Tribulus* respecto de este atributo. Los atributos combinados en el mejor modelo aumentaron la varianza explicada de un 68% (correspondiente al término cuadrático de la altura, figura 7.8) a un 84% (Figura 7.8). Al igual que con la mortalidad, los signos de los términos asociados al VRE indican un mínimo desplazado hacia valores altos del atributo (i.e. selección direccional y disruptiva), lo cual es consistente con el análisis de los atributos por separado (cf. figura 7.8). El signo negativo del término cuadrático de la altura máxima indica un máximo ubicado en valores intermedios del atributo (i.e. selección estabilizadora), lo que también es consistente con el análisis de los atributos por separado (cf. figura 7.8). Tomando el conjunto de resultados de mortalidad y biomasa, las especies con mayor habilidad competitiva sobre *Tribulus* fueron aquéllas con valores intermedios de altura y tamaño de hoja y valores extremos de índice de forma foliar y volumen radical específico, siendo el extremo inferior del VRE más competitivo que el superior.

Como hemos visto, cada uno de cuatro modelos evaluados aquí se ajustó mejor a los datos que los restantes en alguna combinación de variable respuesta y atributo funcional (Figuras 7.5 y 7.7). Por ejemplo, el modelo 2 (Selección direccional) fue el que mejor describió la relación entre VRE y mortalidad (Figura 7.5), mientras que el modelo 3 (Selección estabilizadora) lo hizo mejor que el resto para la relación entre tamaño de hoja y el logaritmo de la inversa de la biomasa (Figura 7.7). Además de esto, podemos ver que, al considerar todos los atributos juntos, el modelo cuadrático completo (modelo 4, figura 7.2) se ajustó *en promedio* significativamente mejor a los datos que los modelos restantes, tanto para los datos de mortalidad como para los de biomasa (Figura 7.9).

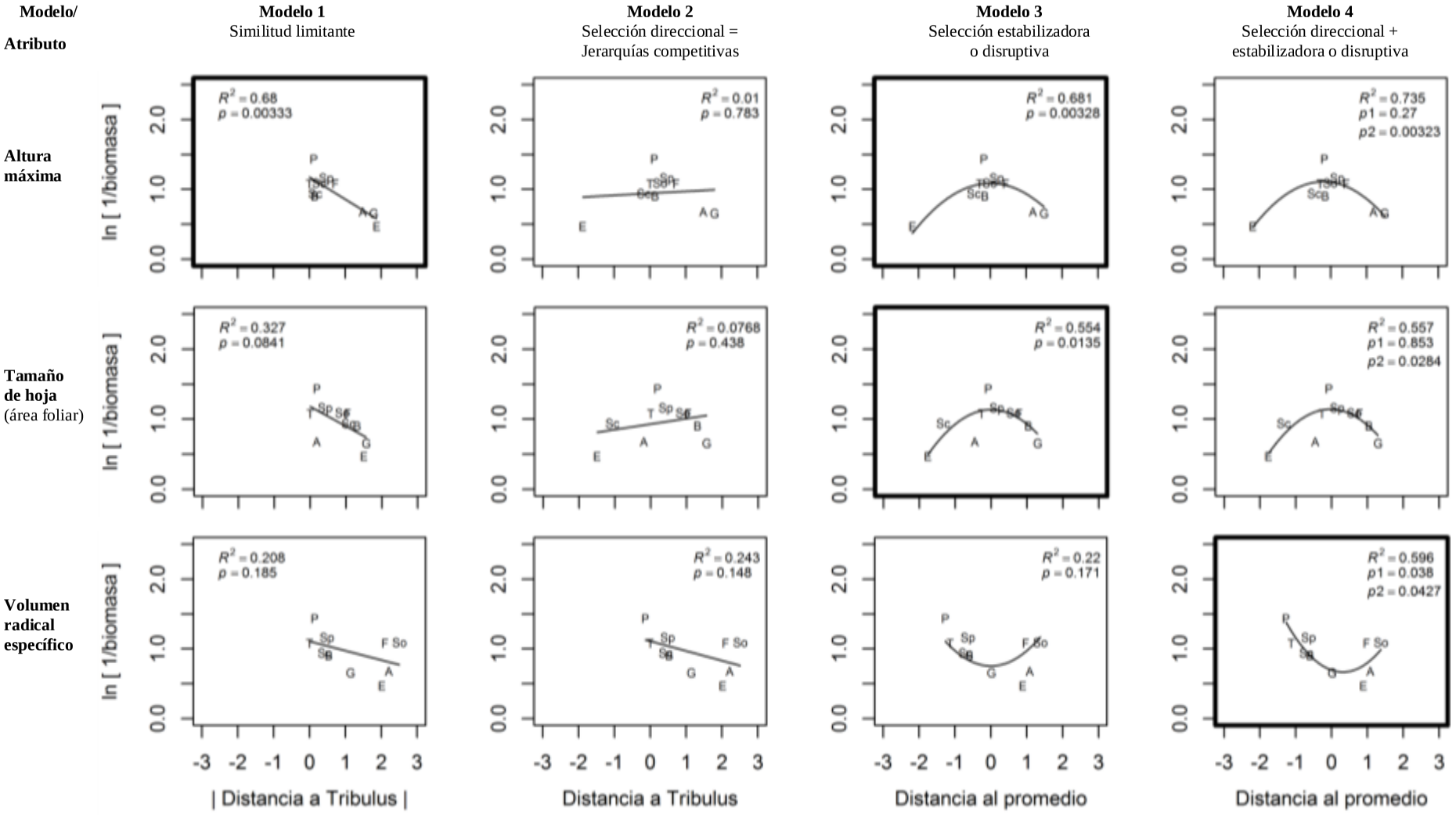


Figura 7.8. Relación ente el logaritmo de la inversa de la **biomasa final** de *Tribulus terrestris* (T) y los atributos de las especies acompañantes evaluada por 4 modelos. *Amaranthus* (A), *Boerhavia* (B), *Euphorbia* (E), *Flaveria* (F), *Gomphrena* (G), *Portulaca* (P), *Sclerophylax* (Sc), *Solanum* (So), *Sphaeralcea* (Sp). Otras leyendas como en la figura 7.6.

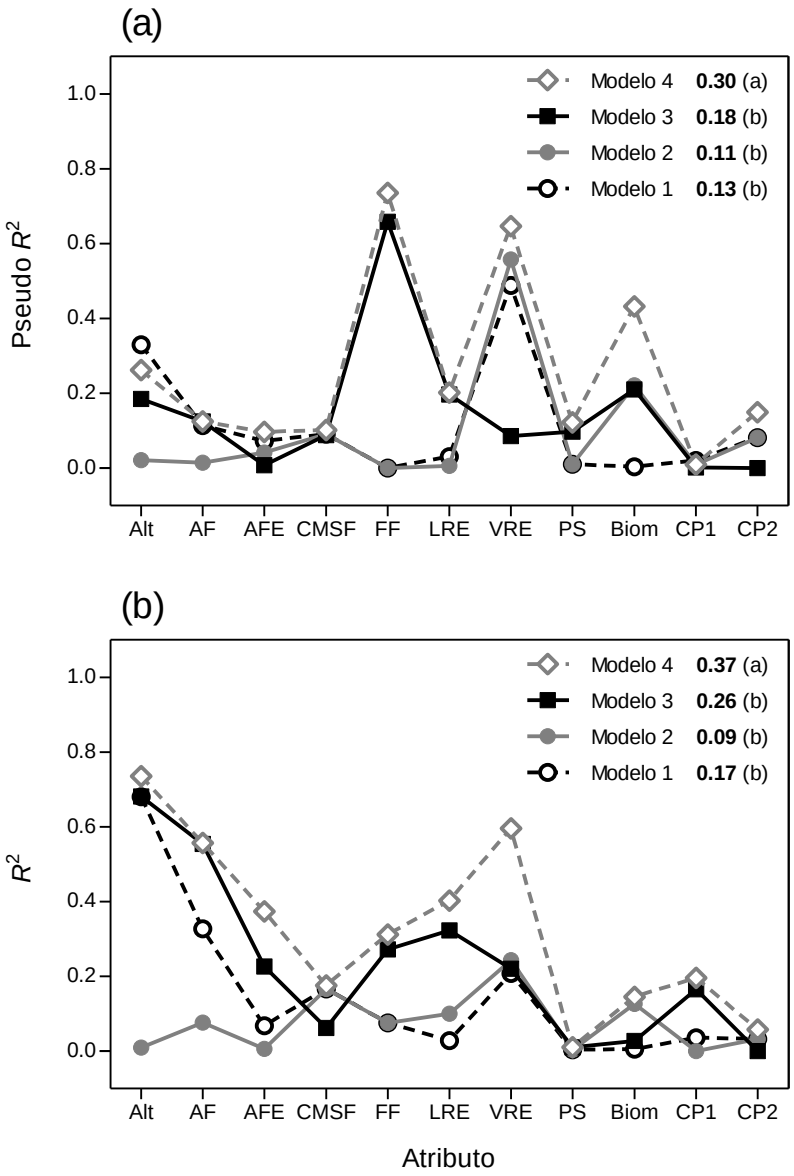


Figura 7.9. Ajuste a los datos de mortalidad (a) y logaritmo de la inversa de la biomasa final (b) de *Tribulus terrestris* de cuatro modelos estadísticos (1, 2, 3 y 4). Cada modelo se relaciona con una o más hipótesis respecto del efecto de los atributos de las especies vecinas sobre la intensidad de la competencia inpuesta sobre *Tribulus* (ver figuras 7.1 y 7.2). Biom es la biomasa final promedio de los vecinos, mientras que CP1 y CP1 son los dos componentes principales de la Figura 7.3; los restantes son los atributos simples mostrados en el cuadro 7.1 (a partir de los cuales se calcularon los CP). Mostramos en negrita los valores de ajuste promedio para cada modelo, excluyendo a los CP1y CP2, porque estarían espuriamente relacionados con los atributos simples. Las letras entre paréntesis indican diferencias significativas entre modelos según una prueba no paramétrica apareada (p<0,05). El Pseudo R^2 se calcula como 1 - $\text{Desvianza}_{\text{modelo}}$/ $\text{Desvianza}_{\text{nula}}$ (ver sección 7.2.2).

