



## **EVALUACIÓN DEL EFECTO “NODRIZA” COMO ESTRATEGIA PARA PROMOVER EL ESTABLECIMIENTO Y DESEMPEÑO DE PLANTAS ENDÉMICAS EN LA REGIÓN DE COQUIMBO**

### **Investigador Principal:**

MARCO A. MOLINA-MONTENEGRO

### **Co-Investigadores:**

RÓMULO OSES

CRISTIAN TORRES-DÍAZ

PEDRO LEÓN-LOBOS<sup>3</sup>

### **Instituciones participantes:**

Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA), La Serena, Chile

Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Bío-Bío, Chillan, Chile

Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Intihuasi, La Serena

## ÍNDICE

<b>RESÚMEN.....</b>	<b>Pág. 3</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>Pág. 4-10</b>
<b>METODOLOGÍA.....</b>	<b>Pág. 10-15</b>
<b>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....</b>	<b>Pág. 15</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>Pág. 15-23</b>
<b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....</b>	<b>Pág. 24</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>Pág. 25-28</b>

## **RESÚMEN**

Las especies arbustivas son una de las principales componentes de las formaciones xerofíticas en zonas áridas y semi-áridas. Debido a las adaptaciones morfo-fisiológicas que poseen provoca que el micrositio que se genera bajo sus doseles sea más benigno que aquellos en los espacios abiertos. De esta manera, los arbustos actuarían como “nodrizas” para las especies que crecen asociados a ellos. El presente estudio evaluó si las condiciones microclimáticas que se generan bajo el dosel son más benigna que aquellas registradas en los sitios abiertos, y si el desempeño ecofisiológico y éxito de reforestación de las plántulas es mayor cuando crecen asociados a nodrizas que fuera de ellas. Adicionalmente, se evaluó si la presencia de los arbustos nodrizas, protege y/o compensan por el daño sufrido por la herbivoría. Para testear esta hipótesis, se realizó un experimento factorial en el cual se transplantaron individuos de 3 especies endémicas bajo la nodriza, y en los espacios abiertos y bajo la nodriza con y sin daño manual. En general las nodrizas modifican el microclima haciéndolo más benigno, lo cual repercutió positivamente en el éxito de supervivencia y crecimiento de especies nativas. Por otro lado, los arbustos nodrizas protegieron del daño mecánico sufrido por herbívoros y permitieron una mayor compensación al ataque de los mismos. Las zonas xerofíticas presentan condiciones climáticas altamente rigurosas para los procesos de reclutamiento y éxito de establecimiento. Así la presencia de nodrizas sería un mecanismo clave para la recuperación de estos ecosistemas y una estrategia clave para programas de reforestación.

## INTRODUCCIÓN

La degradación y la desertificación son uno de los problemas ambientales más serios en la actualidad (MEA, 2005), tanto para la conservación de la biodiversidad como para la sustentabilidad de las poblaciones rurales (UNEP, 1994). Se ha demostrado que estos procesos pueden volverse irreversibles cuando el estado degradado de una zona de torna estable (Rietkerk et al. 2004). El sobre-pastoreo en conjunto con la sequía han sido identificados como uno de los principales determinantes para que los procesos de degradación y desertificación se vuelvan permanentes y/o irreversibles (Kéfi et al. 2007). Una vez alcanzado el estado degradado es muy difícil revertirlo, a menos que sea por acciones humanas de restauración. Uno de los ecosistemas más degradados son las formaciones xerofíticas, donde más del 20% de su superficie se ha vuelto degradada (Squeo et al. 2007). Las formaciones xerofíticas se encuentran constituidas por especies autóctonas, preferentemente arbustivas o suculentas, de áreas de condiciones áridas o semiáridas y según los modelos predictivos de cambio climático, serían uno de los sistemas más sensibles a los procesos de desertificación. Por lo tanto, conocer estrategias y/o mecanismos que permitan una exitosa restauración de estos sistemas se ha vuelto prioridad ambiental a nivel global (ANON, 2005).