7.4 Discusión

7.4.1 Atributos funcionales de las especies y su relación empírica con la habilidad competitiva

En este capítulo evaluamos la relación entre nueve atributos funcionales más dos atributos "compuestos" (los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales basado en los atributos) y el desempeño de una especie foco, *Tribulus terrestris*. Los dos atributos compuestos (Figura 7.4) explicaron una proporción muy baja de la habilidad competitiva sobre *Tribulus* (<20%) y no mostraron efectos significativos. En cambio, dos atributos funcionales mostraron efectos significativos sobre la supervivencia de *Tribulus* y tres sobre su biomasa cuando fueron analizados por separado. Como discutimos en el *Capítulo 6*, es probable que los ejes funcionales multivariados enmascaren los efectos de atributos funcionales simples, los cuales son en sí mismos indicadores de compromisos complejos en la asignación de recursos de las plantas (cf. Spasojevic y Suding 2012; Butterfield y Suding 2013; Herben y Goldberg 2014).

El tamaño de las plantas, el área foliar específica y/o la tasa de crecimiento fueron identificados como los atributos que mejor explicaban el efecto competitivo de las especies en distintos experimentos (e.g. Gaudet y Keddy 1988; Goldberg y Landa 1991; Rosch et al. 1997; Freckleton y Watkinson 2001; Keddy et al. 2002; Kunstler et al. 2012; Kraft et al. 2014). Sin embargo, todos estos estudios analizaron la relación entre los atributos y el efecto competitivo mediante correlaciones o regresiones lineales, las cuales únicamente detectan efectos direccionales. Sólo muy recientemente se incorporó la posibilidad de evaluar esta relación desde la perspectiva de la hipótesis de similitud limitante (Kunstler et al. 2012; Kraft et al. 2014). El marco conceptual propuesto aquí permite que la relación entre atributos funcionales y el efecto de la competencia pueda ser curvilínea, con máximos y con mínimos, lo cual diversifica las expectativas respecto de las hipótesis de similitud limitante y de jerarquías competitivas. Incluso, nuestros resultados indican que las relaciones curvilíneas entre atributos y habilidad competitiva pueden ser la regla más que la excepción (ver también Mason et al. 2005; Navas y Violle 2009).

7.4.2 Diferenciación funcional y habilidad competitiva

La relación entre diferenciación funcional y el efecto de la competencia varió con el tipo de respuesta medida sobre la especie foco (*Tribulus terrestris*), i.e. mortalidad o biomasa. Estas relaciones fueron en general más ajustadas (o menos ruidosas) en el caso de la biomasa que en el de la mortalidad, patrón que concuerda con lo observado en varios experimentos llevados a cabo en distintos ambientes, incluyendo desiertos (Goldberg et al. 2001). Este patrón puede estar asociado a la diferente naturaleza de las respuestas (binaria vs. continua), las que a su vez pueden estar gobernadas por mecanismos distintos. En particular, es posible que el crecimiento sea más sensible a la adquisición de recursos y la competencia por explotación, mientras que la supervivencia pueda depender de mecanismos relacionados con la retención de los recursos mínimos y necesarios para el mantenimiento de los individuos (Goldberg et al. 2001). Si bien no tenemos datos para dilucidar esta cuestión, intentaremos al menos retomar esta idea para explicar las relaciones entre los atributos de las especies evaluadas y las respuestas competitivas de *Tribulus*.

La mortalidad de *Tribulus* estuvo lineal y negativamente asociada con el volumen radical específico (VRE) de sus vecinos. Es decir que la habilidad competitiva de los vecinos disminuyó con el VRE, lo que es consistente con un mecanismo de selección direccional y con la formación de una jerarquía competitiva. El VRE (volumen/peso seco) es una medida inversa de la densidad de los tejidos radicales y refleja un compromiso entre velocidad de crecimiento y, por otro, la durabilidad de los tejidos y la resistencia a la herbivoría y al embolismo por estrés hídrico (Eissenstat 1997; Wahl y Ryser 2000). Es decir que raíces con mayor VRE pueden crecer más rápido, pero son menos durables y resistentes que aquéllas con bajo VRE. El riego en nuestro experimento fue por pulsos de inundación, mientras que el sustrato en las macetas tendría limitada conductividad hidráulica debido a su textura arenosa. Estas condiciones pudieron haber afectado diferencialmente el mantenimiento de la conductividad hidráulica de las plantas con alto VRE y, posiblemente, con baja resistencia al embolismo (como *Amaranthus* y *Solanum*). En base a esto, proponemos que las condiciones del experimento (suelo con baja conductividad hidráulica y pulsos de oferta de agua) habrían impedido a las especies con alto VRE excluir competitivamente a *Tribulus* tanto como lo hicieron aquéllas con bajo VRE (como *Portulaca* y *Sclerophylax*).

Por otro lado, los resultados de biomasa final de *Tribulus* muestran que la intensidad de la competencia es máxima en valores intermedios-altos de VRE, patrón consistente con un proceso de selección direccional y disruptiva. Es decir que las especies en el extremo superior del gradiente de VRE, si bien no comprometieron la supervivencia de *Tribulus*, sí comprometieron su crecimiento. Siguiendo el razonamiento del párrafo anterior, es posible que las especies con alto VRE sufrieran embolismo radical pero que luego pudieran recuperar la exploración del suelo de las macetas gracias a una alta tasa de crecimiento radical. Volviendo a las ideas de Goldberg et al. (2001), proponemos que las especies con alto VRE ofrecerían a los individuos de *Tribulus* (los que tienen bajo VRE) más oportunidades para obtener los recursos necesarios para la supervivencia, pero no en cantidad suficiente como para crecer sosteniblemente.

El índice de forma de las hojas (FF) estuvo significativamente asociada a la mortalidad de *Tribulus*. Los resultados indican que la habilidad competitiva de los vecinos aumentó hacia valores extremos de FF, lo que es consistente con el mecanismo de selección disruptiva. Otros trabajos han mostrado asociaciones lineales entre la forma de las hojas y el efecto competitivo de las plantas, aunque no se explicitaron los posibles mecanismos detrás de la relación (Gaudet y Keddy 1988; Keddy et al. 2002). En parte esto se puede deber a que la forma de las hojas es un atributo complejo cuyo significado adaptativo es difícil de determinar (Givnish y Vermeij 1976; Givnish 1987). Según Givnish (1987), la forma de la hoja responde, al menos en parte, a un compromiso entre la eficiencia en la disipación del calor y los costos de construcción por unidad de área fotosintética (ambos aumentan con la forma). En este marco, nuestros resultados sugieren dos estrategias con réditos similares frente a *Tribulus*: tolerar las altas temperaturas del verano mediante hojas compuestas, alargadas o lobuladas (e.g. *Flaveria* y *Sclerophylax*) o recuperar el crecimiento luego de eventuales estreses térmicos mediante hojas más eficientes fotosintéticamente (como *Portulaca* y *Boerhavia*).

La altura máxima y el tamaño de hoja (o área foliar, AF) de los vecinos, atributos positivamente correlacionados entre sí, mostraron efectos similares sobre la biomasa final de *Tribulus*. Los resultados indican que la habilidad competitiva de los vecinos

disminuyó hacia valores extremos de ambos atributos, lo que es consistente con el mecanismo de selección estabilizadora. Además, debido a que la altura máxima y el AF de *Tribulus* están cerca del promedio de las especies en el experimento, los resultados también apoyan la hipótesis de similitud limitante, aunque marginalmente en el caso del AF. Tanto la altura de las plantas como el AF son atributos positivamente relacionados con la habilidad competitiva cuando la luz es limitante (Givnish y Vermeij 1976; Givnish 1987; Westoby et al. 2002). Sin embargo, mantener plantas altas y hojas grandes es energéticamente costoso, por lo que sólo serían caracteres ventajosos sólo si existiera poca luz y una oferta adecuada de recursos (Westoby et al. 2002). El crecimiento en alto también expone a las hojas al daño y a las plantas al volteo en caso de vientos fuertes. Las condiciones de nuestro experimento fueron las típicas de San Juan durante el verano: muy alta radiación solar y, ocasionalmente, vientos muy fuertes provenientes del sur (*Capítulo 2*). En este contexto, los resultados parecen indicar que habría habido una combinación óptima de altura y AF en el experimento. Por un lado, las especies altas y con hojas grandes (como *Gomphrena*) fueron menos competitivas posiblemente porque estuvieron más expuestas a los vientos fuertes y porque habrían invertido en estructuras que no ofrecieron ventajas frente a una especie rastrera como *Tribulus*. En el otro extremo, las especies muy bajas y con hojas muy chicas (como *Euphorbia*) podrían haber sufrido el sombreo de las planta de *Tribulus*.

7.4.3 Consecuencias para el proceso de invasión

La hipótesis de similitud limitante no fue la que mejor predijo el resultado de la competencia sobre *Tribulus terrestris* en nuestro experimento. Es decir que la competencia intra-específica no fue la más intensa, especialmente cuando ésta se evaluó a través de la biomasa de *Tribulus*. A primera vista, estos resultados no parecen concordar con un meta análisis reciente que muestra que la intensidad de la competencia es mayor si la comunidad residente cuenta con especies de su mismo grupo funcional (Price y Pärtel 2013). Sin embargo, es importante notar que este meta análisis (al igual que los trabajos que aportaron sus datos) se basa en la clasificación de grupos funcionales y considera a la similitud funcional como una variable binaria, i.e. mismo grupo funcional o distinto (Price y Pärtel 2013). Nuestra aproximación, en cambio, considera a la similitud funcional como una variable continua, de modo tal de evitar la clasificación (muchas veces arbitraria) de grupos funcionales y admitir distintos niveles de similitud, lo que parecería más *natural*. Creemos que esta aproximación ayudará a compatibilizar las posibles discrepancias entre resultados obtenidos al mirar dentro de un grupo funcional (como el de las anuales de nuestro experimento) y los patrones entre grupos funcionales.

El conjunto de resultados de mortalidad y biomasa indica la existencia de jerarquías competitivas, pero no solamente en el sentido estricto planteado aquí, i.e. de acuerdo a un proceso de selección direccional de la habilidad competitiva. Las jerarquías competitivas también se formaron a partir de un óptimo funcional intermedio (selección estabilizadora) o de los dos extremos del gradiente funcional (selección disruptiva), dependiendo del atributo. En el tope de estas jerarquías no estuvo *Tribulus* sino otra especie exótica, *Portulaca oleracea*. Éste sería un ejemplo contrario al proceso conocido como "*invasional meltdown*", según el cual las especies exóticas se facilitan unas a otras (Simberloff 2006). Más bien, los resultados coinciden con un trabajo de revisión reciente que indica que las interacciones negativas entre especies de plantas invasoras son más frecuentes que las positivas (Kuebbing y Nuñez 2014). Además, algunas especies nativas, como *Sphaeralcea miniata* y *Flaveria bidentis*, fueron

relativamente competitivas y también podrían ejercer algún nivel de contención a la invasión de *Tribulus*. En realidad, los resultados muestran que la competencia de los vecinos no excluyó totalmente a *Tribulus* del experimento. Esto concuerda con la noción de que la competencia con la vegetación establecida no evita las invasiones sino que, en todo caso, puede limitar la abundancia de los invasores una vez que se establecen (Levine et al. 2004). En conjunto, nuestros resultados concuerdan con la hipótesis de que el éxito de los invasores no está determinado por una similitud funcional limitante, sino por jerarquías competitivas dentro del conjunto de especies coexistentes (Kunstler et al. 2012).

Capítulo 8

Conclusiones generales

8.1 Recapitulación de los resultados principales y limitaciones para su interpretación

8.1.1 Efectos de los arbustos dominantes y el ganado sobre la comunidad de anuales

La evidencia colectada en esta tesis indica que los arbustos dominantes (*Bulnesia retama*) son una pieza clave para la dinámica de las comunidades anuales de los Médanos de Guayamas. Por un lado, parecen funcionar como trampas para semillas de las especies anuales (y perennes también) aparentemente transportadas por el agua y/o el viento (*Capítulo 4*). Por otro, parecen facilitar el establecimiento de la mayoría de las especies invernales y estivales (*Capítulo 5*). Concluimos que, mediante estos mecanismos de interacción planta-semilla y planta-planta, los arbustos contribuirían al mantenimiento de los parches de vegetación en este desierto (cf. Aguiar y Sala 1999; Flores y Jurado 2003). El efecto facilitador de *Bulnesia*, estimado a partir de la densidad de plantas establecidas, fue sensiblemente mayor en invierno que en verano (*Capítulo 5*). En coincidencia con la primera versión de la hipótesis de gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994), proponemos que los arbustos facilitan el establecimiento de plantas especialmente en invierno porque sería el período de mayor estrés hídrico durante el año.

Más allá del efecto promedio, la magnitud de la influencia benefactora de *Bulnesia* varió entre especies anuales y parte de esta variación fue explicada por los atributos funcionales de éstas. En primer lugar, los resultados del banco de semillas sugieren que la escorrentía movería preferencialmente a las semillas grandes y oblongas (a menos que tengan apéndices que restrinjan la dispersión secundaria), parte de las cuales serían atrapadas en la vecindad de los arbustos (*Capítulo 4*). En segundo lugar, la distribución de las plantas establecidas en el campo sugiere que los arbustos beneficiarían a especies adquisitivas y estrés-intolerantes, mientras que tendrían un efecto neutro o negativo sobre especies con adaptaciones al estrés hídrico/térmico, como hojas esclerófilas o suculentas (*Capítulo 5*). En el contexto de las nuevas versiones de la hipótesis de gradiente de estrés (Michalet et al. 2006; Maestre et al. 2009; Holmgren y Scheffer 2010), los resultados parecen indicar que el nivel de estrés sufrido por las plantas en general en el sitio de estudio no sería tan alto como para impedir que *Bulnesia* (una especie estrés-tolerante) facilite el establecimiento de otras especies. A nivel regional, los arbustos actuarían expandiendo el área de distribución de estas especies estrés-intolerantes hacia zonas en las que no podrían establecerse (ver Bruno et al. 2003), como es el caso de *Bowlesia incana*, que es una especie preponderantemente pampeana.

Ninguno de los efectos de los arbustos sobre las plantas anuales parece haber sido afectado sensiblemente por el ganado doméstico (cabras y caballos). Sin embargo, encontramos que el ganado parece haber promovido a especies con estrategia estrés-tolerantes y perjudicado a otras relativamente adquisitivas, al menos en invierno (*Capítulo 5*). Interpretamos que los atributos asociados con la tolerancia al estrés abiótico en el gremio de invernales posiblemente estén asociados, directa o indirectamente, con mecanismos de resistencia a los efectos tróficos (i.e. consumo) y/o no-tróficos (e.g. pisoteo) del ganado (cf. Bazzaz et al. 1987; Mole 1994; Koricheva 2002).

8.1.2 Diferenciación funcional, competencia y abundancia en la comunidad de anuales

Los resultados de campo indican que la diferenciación funcional respecto del promedio de la comunidad tendría consecuencias sobre la abundancia de las especies contrastantes entre invierno y verano (*Capítulo 6*). En invierno, preponderaron las respuestas consistentes con una selección estabilizadora, por lo que la diferenciación funcional parece ser perjudicial para las especies. En verano, en cambio, preponderaron las respuestas consistentes con procesos de selección direccional y disruptiva, lo que sugiere que la diferenciación funcional puede ser ventajosa. Es muy interesante ver que estos resultados apoyan nuestras dos hipótesis antagónicas sobre filtrado ambiental y similitud limitante, aunque en condiciones ambientales distintas. En conjunto, estos resultados apoyan el modelo planteado por Weiher y Keddy (1995), según el cual la importancia relativa del filtrado ambiental respecto de la similitud limitante aumenta con la severidad del ambiente (cf. Navas y Violle 2009). En nuestro caso, la aridez de los inviernos obligaría a la convergencia funcional (por filtrado ambiental), mientras que las lluvias estivales permitirían la diferenciación o divergencia de estrategias (posiblemente, por similitud limitante).

El experimento de macetas mostró resultados relevantes para entender con mayor profundidad los mecanismos de ensamble de la comunidad (*Capítulo 7*). Uno de los resultados más interesantes e importantes fue que las especies menos competitivas frente a *Tribulus* fueron aquéllas con atributos consistentes con una estrategia adquisitiva o de rápido crecimiento (i.e. plantas potencialmente grandes, hojas grandes y enteras; *Capítulo 7*). Este resultado apoya la visión de que la habilidad competitiva no es un atributo intrínseco de las especies, sino que es dependiente del contexto ambiental (e.g. Crawley et al. 1996). Otro resultado importante fue que la hipótesis de similitud limitante no fue la que mejor predijo el efecto competitivo sobre *Tribulus* (*Capítulo 7*). Por el contrario, en coincidencia con los resultados de Kunstler et al. (2012), nuestros datos sugieren que la intensidad de la competencia no estuvo determinada por una similitud funcional limitante, sino por jerarquías competitivas dentro del conjunto de especies coexistentes.

Los resultados del experimento de macetas, realizado con especies estivales, no parecen coincidir totalmente con lo reportado para este gremio en el campo. Esta inconsistencia se debe a que *Tribulus* fue la especie dominante en el campo, pero no lo fue en el experimento. Existen varias explicaciones posibles. Primero, las macetas pueden no reproducir las condiciones ambientales del campo (Cousens 2000). Segundo, el experimento fue diseñado para evaluar efectos competitivos luego, y no antes, del establecimiento de plantas. Tercero, y más importante, los patrones observados en el experimento resultan de interacciones planta-planta en una escala espacio-temporal muy fina (o de poca extensión), mientras que los patrones de campo son el resultado de procesos demográficos que involucran la dispersión de individuos en una escala de mayor extensión espacio-temporal. Es posible que el éxito de *Tribulus* en el campo no esté totalmente ligado a su desempeño competitivo luego del establecimiento, sino que dependa fuertemente de la dispersión de propágulos y el establecimiento de plántulas, tema que abordaremos en la sección siguiente. Por lo pronto, podemos concluir que los efectos de la diferenciación funcional pueden cambiar con la escala de percepción (cf. Weiher y Keddy 1995).

8.1.3 Claves para el éxito de las anuales invasoras

Las especies nativas fueron más abundantes que las exóticas durante la estación fría, que es más seca, y viceversa durante la estación cálida, cuando el balance hídrico es más favorable (*Capítulo 5*). La mayor dominancia de especies exóticas aparentemente coincidente con un nivel de estrés menor es consistente con la teoría del "equilibrio dinámico" aplicada a las invasiones (Huston 2004). Además, las especies exóticas parecieron ser beneficiadas por el ganado doméstico (cabras y caballos), mientras que encontramos lo contrario para las nativas. Esto sería consistente con la hipótesis de que los disturbios favorecen a las invasiones cuando ocurren con una intensidad o frecuencia distinta a la histórica (Alpert et al. 2000). Es probable que para nuestro sitio de estudio, como para el resto de Argentina, el pastoreo por ganado doméstico (con sus efectos tróficos y no-tróficos) sea un disturbio relativamente reciente en la historia evolutiva de las especies (Milchunas et al. 1988).