La restauración es entendida como la actividad deliberada que acelera la recuperación de un sistema degradado por acción directa o indirecta de la actividad Humana (Pueyo et al. 2008). La restauración de las formaciones xerofíticas es estimulada por el establecimiento de plántulas de árboles y arbustos, pero la baja disponibilidad hídrica hace que esta medida sea poco exitosa y extremadamente costosa (Whitford 2002). Se ha demostrado que en estos ambientes aumentos en la disponibilidad hídrica mejoran tanto el reclutamiento de especies y disminuyen los efectos negativos de la herbivoría (Holmgren & Scheffer 2001). Algunos estudios han sido dirigidos para evaluar el aumento en la disponibilidad hídrica y el efecto de la herbivoría sobre la abundancia y crecimiento de especies en formaciones xerofíticas (Austin & Williams 1988, Nicholls 1991, Bowers 1997). Por ejemplo, Gutiérrez et al. (2007) demostraron en una zona semi-árida del norte de Chile que, tanto los arbustos como las especies vegetales que crecen asociados a ellos, aumentan su densidad con mayores disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, etc...) y/o cuando los herbívoros son excluidos. Adicionalmente, Holmgren & Scheffer (2001) sugirieron que bajo una condición de mayores recursos, una zona degradada podría convertirse en una de mayor productividad si los herbívoros son excluidos.

La disminución del estrés abiótico es la principal práctica para evitar la degradación en formaciones xerofíticas. Por ejemplo, el rompimiento de la superficie superior del suelo y la incorporación de materia orgánica al suelo, lo cuál permite una mayor infiltración del agua y aumenta la eficiencia en el uso de los nutrientes (King & Hobbs 2006). No obstante, estas prácticas no siempre alcanzan un éxito significativo y son de un alto costo económico (Byers et al. 2006).

Las especies arbustivas son una de las principales componentes de las formaciones xerofíticas de alto valor ecológico en zonas áridas y semi-áridas (Facelli & Temby 2000). Estas formaciones se

caracterizan por su alta resistencia a la erosión y desecación debido a las adaptaciones morfo-fisiológicas que poseen (Li et al. 1992), lo cual provoca que el micrositio que se genera bajo sus doseles sea más benigno que aquellos en los espacios abiertos (Titus et al. 2002). De esta manera, los arbustos actuarían como “nodrizas” para el resto de las especies que crecen asociados a ellos, debido a que provocarían sitios menos estresantes para individuos de otras especies facilitando así el proceso de recuperación de sitios degradados y posibilitando la obtención de un mayor valor ecológico para las formaciones xerofíticas que habitan.

### **El fenómeno de las plantas nodrizas en las zonas áridas y semi-áridas**

Cuando una especie facilita el reclutamiento de otra, se le denomina “nodriza” (Franco & Noble 1979). El fenómeno de plantas nodrizas ha sido muy documentado en zonas áridas y semi-áridas donde los principales mecanismos involucrados son el mejoramiento al acceso del recurso hídrico y el sombreado (Franco & Nobel 1989, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Pugnaire et al. 1996, Tewksbury & Lloyd 2001), sin embargo otros mecanismos como la protección de la herbivoría en estos sistemas se han documentado en el último tiempo (Callaway 2005, Smit 2006, Vandenberghe et al. 2009).

Producto de la rigurosidad presente en los ambientes áridos y semi-áridos, se ha propuesto que en estos hábitat, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que su entorno, proporcionarían sitios adecuados para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Pugnaire et al. 1996, Callaway & Pugnaire 1999). En este sentido, las principales mitigaciones microclimáticas son generadas por las mismas especies de plantas, producto de sus particulares formas de crecimiento (arbustos achaparrados), sugiriendo que las plantas nodrizas podrían ser un fenómeno generalizado en este tipo de ambientes (Gutiérrez et al. 2007, Zhao et al. 2007, Gómez-Aparicio et al. 2008). Por ejemplo, Pueyo et al. (2008) demostraron que los arbustos de un sistema semi-árido de España actúan como nodrizas al mejorar las condiciones microclimáticas bajo su dosel, lo cual permitió el aumento en el reclutamiento de las especies *Lygeum spartum* y *Salsola vermiculata*. Lo anterior, sugiere que la utilización de plantas nodrizas sería una eficiente estrategia en la recuperación de hábitats degradados. De manera similar, Yang et al. (2010) trabajando con el arbusto *Rhodomyrtus tomentosa* en un sistema de matorral degradado en el norte de China, demostraron que esta especie actúa como nodriza para especies nativas ya que aumenta la disponibilidad hídrica y provee de sombra, lo cual repercutió en una mayor abundancia de individuos bajo los doseles que fuera de ellos.