El camino al éxito parece haber sido distinto entre exóticas invernales y estivales, al menos en lo que respecta a la diferenciación funcional respecto de las nativas. En invierno, el pasto exótico *Schismus barbatus* fue una de las especies más abundantes y fue claramente más abundante que las otras exóticas en el gremio, *Parietaria debilis* y *Sisymbrium irio* (*Capítulo 5*). A pesar de ser el único pasto invernal, *Schismus* es similar a las nativas respecto de los dos atributos funcionales que estuvieron relacionados con la abundancia de las especies, i.e. el área foliar específica y la altura máxima. Estos resultados apoyan la visión de que el establecimiento exitoso de una especie exótica puede ocurrir sin necesidad de diferenciación funcional o de "nicho" respecto de las nativas (Daleo et al. 2009; MacDougall et al. 2009). Aparentemente, *Schismus* tendría ventajas de *fitness* sobre las nativas, lo cual podría resultar en la exclusión competitiva de aquellas nativas funcionalmente similares a ésta (ver MacDougall et al. 2009).

En verano, *Tribulus terrestris* fue la exótica más abundante y la especie dominante en la comunidad, especialmente en los inter-canopeos, los cuales ocupan la mayor superficie del sitio de estudio (*Capítulo 5*). *Tribulus* se diferenció del promedio de la comunidad en términos de los dos atributos funcionales que estuvieron relacionados con la abundancia: es una especie con hojas esclerófilas y semillas (mericarpos) grandes (*Capítulo 6*). Ambas características serían ventajosas al momento de ocupar los inter-canopeos bajo el caluroso verano sanjuanino (*Capítulo 6*). Aplicando las ideas de Weiher y Keddy (1995), proponemos que la probabilidad de que las especies exóticas se convirtieran en abundantes habría aumentado con la similitud o convergencia funcional a las nativas en el ambiente más severo (el invierno), mientras que habría aumentado con la disimilitud o divergencia funcional en el ambiente menos severo (el verano) (cf. Alpert et al. 2000; Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010).

Como adelantamos en la sección anterior (8.1.2), es posible que el rédito ecológico que *Tribulus* obtiene de su diferenciación funcional no esté totalmente ligado a su desempeño en la competencia planta-planta luego del establecimiento. Discutimos también que la escorrentía parece tener un efecto notorio sobre la distribución de semillas en el sitio de estudio (Sección 8.1.1). Sin embargo, vimos que las semillas de *Tribulus* parecen resistir el arrastre de la escorrentía, posiblemente debido a que sus espinas las anclan en el suelo de los inter-canopeos (*Capítulo 4*). En este caso, las espinas funcionarían como un mecanismo de anti-dispersión con un alto valor adaptativo (cf. Ellner y Shmida 1981). Lo más interesante es que ninguna otra especie en la comunidad tiene semillas con apéndices que podrían funcionar como mecanismos de anti-dispersión. Actualmente, *Tribulus* parece encontrarse en el tope de la jerarquía

de dominancia en la comunidad de anuales, aparentemente debido a que se diferencia del resto de las especies en algunos atributos clave para la ocupación del espacio y la tolerancia al estrés hídrico/térmico.

8.1.4 Limitaciones

Esta tesis fue construida sobre estudios observacionales (*Capítulos 3* a *6*) y experimentales (*Capítulo 7*). Ambas aproximaciones tienen virtudes y limitaciones (ver e.g. González Del Solar y Marone 2010). La observación en el campo permite una descripción "realista" de patrones, aunque es difícil (sino imposible) a partir de estos datos establecer relaciones entre causa y efecto, ya que muchos mecanismos pueden resultar en un mismo patrón. Además, la representatividad de los patrones descriptos depende del diseño y la escala espacio-temporal elegidos para el muestreo. Nuestros datos no escapan a estas limitaciones. Por un lado, no podemos distinguir con total certeza todos aquellos mecanismos que llevan a un determinado número de individuos en un sitio: reproducción y mortalidad *in situ*, inmigración y emigración. En el caso de las semillas no dormidas se suma el proceso de dormición de semillas como fuente de incertidumbre. En consecuencia, todos los mecanismos invocados en las discusiones de resultados no son más que explicaciones en mayor o menor medida plausibles, las cuales deben ser puestas a prueba explícitamente mediante experimentación (González Del Solar y Marone 2010). Además, es probable que la ventana de tiempo en la que fueron tomados los datos haya sido pequeña respecto de la variación interanual de los procesos ecológicos, típicamente alta en los desiertos (Gutterman 2002; Whitford 2002; Ward 2009). Es posible entonces que estudios de más largo plazo o de igual plazo, pero realizados en otro momento, provean resultados distintos.

Por otro lado, la experimentación permite aislar el mecanismo de interés mediante el control de otros factores intervinientes, lo que necesariamente limita el realismo de sus resultados (González Del Solar y Marone 2010). Nuestro experimento fue realizado con macetas dispuestas en un invernadero y regadas periódicamente, condiciones que pueden no reproducir las experimentadas por las plantas en el campo. De hecho, los resultados del experimento no coincidieron totalmente con lo observado en el campo, ya que, por ejemplo, *Tribulus* fue la especie dominante en el campo, pero no lo fue en el experimento. Sin embargo, el experimento fue exitoso en términos del objetivo para el que fue diseñado, i.e. evaluar el supuesto darwiniano de que la intensidad de la competencia aumenta con la similitud funcional entre plantas.

8.2 Contribuciones de esta tesis

8.2.1 A la ecología general

Comprender la distribución y abundancia conjunta de los organismos vivos constituye el corazón de la ecología de comunidades (Keddy 1992a; Lawton 1999; Hubbell 2005; McGill et al. 2006; Vellend 2010). Llamativamente, hasta el momento, han sido muy pocos los esfuerzos por evaluar cuantitativamente la relación entre los atributos de las especies y su abundancia (Cornwell y Ackerly 2010; Shipley 2010; Bernard-Verdier et al. 2012; Laughlin y Laughlin 2013; aunque la relación con los atributos de las semillas parece ser una excepción, ver Leishman y Murray 2001; Levine y Rees 2002; Pakeman et al. 2008). Esto podría deberse al menos en parte a que aún no existe un marco teórico consistente que provea predicciones concretas respecto de la relación entre atributos y

abundancia (Shipley 2010; Laughlin y Laughlin 2013). En esta tesis hemos extendido el marco conceptual basado en la ecología funcional añadiendo conceptos, entre otras fuentes, de la teoría de selección natural (*Capítulo 6*). Creemos que la principal contribución de este marco es que predice que la abundancia de las especies puede estar relacionada con sus atributos funcionales tanto de forma rectilínea como curvilínea (cf. Shipley 2010).

Otros autores han reconocido la utilidad de relacionar a la selección natural con la organización de las comunidades (Aarssen 1984; Shipley 2010; Vellend 2010). En particular, Shipley (2010) es el primero en relacionar explícitamente los tres mecanismos de selección natural (direccional, disruptiva y estabilizadora) con la estructura de las comunidades. En este libro, *From Plant Traits to Vegetation Structure*, Bill Shipley utiliza un modelo de máxima entropía para evaluar la contribución de los atributos de las especies y de procesos estocásticos sobre la abundancia de tales especies. Mi propuesta en esta tesis fue establecer una relación similar, pero dejando de lado los procesos estocásticos y utilizando como intermediarios a modelos de regresión polinómica de segundo grado, mucho más simples que los modelos de máxima entropía y de uso más tradicional en el ámbito de la selección natural (ver e.g. Lande y Arnold 1983; Mitchell-Olds y Shaw 1987; Brodie III et al. 1995). Al hacer esto, también mostramos que las predicciones de la Teoría de Nicho Estocástica (Tilman 2004) y del Modelo de Jerarquías de Nicho (Sugihara 1980; Sugihara et al. 2003) son consistentes con distintos mecanismos de selección natural.

Siguiendo la tendencia general, no son muchos los estudios que han evaluado la importancia relativa de los mecanismos de filtrado ambiental y de similitud limitante sobre la abundancia de las especies (Bernard-Verdier et al. 2012). En particular, Bernard-Verdier et al. (2012) encontraron algunos patrones contradictorios y concluyeron que no debería esperarse ninguna relación entre la disponibilidad de recursos (o la incidencia de estrés) sobre la importancia relativa de estos dos mecanismos. Como marcamos en la Sección 8.1, los resultados presentados en el *Capítulo 6* contradicen esta visión, al tiempo que apoyan la hipótesis de que la severidad del ambiente obliga a la convergencia funcional (Weiher y Keddy 1995). Dado el contraste entre nuestros resultados y los de otros estudios, prevemos que serán necesarias muchas más investigaciones de este tipo para poder evaluar la generalidad de la influencia de los gradientes ambientales sobre la convergencia o divergencia funcional dentro de las comunidades.

En el *Capítulo 7* pusimos a prueba experimentalmente el principal supuesto detrás del principio de similitud limitante (y de la teoría clásica de nicho): que las especies similares entre sí compiten más intensamente por recursos que especies disímiles (ver e.g. Ågren y Fagerström 1984; Weiher y Keddy 1995; Webb et al. 2002; Emery 2007; Kraft et al. 2007; Cahill et al. 2008; Thuiller et al. 2010; Violle et al. 2011; Kunstler et al. 2012; Price y Pärtel 2013; Herben y Goldberg 2014; Kraft et al. 2014). Como se ha hecho en otros estudios recientes (Cahill et al. 2008; Dostal 2011; Violle et al. 2011; Kunstler et al. 2012; Kraft et al. 2014), consideramos a la similitud como una variable continua o cuantitativa. De este modo, evitamos la clasificación arbitraria de grupos funcionales y admitimos distintos niveles de similitud entre especies. Creemos que esta aproximación ayudará a compatibilizar las posibles discrepancias entre resultados obtenidos al mirar dentro de un grupo funcional (como las anuales de nuestro experimento) y los patrones entre grupos funcionales.

Además, evaluamos el supuesto de similitud limitante respecto de otras hipótesis alternativas. Kunstler et al. (2012) han notado muy recientemente que la intensidad de la competencia puede depender de la posición relativa de las especies interactuantes dentro de una "jerarquía competitiva". En el *Capítulo 7* mostramos que ambas hipótesis, similitud limitante y jerarquías competitivas, coinciden con sendos mecanismos de selección natural (estabilizadora y direccional, respectivamente). Además, reconocimos una tercera hipótesis alternativa, consistente con el mecanismo de selección disruptiva: la intensidad de la competencia puede disminuir con la similitud funcional (cf. Abrams 1998). Aquí también, creemos que la principal contribución de este marco es que admite que la intensidad de la competencia puede estar relacionada con los atributos funcionales de las especies vecinas tanto de forma rectilínea como curvilínea (cf. Mason et al. 2005; Navas y Violle 2009). A pesar de los esfuerzos realizados por varias décadas, aún no parece haber un total consenso respecto de cuáles son los atributos que mejor explican la habilidad competitiva de las especies (Goldberg 1996; Weiher et al. 1999; Craine 2005). Esto puede estar asociado a que la mayor parte de los autores han analizado la relación entre atributos y efecto competitivo mediante correlaciones o regresiones lineales, las cuales sólo detectan efectos direccionales (aunque ver Kunstler et al. 2012; Kraft et al. 2014). Creemos que el reconocimiento de las distintas respuestas funcionales propuestas aquí ayudará a resolver al menos parte de este conflicto.

8.2.2 A la ecología de invasiones

La aproximación al estudio de las invasiones propuesta en esta tesis combina elementos, principalmente, de la teoría de selección natural aplicados a las comunidades (Shipley 2010) y de la teoría de coexistencia de especies (Ågren y Fagerström 1984; Shmida y Ellner 1984; Chesson 2000). La teoría de coexistencia nos indica que una especie exótica no precisa diferenciarse funcionalmente de las nativas para establecerse, mientras que la teoría de selección natural nos permite prever cual podría ser su abundancia. En este contexto, mi principal postulado en esta tesis es que el ambiente abiótico y biótico condiciona el *fitness* de los individuos de acuerdo a sus fenotipos e impone así "techos" a la abundancia de las especies según los distintos mecanismos de selección natural. Nuevas especies podrán instalarse en la comunidad, pero su abundancia estará condicionada por la concordancia entre el fenotipo de sus individuos y el ambiente. Éste es un avance teórico importante para la ecología de las invasiones, ya que la teoría de coexistencia por sí sola no genera predicciones explícitas respecto de la abundancia de las especies, sino se enfoca en la probabilidad de las especies de coexistir (ver MacDougall et al. 2009).

Respecto de si las exóticas deben ser distintas o parecidas para ser abundantes, nuestros resultados de campo indican que puede ser la severidad del ambiente la que en última instancia lo determine. Como lo indicamos más arriba, la probabilidad de que las especies exóticas fueran abundantes pareció aumentar con la similitud o convergencia funcional a las nativas en el ambiente más severo (el invierno), mientras que pareció aumentar con la disimilitud o divergencia funcional en el ambiente menos severo (el verano) (cf. Alpert et al. 2000; Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010). Además, los resultados del experimento de macetas sugieren que el éxito de los invasores no estaría limitado por la similitud funcional respecto de los vecinos, sino por jerarquías competitivas dentro del conjunto de especies coexistentes (Kunstler et al. 2012). Entonces, el mensaje de esta tesis coincide con la visión de un ordenamiento jerárquico de los "filtros" que deben superar las exóticas para ser exitosas (Funk et al. 2008; Thuiller et al. 2010; Chaneton et al. 2012). Nuestra propuesta es que, si el ambiente

abiótico no es lo suficientemente severo, las exóticas podrían beneficiarse al diferenciarse funcionalmente del promedio de la comunidad nativa, siempre que mantengan una ventaja competitiva o de *fitness* respecto de las especies residentes dominantes.

8.2.3 A la ecología de plantas anuales de desierto en general y del Monte en particular

Las especies que aquí llamamos "anuales", en rigor distan de serlo. Lo que es anual, en realidad, es su período vegetativo. En el estado de semilla, los individuos de estas especies pueden permanecer vivos por años e incluso décadas (Moriuchi et al. 2000; Murdoch y Ellis 2000). Durante este período, las semillas reciben y acumulan información ambiental compleja que determina el momento de la germinación (Fenner y Thompson 2005). Como consecuencia, las poblaciones de plantas anuales establecen complejas interacciones con el ambiente (Gutterman 2002; Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006). Esto hace que una aproximación basada en datos demográficos requiera, para ser convincente, un seguimiento temporal que excede a la ventana disponible por un estudiante de doctorado (e.g. Venable 2007). Posiblemente ésta sea la razón de que la mayor parte de la investigación sobre plantas anuales de desierto provenga preponderantemente de solo dos lugares en el mundo: el suroeste de los Estados Unidos de América (e.g. Venable 2007) e Israel (e.g. Gutterman 2002). El punto que queremos notar aquí es que nuestra aproximación funcional nos ha permitido aprender mucho de las especies anuales en un tiempo relativamente corto y con una inversión económica acotada. Creemos que esta tesis constituye un precedente que podrá animar a más investigadores de ambientes desérticos a conducir estudios similares.

En el ámbito local, la mayor parte de las investigaciones sobre plantas anuales del Monte argentino fueron hechas en la Reserva de la Biosfera Ñacuñán, donde llueven unos 350 mm por año (e.g. Marone y Horno 1997; Marone et al. 1998b; Rossi y Villagra 2003; Marone et al. 2004). Estos estudios se enfocaron en la abundancia de semillas en el banco del suelo (y su impacto en la comunidad de granívoros) o en el efecto de los árboles sobre la vegetación circundante. En cambio, mi tesis aporta datos de un sitio en el extremo más seco del Monte, con menos de 100 mm de precipitaciones por año. En particular, ofrecemos resultados de estudios de campo (de tres años seguidos) y experimentales especialmente enfocados en la comunidad de anuales.

8.3 Perspectivas

8.3.1 Teóricas

Los principios de la ecología funcional y de la teoría de coexistencia fueron combinados en esta tesis en relativa armonía. Sin embargo, quisiera aprovechar este espacio para señalar una contradicción fundamental entre ambas visiones. Sospecho que la solución de este conflicto podrá ocupar a los teóricos en la materia durante los próximos años. La ecología funcional tiene un principio sólido (que comparte con la teoría de selección natural, ciertamente emparentada): las características de los individuos (i.e. su fenotipo) afectan en mayor o menor medida su *fitness* en un ambiente dado y, en última instancia, la abundancia de las poblaciones (McGill et al. 2006; Violle et al. 2007; Shipley 2010; Vellend 2010). Por otro lado, la teoría de coexistencia de especies, tal como la resume Chesson (2000), propone que la tasa de crecimiento de una población cuando tiene baja

densidad es el resultado de las diferencias de *fitness* y de "nicho" respecto del resto de la comunidad. Chesson (2000) indica que el nicho de una especie incluye cuatro ejes: recursos, enemigos naturales, tiempo y espacio. A mayor similitud de nicho, mayor será la intensidad de la competencia (i.e. mecanismo de similitud limitante, llamado "estabilizante" por Chesson). Lo interesante de este modelo es que especies con nichos similares podrían coexistir si ninguna aventaja a las restantes en términos de *fitness* (i.e. un mecanismo "igualador", según Chesson). Estas nociones, indudablemente atractivas, han motivado la reciente expansión de la teoría de coexistencia a la ecología de comunidades en general (Adler et al. 2007; HilleRisLambers et al. 2012) y de las invasiones en particular (MacDougall et al. 2009). Intentaré a continuación plantear la contradicción que cito y realizar un pequeño llamado a la cautela frente a las presentes y futuras expansiones de la teoría de coexistencia.

Como dijimos, la ecología funcional traza una relación causal directa entre atributos y *fitness*. En cambio, para la teoría de la coexistencia, el *fitness* (a baja densidad) es el resultado de la suma de las diferencias de *fitness* y de nicho (ecuación 4 en Chesson 2000). El *fitness* a baja densidad de una especie (también llamado "tasa intrínseca de crecimiento") es lo que determinará si puede coexistir con las demás especies en la comunidad, i.e. si la población se puede recuperar desde una densidad baja (Chesson 2000). La contradicción que veo aquí es, si el nicho de una especie es algo tan complejo y completo como para incluir a los recursos, los enemigos naturales, el tiempo y el espacio ¿cómo puede ser que especies con nichos parecidos tengan *fitness* distintos? Si, como plantea la ecología funcional, las características o el "equipamiento" que tienen las especies determinan el "nicho" que pueden ocupar y el *fitness* que podrán alcanzar ¿qué valor tendrá intentar separar las diferencias de nicho de las diferencias de *fitness* para comprender la distribución y abundancia de las especies? Si las especies consumen los mismos recursos y son afectadas por los mismos enemigos en los mismos lugares y momentos, parece difícil que puedan alcanzar *fitness* distintos. Puesto de otro modo ¿qué atributo haría que dos especies tuvieran *fitness* distintos sin modificar en absoluto el nicho que ocupan?