En Chile, el efecto nodriza en zonas áridas o semi-áridas por parte de arbustos ha sido documentado previamente (Gutiérrez et al. 1993, 2007, Holmgren et al. 1997, Manrique et al. 2007, Tracol et al. 2011). Por ejemplo, Gutiérrez et al. (2007) demostraron que la presencia de la especie *Prosopis chilensis* mejora la condición hídrica del suelo bajo su dosel permitiendo un mayor

reclutamiento de especies que habitan la zona semi-árida de la Región de Coquimbo. Adicionalmente, Manrique et al. (2007) trabajando en un sistema semi-árido en el centro-norte de Chile, demostraron que mejores condiciones hídricas y una menor presión de herbivoría mejoran el reclutamiento de otras especies vegetales. Si bien, algunos estudios a nivel local han evidenciado el rol facilitador de los arbustos en las formaciones xerofíticas, a la fecha ningún de ellos ha sido dirigido de manera específica para evaluar el efecto nodriza como método para recuperar zonas degradadas, mantener la biodiversidad o mantener el valor ecológico y etno-cultural de un determinado ecosistema.

Dentro del marco de la reforestación y recuperación de zonas degradadas sería fundamental responder tres preguntas claves de modo de asistir técnicamente las acciones de reforestación, asegurando la factibilidad de transplantes, estimadores que darían cuenta de la eficiencia de los arbustos como plantas nodrizas para otras especies de las formaciones xerofíticas degradadas.

*¿Tienen mejor desempeño (i.e. mayor supervivencia y crecimiento) las especies cuando crecen bajo el dosel de los arbustos en una zona xerofítica degradada?*

*¿Cuáles son los mecanismos involucrados en el proceso de facilitación por parte de los arbustos?*

*¿Es posible validar el uso del efecto nodriza y la facilitación como estrategia de trabajo para mejorar el establecimiento de plantas endémicas promoviendo núcleos de restauración?*

### **Mecanismos de facilitación**

En una completa revisión del tema, Callaway & Pugnaire (1999) proponen 7 mecanismos principales por los cuales ocurre el proceso de facilitación: sombra, humedad del suelo, nutrientes, oxigenación del suelo, protección contra herbívoros, polinización y micorrizas. Sin embargo, los mecanismos involucrados en una facilitación claramente están relacionados con el o los factores de estrés ambiental que predominen en cada sitio. En consecuencia, no todos los mecanismos propuestos por Callaway & Pugnaire (1999) operarían en el efecto nodriza de arbustos en zonas áridas o semi-áridas (e.g., polinización), existiendo otros no considerados por estos autores que podrían ser muy importantes. A continuación revisaremos los posibles mecanismos involucrados en una interacción de facilitación mediada por un arbusto nodriza en una formación xerofítica:

**1. Mitigación hídrica:** algunos autores sostienen que en zonas áridas y semi-áridas el agua sería el principal factor limitante para el desempeño de las plantas (Pugnaire et al. 2006, Larrea-Alcázar & Soriano 2008). Dentro de los efectos positivos que tiene la mayor disponibilidad hídrica en especies de zonas áridas, destacan el aumento en el porcentaje de supervivencia, aumento en el crecimiento y acumulación de biomasa, mayor producción de semillas y un mejor desempeño fisiológico evidenciado a través de la tasa fotosintética (Gutiérrez et al. 1997, Callaway & Pugnaire 1999, Pugnaire et al. 2004). Por ejemplo, Zhao et al. (2007) mostraron que diversos tipos de

arbustos presentan significativamente más disponibilidad de agua bajo sus doseles que fuera de ellos en una zona árida en Mongolia, lo cual determina que la densidad de las especies que crecen en estos microsítios sea mayor y que estas especies presenten mayores tasas de crecimiento y supervivencia.