En mi opinión, existen dos problemas principales en las extensiones de la teoría de coexistencia. El primero y más obvio es que es una teoría diseñada para explicar la coexistencia de especies, i.e. la presencia o ausencia de las especies en un lugar, y no sus abundancias. El segundo problema puede estar asociado a las generalizaciones hechas por Chesson (2000) acerca de lo que es un "nicho", lo que parece incluir prácticamente todo (aunque, curiosamente, los ejemplos que utiliza el autor para esbozar sus ideas sobre el nicho nunca involucran otra cosa que no sean los recursos). Quizás esto pudo haber generado un cierto grado de confusión al intentar clasificar distintas hipótesis disponibles en la ecología de invasiones en diferencias de nicho y de *fitness* (MacDougall et al. 2009). Por ejemplo, MacDougall y sus colegas clasifican a las hipótesis de *Enemy escape* (Keane y Crawley 2002) y de *Climate matching* (e.g. Broennimann et al. 2007) como mecanismos que involucran diferencias de *fitness*. Si los invasores escapan de sus enemigos naturales (y además no son atacados por los enemigos nativos) ¿no es esto una diferencia de nicho respecto de las nativas, según el propio Chesson? Más difícil es aún ver que un acople o desacople climático no tenga que ver con lo que Chesson y muchos otros han llamado "nicho".

Mi postura en este punto es que la teoría de coexistencia podría hacer contribuciones valiosas a la ecología de comunidades, aunque no en su forma actual. En mi opinión, deberíamos volver unos pasos atrás y quedarnos, en todo caso, con la visión inicial del nicho, definido únicamente en base a los recursos (MacArthur 1968; Ågren y

Fagerström 1984). Esta idea surge del hecho de que, si bien tienen consecuencias demográficas homólogas (ver Chesson 2000), las interacciones de los organismos con sus recursos y, por ejemplo, con sus enemigos, no son *naturalmente* iguales. No es lo mismo que una población esté limitada por recursos, a que esté limitada por un depredador, aunque el tamaño poblacional resultante sea el mismo. No es lo mismo, por el hecho de que un organismo, antes de ser consumido, tuvo necesariamente que adquirir recursos.

Es muy importante, por esto, distinguir el *efecto* que los organismos tienen sobre los recursos (lo que podemos relacionar con el nicho) y la *respuesta* demográfica o el *fitness* que logran con tales recursos (Goldberg 1990). El paso clave aquí sería reconocer los atributos de los organismos relacionados con efecto y respuesta, lo cual es ciertamente un desafío, ya que ambos mecanismos pueden estar íntimamente relacionados (Lavorel y Garnier 2002; Navas y Violle 2009). La solución a este enigma podría aparecer al reconocer que los organismos pueden compartir recursos (lo que es particularmente evidente para las plantas) pero que a la vez pueden diversificar sus estrategias en el uso de tales recursos en el tiempo y en el espacio (Shmida y Ellner 1984, cf. Aarssen 1984; Tilman 1990; Herben y Goldberg 2014). En este sentido, creo que será beneficioso abandonar definitivamente al término "nicho", para dejar que los recursos, los enemigos naturales, el espacio y el tiempo sean lo que son y no una mezcla convenientemente indefinida de cosas. Así, entiendo que la ecología de comunidades logrará avanzar significativamente al diferenciar entre atributos que afectan la *captura* de recursos (e.g. el volumen radical específico) y el posterior *uso* de tales recursos (e.g. el tamaño de semillas) y evaluar su contribución a la distribución y abundancia de las especies en el espacio y en el tiempo. Lograremos un avance sólido e integral al evaluar tales contribuciones en relación con mecanismos "neutrales", tema que abordaremos en la sección siguiente.

8.3.2 Prácticas, sobre el funcionamiento de las comunidades de plantas anuales

En esta tesis nos basamos en atributos funcionales para explicar la abundancia local de especies en general y de exóticas en particular. Ésta es una visón opuesta a la que propone la Teoría Neutral Unificada de la biodiversidad y la biogeografía (TNU), compilada por Hubbell (2001). Básicamente, la TNU intenta explicar la abundancia de las especies asumiendo que son funcionalmente idénticas y modelando la contribución de eventos estocásticos y de la dispersión desde el "pool" regional de especies (Hubbell 2001). Si bien son opuestas, ambas visiones pueden utilizarse complementariamente para entender la distribución y abundancia de las especies (Tilman 2004; Alonso et al. 2006; Adler et al. 2007; Shipley 2010). Asociado a que tales avances teóricos son muy recientes, las metodologías que puedan cuantificar la contribución relativa de ambas visiones o tipos de mecanismos se encuentra aún en desarrollo (Harpole y Tilman 2006; McGill et al. 2007; Laughlin y Laughlin 2013). Los modelos de máxima entropía aparecen como una línea particularmente prometedora (Shipley 2014), aunque su implementación en este momento es un poco engorrosa. En este sentido, un primer paso a dar luego de esta tesis es reanalizar los datos utilizados en el *Capítulo 6* para evaluar la contribución de procesos neutrales y no neutrales a las abundancias relativas de las especies en la escala de micrositio (i.e. los marcos de 50 x 50 cm).

Como segundo paso, se podrá aumentar la escala espacial de percepción incluyendo más superficie y más diversidad ecológica del paisaje circundante (e.g. sierras y médanos). De esta manera podremos evaluar la consistencia de los resultados que aquí

presentamos frente a la heterogeneidad del paisaje. Además, podremos evaluar la contribución de procesos neutrales y no neutrales a las abundancias relativas de las especies en la escala de sitio o *stand*. En este sentido, nuestro grupo de trabajo ha comenzado a realizar observaciones en el banco de semillas del suelo en la Sierra de Pie de Palo con el objetivo de explorar la contribución por "efecto masa" (Shmida y Wilson 1985) de las comunidades serranas hacia las tierras bajas.

Un tercer y gran paso a dar luego de esta tesis involucraría aumentar la escala temporal de percepción. Sabemos por datos de esta tesis y por observaciones personales de campo que la variación interanual de la abundancia de las especies anuales es muy grande, lo cual es típico de la vegetación de los desiertos (Gutterman 2002; Whitford 2002; Ward 2009). Es de suma importancia contar con observaciones objetivas, para lo que sería necesario instalar parcelas de monitoreo periódico y de largo plazo (e.g. Venable 2007). Contar con estos datos nos obligará a avanzar en el conocimiento de las respuestas fenológicas de las especies anuales, particularmente en relación con la germinación y dormición de semillas (e.g. Baskin y Baskin 2003) y la floración (e.g. Fox 1990). Comprender estos y otros aspectos fisiológicos contribuirá en gran medida a entender la variación interanual y espacial de la abundancia de nuestras especies (e.g. Angert et al. 2009). En esta línea de trabajo, nuestro grupo ha comenzado a analizar el efecto ambiental de los arbustos dominantes sobre la dormición de algunas especies anuales.

Bibliografía

Aarssen LW (1983) Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. American Naturalist 122:707-731
Aarssen LW (1984) On the distinction between niche and competitive ability: implications for coexistence theory. Acta Biotheoretica 33:67-83
Aarssen LW, Keogh T (2002) Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? Oikos 96:531-542
Abrams PA (1998) High competition with low similarity and low competition with high similarity: exploitative and apparent competition in consumer-resource systems. The American Naturalist 152:114-128
Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. Ecology Letters 10:95-104
Ågren GI, Fagerström T (1984) Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. Oikos 43:369-375
Agresti A (2002) Categorical data analysis, 2nd edition. John Wiley & Sons, Hoboken
Aguiar MR, Sala OE (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. Ecology 78:93-100
Aguiar MR, Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. Trends in Ecology & Evolution 14:273-277
Alonso D, Etienne RS, McKane AJ (2006) The merits of neutral theory. Trends in Ecology & Evolution 21:451-457
Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3:52-66
Alvarez JA, Villagra PE (2009) *Prosopis flexuosa* DC.(Fabaceae, Mimosoideae). Kurtziana 35:47-61
Angert AL, Horst JL, Huxman TE, Venable DL (2010) Phenotypic plasticity and precipitation response in Sonoran Desert winter annuals. American Journal of Botany 97:405
Angert AL, Huxman TE, Chesson P, Venable DL (2009) Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 106:11641
Australian-Biological-Resources-Study (1989) Flora of Australia, Volume 3 - Hamamelidales to Casuarinales. Australian Government Publishing Service, Canberra
Baskin CC, Baskin JM (2003) When breaking seed dormancy is a problem try a move-along experiment. Native Plants Journal 4:17-21
Baskin CC, Chesson PL, Baskin JM (1993) Annual seed dormancy cycles in two desert winter annuals. Journal of Ecology 81:551-556
Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7, http://CRAN.R-project.org/package=lme4
Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, Pitelka LF (1987) Allocating resources to reproduction and defense. BioScience 37:58-67
Bernard-Verdier M, Navas M-L, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. Journal of Ecology 100:1422–1433
Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution 9:191-193
Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Numerical ecology with R. Springer, New York
Brodie III ED, Moore AJ, Janzen FJ (1995) Visualizing and quantifying natural selection. Trends in Ecology & Evolution 10:313-318

Broennimann O, Treier UA, Muller-Scharer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. Ecology Letters 10:701-709
Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielborger K, Travis JMJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz CL, Saccone P, Schiffers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology 96:18-34
Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution 18:119-125
Butterfield BJ, Suding KN (2013) Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. Journal of Ecology 101:9-17
Cadotte MW (2006) Dispersal and species diversity: A meta-analysis. American Naturalist 167:913-924
Cahill JF, Kembel SW, Lamb EG, Keddy PA (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 10:41-50
Chambers JC, MacMahon JA (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology and Systematics 25:263-292
Chaneton EJ, Mazia CN, Batista WB, Rolhauser AG, Ghersa CM (2012) Woody plant invasions in Pampa grasslands – a biogeographical and community assembly perspective. En: Myster RW (ed) Ecotones Between Forest and Grassland. Springer, New York, p 317
Chapin FS, Autumn K, Pugnaire F (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. American Naturalist 142:S78-S92
Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago
Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31:343-366
Clauss MJ, Venable DL (2000) Seed germination in desert annuals: An empirical test of adaptive bet hedging. American Naturalist 155:168-186
Cohen D (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. Journal of Theoretical Biology 12:119-129
Cornwell WK, Ackerly DD (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. Journal of Ecology 98:814-821
Cousens R (2000) Greenhouse studies of interactions between plants: the flaws are in interpretation rather than design. Journal of Ecology 88:352-353
Craine JM (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. Journal of Ecology 93:1041-1052
Craine JM (2009) Resource strategies of wild plants. Princeton University Press, Princeton and Oxford
Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A (1996) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences 351:1251-1259
D'Antonio CM, Jackson NE, Horvitz CC, Hedberg R (2004) Invasive plants in wildland ecosystems: merging the study of invasion processes with management needs. Frontiers in Ecology and the Environment 2:513-521
Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34:183-211
Daleo P, Alberti J, Iribarne O (2009) Biological invasions and the neutral theory. Diversity and Distributions 15:547-553
Darwin CR (1859) The origin of species. John Murray, London
Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88:528-534

Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. En: Weiher E, Keddy P (eds) Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge pp 338-362
Diez JM, Sullivan JJ, Hulme PE, Edwards G, Duncan RP (2008) Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. Ecology Letters 11:674-681
Dostal P (2011) Plant Competitive Interactions and Invasiveness: Searching for the Effects of Phylogenetic Relatedness and Origin on Competition Intensity. American Naturalist 177:655-667
Drenovsky RE, Grewell BJ, D'Antonio CM, Funk JL, James JJ, Molinari N, Parker IM, Richards CL (2012) A functional trait perspective on plant invasion. Annals of Botany 110:141–153
Eissenstat DM (1997) Trade-offs in root form and function. En: Jackson LE (ed) Ecology in Agriculture. Academic Press Inc., San Diego, California, USA. Academic Press, San Diego, pp 173-199
Ellner S (1985) ESS germination strategies in randomly varying environments. I. Logistic-type models. Theoretical Population Biology 28:50-79
Ellner S, Shmida A (1981) Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51:133-144
Elton CS (1958) The ecology of invasions by plants and animals. Methuen, London
Emery SM (2007) Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? Journal of Ecology 95:1027-1035
Endler JA (1986) Natural selection in the wild. Princeton University Press
Falster DS, Westoby M (2003) Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? New Phytologist 158:509-525
Fargione J, Brown CS, Tilman D (2003) Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA100:8916-8920
Fenner M, Thompson K (2005) The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge
Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006) Seed dormancy and the control of germination. New Phytologist 171:501-523
Flores J, Jurado E (2003) Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? Journal of Vegetation Science 14:911-916
Fox GA (1990) Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. American Journal of Botany 77:1508-1518
Freckleton RP, Watkinson AR (2001) Predicting competition coefficients for plant mixtures: reciprocity, transitivity and correlations with life-history traits. Ecology Letters 4:348-357
Funk JL, Cleland EE, Suding KN, Zavaleta ES (2008) Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. Trends in Ecology & Evolution 23:695-703
Gaudet CL, Keddy PA (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. Nature 334:242-243
Gibson AC (1996) Structure-function relations of warm desert plants. Springer, Berlin
Gillman LN, Ogden J (2003) Seedling mortality and damage due to non-trophic animal interactions in a northern New Zealand forest. Austral Ecology 28:48-52
Givnish TJ (1987) Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. New Phytologist 106:131-160
Givnish TJ, Vermeij GJ (1976) Sizes and shapes of liane leaves. American Naturalist 110:743-778
Godoy O, Kraft NJB, Levine JM (2014) Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. Ecology Letters 17:836–844
Goldberg D, Novoplansky A (1997) On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of Ecology 85:409-418
Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. En: Grace JB, Tilman D (eds) Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, pp 27-49

Goldberg DE (1996) Competitive ability: Definitions, contingency and correlated traits. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 351:1377-1385
Goldberg DE, Landa K (1991) Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. Journal of Ecology 79:1013-1030
Goldberg DE, Turkington R, Olsvig-Whittaker L, Dyer AR (2001) Density dependence in an annual plant community: Variation among life history stages. Ecological Monographs 71:423-446
González Del Solar R, Marone L (2010) Observation and experiment in ecological research. En: González W (ed) New Methodological Perspectives on Observation and Experimentation in Science. Netbiblo, Oleiros, pp 171-183
Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111:1169-1194
Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science 17:255-260
Gross KL (1990) A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. Journal of Ecology 78:1079-1093
Guo QF, Rundel PW, Goodall DW (1998) Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. Journal of Arid Environments 38:465-478
Gutterman Y (2002) Survival strategies of annual desert plants. Springer Verlag, Berlin
Hadfield JD (2010) MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. Journal of Statistical Software 33:1-22
Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London
Harpole WS, Tilman D (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. Ecology Letters 9:15-23
He Q, Bertness MD, Altieri AH (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. Ecology Letters 16:695-706
He Q, Cui B, Bertness MD, An Y (2012) Testing the importance of plant strategies on facilitation using congeners in a coastal community. Ecology 93:2023-2029
Herben T, Goldberg DE (2014) Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. Journal of Ecology 102:156-166
HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 43:227
Holmgren M, Scheffer M (2010) Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. Journal of Ecology 98:1269-1275
Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13:201-228
Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology 19:166-172
Huston MA (2004) Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. Diversity and Distributions 10:167-178
Jackson LE (1985) Ecological origins of California's Mediterranean grasses. Journal of Biogeography 12:349-361
Jiang J (2007) Linear and generalized linear mixed models and their applications. Springer, New York
Johansson ME, Keddy PA (1991) Intensity and asymmetry of competition between plant pairs of different degrees of similarity: an experimental study on two guilds of wetland plants. Oikos 60:27-34
Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology & Evolution 17:164-170

Keddy P, Nielsen K, Weiher E, Lawson R (2002) Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. Journal of Vegetation Science 13:5-16
Keddy PA (1992a) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3:157-164
Keddy PA (1992b) A pragmatic approach to functional ecology. Functional Ecology 6:621-626
Kemp PR (1989) Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds) Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, California, pp 257-281
Kiesling R (1994) Flora de San Juan, República Argentina. Volumen I: Pteridofitas, Gimnospermas, Dicotiledoneas Dialipétalas (Salicaceas a Leguminosas). Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires
Kiesling R (2003) Flora de San Juan, República Argentina. Volumen II: Dicotiledóneas Dialipétalas (Segunda parte: Oxalidáceas hasta Umbelíferas). Estudio Sigma, Buenos Aires
Kiesling R (2009) Flora de San Juan, República Argentina. Volumen IV: Monocotiledóneas. Editorial Fundación Universidad de San Juan, San Juan
Kiesling R (2013) Flora de San Juan, República Argentina. Volumen 3b: Asteraceae. Fundación ArgenINTA, Mendoza
Kincaid DT, Schneider RB (1983) Quantification of leaf shape with a microcomputer and Fourier transform. Canadian Journal of Botany 61:2333-2342
Koricheva J (2002) Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses. Ecology 83:176-190
Kraft NJB, Cornwell WK, Webb CO, Ackerly DD (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. American Naturalist 170:271-283
Kraft NJB, Crutsinger GM, Forrestel EJ, Emery NC (2014) Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. Oikos 123:1391-1399
Kuebbing SE, Nuñez MA (2015) Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. Global Change Biology 21:926-934
Kunstler G, Lavergne Sb, Courbaud Bt, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Kattge J, Coomes DA (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. Ecology letters 15:831-840
Labraga JC, Villalba R (2009) Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. Journal of Arid Environments 73:154-163
Laliberté E, Shipley B, Norton DA, Scott D (2012) Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? Journal of Ecology 100:662-677
Lande R, Arnold SJ (1983) The measurement of selection on correlated characters. Evolution 37:1210-1226
Laughlin DC, Laughlin DE (2013) Advances in modeling trait-based plant community assembly. Trends in Plant Science 18:584-593
Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology 16:545-556
Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? Oikos 84:177-192
Leibold MA (1995) The Niche Concept Revisited - Mechanistic Models And Community Context. Ecology 76:1371-1382
Leishman MR, Murray BR (2001) The relationship between seed size and abundance in plant communities: model predictions and observed patterns. Oikos 94:151-161
Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M (2000) The evolutionary ecology of seed size. En: Fenner M (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 2nd ed. CABI, Wallingford, pp 31-57

Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34:575-604

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters 7:975-989

Levine JM, Rees M (2002) Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: The roles of competition and colonization. American Naturalist 160:452-467

Li FR (2008) Presence of shrubs influences the spatial pattern of soil seed banks in desert herbaceous vegetation. Journal of Vegetation Science 19:537-548

MacArthur RH (1968) The theory of the niche. En: Lewontin RC (ed) Population biology and evolution. Syracuse University Press, Syracuse, pp 159-176

MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. Journal of Ecology 97:609-615

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications 10:689-710

Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. Journal of Ecology 97:199-205

Marone L, Cueto VR, Milesi FA, de Casenave JL (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. Canadian Journal of Botany 82:1809-1816

Marone L, Horno M (1997) Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. Journal of Arid Environments 36:661-670

Marone L, Rossi BE, De Casenave JL (1998a) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. Functional Ecology 12:640-645