**2. Sombreamiento:** diferentes estudios en zonas áridas y semi-áridas han demostrado que bajo el dosel de algunos arbustos la radiación solar sería menos intensa, disminuyendo las condiciones estresantes de estos ambientes (Del Pozo et al. 1989, Gómez-Aparicio et al. 2005). La disminución de la radiación lumínica puede mejorar el desempeño de las especies que crecen bajo los doseles por vía directa o indirecta. Dentro de la vía directa se destaca la protección contra el proceso de fotoinhibición, el cual causa una disminución de la fotosíntesis y la mortalidad de los individuos a largo plazo (Nobel 2005). De manera indirecta, la reducción de la radiación lumínica por parte de los doseles de los arbustos disminuye la temperatura y por ende la evaporación del agua del suelo (Pugnaire et al. 2004), lo cual provoca que estos microsítios sean más favorables para la supervivencia y crecimiento que los espacios abiertos. Si bien el sombreamiento por parte de los arbustos ha sido aceptado como un mecanismo clave en la reforestación en formaciones xerofíticas degradadas, existe alguna evidencia sugiriendo que la disminución de la radiación lumínica podría afectar de manera negativa al limitar el desempeño fisiológico en algunas especies vegetales (Holmgren et al. 1997). De esta manera, aquellas especies de baja tolerancia o intolerantes a la sombra podrían presentar una menor densidad o tasa de crecimiento bajo los doseles de los arbustos (Franco & Nobel 1989, Gutiérrez et al. 1993). Por lo anterior, se observa una notoria falta de evidencia concluyente acerca del efecto neto del sombreamiento como mecanismo de facilitación, por lo tanto estudios adicionales debiesen ser conducidos para evaluar este efecto sobre la reforestación en formaciones xerofíticas.

**3. Acceso a nutrientes:** la influencia de los nutrientes disponibles en el suelo sobre la productividad primaria, la diversidad y la estructura comunitaria es un fenómeno bien conocido en varias comunidades de plantas (Wilson & Tilman 1991). Las zonas áridas y semi-áridas no son la excepción, ya que se ha demostrado que la adición de nutrientes aumenta la productividad y riqueza de especies (Bowman et al. 1997). Los suelos de estos tipos de ambientes son particularmente pobres en nutrientes (Cepeda 2009), por lo tanto cualquier variación micro topográfica que permita un mejor acceso a ellos, redundará en un mejor desempeño de las plantas. Por ejemplo, Gómez-Aparicio et al. (2008) demostraron que el suelo bajo el dosel de arbustos en zonas áridas posee significativamente mayores niveles de potasio lo cual ha sido relacionado con un aumento en la eficiencia en el uso del agua. Si bien el rol de los nutrientes como facilitador del establecimiento y desempeño de plantas en zonas xerofíticas es ampliamente aceptado, la mayoría de los estudios muestran que este efecto positivo sería significativo o potenciado sólo bajo una condición de mayor disponibilidad hídrica o ambientes más sombríos, debido al aumento de la

actividad enzimática por parte de microorganismos y una mayor velocidad en el ciclaje de nutrientes (Soriano & Sala 1986, Aguiar & Sala 1994, Alpert & Mooney 1996).

**4. Protección contra herbívoros:** a pesar de que Grime (1979) postulara que en ambientes estresantes como los áridos y semi-áridos la herbivoría debiera ser poco frecuente e importante, algunos estudios han documentado pérdidas sustanciales de biomasa por herbivoría producidas por pequeños (roedores, lagomorfos) y grandes (caprinos) herbívoros. Como se discutió anteriormente, los arbustos pueden proporcionar micrositios climáticamente más benignos que su entorno y por otro lado pueden presentar estructuras que eviten o disminuyan la herbivoría (Rebolledo et al. 2002, Maestre et al. 2003). Uno de los efectos “nodriza” más documentado en las zonas xerofíticas es la protección contra herbívoros (Baraza et al. 2006, Smit 2007). Muchos estudios dirigidos para evaluar el efecto nodriza de los arbustos contra la herbivoría han demostrado que el establecimiento de especies en un sistema degradado por la presencia de herbívoros puede ser mejorado por la presencia de arbustos nodrizas, a través de estrategias físicas o químicas (Rousset & Lepart 2000, Bakker et al. 2004, Smit et al. 2006, 2007). Por ejemplo, se ha reportado que los arbustos