Marone L, Rossi BE, Horno ME (1998b) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. Plant Ecology 137:143-150

Marzocca A, Marisco OJ, Del Puerto O (1976) Manual de malezas, 3ra ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires

Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111:112-118

Matthews JF, Ketron DW, Zane SF (1993) The biology and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L. (Portulacaceae) complex in North America. Rhodora 95:166-183

Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters 13:1085-1093

McCune B, Mefford MJ (1999) PC-ORD: multivariate analysis of ecological data. MjM Software Design

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21:178-185

McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. Ecology Letters 10:995-1015

McInerny GJ, Etienne RS (2012) Ditch the niche - is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling? Journal of Biogeography 39:2096-2102

Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? Ecology Letters 9:767-773

Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth WK (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. American Naturalist 132:87-106

Mitchell-Olds T, Shaw RG (1987) Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. Evolution 41:1149-1161

Mole S (1994) Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life-history perspective. Oikos 71:3-12
Moles AT, Gruber MAM, Bonser SP (2008) A new framework for predicting invasive plant species. Journal of Ecology 96:13-17
Morello J (1958) La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana 2:1-155
Moriuchi KS, Venable DL, Pake CE, Lange T (2000) Direct measurement of the seed bank age structure of a Sonoran Desert annual plant. Ecology 81:1133-1138
Mott JJ, McComb AJ (1974) Patterns in annual vegetation and soil microrelief in an arid region of Western Australia. Journal of Ecology 62:115-126
Mulroy TW, Rundel PW (1977) Annual plants: adaptations to desert environments. Bioscience 27:109-114
Murdoch AJ, Ellis RH (2000) Dormancy, viability and longevity. En: Fenner M (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 2nd ed. CABI Publishing, Wallingford, pp 183-214
Muzila M (2006) Boerhavia diffusa L. En: Schmelzer GH, Gurib-Fakim A (eds) Prota 11(1): Medicinal plants/Plantes médicinales 1. PROTA, Wageningen
Navas ML, Violle C (2009) Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? Community Ecology 10:131-137
Neuhäuser M (2012) Nonparametric statistical tests: A computational approach. AMC 10:12
Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics 4:25-51
Ordonez A, Wright IJ, Olff H (2010) Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. Functional Ecology 24:1353-1361
Pacala SW (1997) Dynamics of plant communities. En: Crawley MJ (ed) Plant Ecology, Second Edition, pp 532-555
Pakeman RJ, Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Kigel J, Kleyer M, Leps J, Meier T, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quetier F, Rusch G, Sternberg M, Theau JP, Thebault A, Vile D (2008) Impact of abundance weighting on the response of seed traits to climate and land use. Journal of Ecology 96:355-366
Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. Biological Invasions 1:3-19
Peralta IE, Rossi BE (1997) Guía para el reconocimiento de especies del banco de semillas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Mendoza, Argentina). Boletín de Extensión Científica, IADIZA 3:1-24
Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M, Cornwell W, Craine J, Gurvich D (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61:167-234
Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2014) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-117, http://CRAN.R-project.org/package=nlme
Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytologist 182:565-588
Potvin C (2001) Anova: experimental layout and analysis. En: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) Design and analysis of ecological experiments, 2nd edition. Oxford University Press, New York, USA, pp 63-76
Price JN, Pärtel M (2013) Can limiting similarity increase invasion resistance? A meta-analysis of experimental studies. Oikos 122:649-656
Pucheta E, García-Muro VJ, Rolhauser AG, Quevedo-Robledo L (2011) Invasive potential of the winter grass *Schismus barbatus* during the winter season of a predominantly summer-rainfall desert in Central-Northern Monte. Journal of Arid Environments 75:390-394
Pysek P, Richardson DM (2010) Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. Annual Review of Environment and Resources 35:25-55

Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En: Nentwig W (ed) Biological invasions. Springer, Berlin, pp 97-125
R-Core-Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
Real-Academia-Española (2010) Nueva gramática de la lengua española - Manual. Espasa, Buenos Aires
Rees M (1994) Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. American Naturalist 144:43-64
Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. International Journal of Plant Sciences 164:S143-S164
Reichman OJ (1984) Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. Journal of Biogeography 11:1-11
Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K, Fernandez RJ (2004) Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. Oecologia 141:194-210
Ribas-Fernandez Y, Quevedo-Robledo L, Pucheta E (2009) Pre- and post-dispersal seed loss and soil seed dynamics of the dominant *Bulnesia retama* (Zygophyllaceae) shrub in a sandy Monte desert of western Argentina. Journal of Arid Environments 73:14-21
Richardson DM, Pysek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. Progress in Physical Geography 30:409-431
Roig FA, Roig-Juñent S, Corbalán V (2009) Biogeography of the Monte Desert. Journal of Arid Environments 73:164-172
Rolhauser AG, Chaneton EJ, Batista WB (2011) Influence of conspecific and heterospecific adults on riparian tree species establishment during encroachment of a humid palm savanna. Oecologia 167:141-148
Rolhauser AG, D'Antoni MJ, Gatica MG, Pucheta E (2013) Species-specific influences of shrubs on the non-dormant soil seed bank of native and exotic plant species in central-northern Monte Desert. Austral Ecology 38:87–94
Rosch H, VanRooyen MW, Theron GK (1997) Predicting competitive interactions between pioneer plant species by using plant traits. Journal of Vegetation Science 8:489-494
Rosenthal JP, Kotanen PM (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. Trends in Ecology & Evolution 9:145-148
Rossi BE, Villagra PE (2003) Effects of Prosopis flexuosa on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. Journal of Vegetation Science 14:543-550
Royal-Botanic-Gardens-Kew (2014) Seed Information Database (SID). Version 7.1. http://data.kew.org/sid/
Sackville Hamilton NR (1994) Replacement and additive designs for plant competition studies. Journal of Applied Ecology 31:599-603
Samani Z (2000) Estimating solar radiation and evapotranspiration using minimum climatological data. Journal of Irrigation and Drainage Engineering 126:265-267
Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I, Pugnaire FI (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. Journal of Ecology 101:753-762
Schupp EW (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany 82:399-409
Schupp EW, Jordano P, Gomez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. New Phytologist 188:333-353
Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution 17:170-176
Shipley B (2010) From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK
Shipley B (2014) Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. Journal of Vegetation Science 25:55–65
Shmida A, Ellner S (1984) Coexistence of plant species with similar niches. Plant Ecology 58:29-55

Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography 12:1-20
Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. Trends in Ecology & Evolution 19:605-611
Simberloff D (2006) Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? Ecology Letters 9:912-919
Soliveres S, Smit C, Maestre FT (2015) Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. Biological Reviews 90:297-313.
Southwood TRE (1996) The Croonian lecture, 1995 - Natural communities: structure and dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences 351:1113-1129
Spasojevic MJ, Suding KN (2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology 100:652-661
Sugihara G (1980) Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. American Naturalist 116:770-787
Sugihara G, Bersier LF, Southwood TRE, Pimm SL, May RM (2003) Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 100:5246-5251
Suvires GM, Luna PI (2008) Unidades geomorfológicas ambientales del sur del oasis del Tulum, Andes Centrales de Argentina. Multequina 17:109-128
Tecco PA, Diaz S, Cabido M, Urcelay C (2010) Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? Journal of Ecology 98:17-27
Thompson K, Band SR, Hodgson JG (1993) Seed size and shape predict persistence in soil. Functional Ecology 7:236-241
Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, de Bello F, Munkemuller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. Diversity and Distributions 16:461-475
Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, New Jersey
Tilman D (1990) Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. Oikos 58:3
Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 101:10854-10861
Ulm K (1990) A simple method to calculate the confidence interval of a standardized mortality ratio (SMR). American Journal of Epidemiology 131:373-375
Valery L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. Biological Invasions 10:1345-1351
van Kleunen M, Dawson W, Schlaepfer D, Jeschke JM, Fischer M (2010a) Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. Ecology Letters 13:947-958
van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010b) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters 13:235-245
Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. Quarterly Review of Biology 85:183-206
Venable DL (2007) Bet hedging in a guild of desert annuals. Ecology 88:1086-1090
Venable DL, Brown JS (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. American Naturalist:360-384
Venable DL, Flores-Martinez A, Muller-Landau HC, Barron-Gafford G, Becerra JX (2008) Seed dispersal of desert annuals. Ecology 89:2218-2227

Vendramini F, Diaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002) Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytologist 154:147-157

Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas ML, Roumet C, Lavorel S, Diaz S, Hodgson JG, Lloret F, Midgley GF, Poorter H, Rutherford MC, Wilson PJ, Wright IJ (2005) Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. Annals of Botany 96:1129-1136

Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! Oikos 116:882-892

Violle C, Nemergut DR, Pu ZC, Jiang L (2011) Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. Ecology Letters 14:782-787

Vitousek PM (1990) Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. Oikos 57:7-13

Wahl S, Ryser P (2000) Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. New Phytologist 148:459-471

Ward D (2009) The biology of deserts. Oxford University Press, Oxford

Warton DI, Hui FKC (2011) The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. Ecology 92:3-10

Watkinson AR (1978) The Demography of a Sand Dune Annual: Vulpia Fasciculata: III. The Dispersal of Seeds. Journal of Ecology 66:483-498

Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 33:475-505

Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. Oikos 81:309-322

Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. Oikos 74:159-164

Weiher E, van der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. Journal of Vegetation Science 10:609-620

Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil 199:213-227

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics 33:125-159

Whitford WG (2002) Ecology of desert systems. Academic Press, London

Woodward FI, Diament AD (1991) Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. Functional Ecology 5:202-212

Zimdahl RL (2004) Weed-crop competition: a review. Blackwell, Oxford

Zuloaga FO, Morrone O (1996) Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, USA

Zuloaga FO, Morrone O (1999) Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II. Dicotyledoneae. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri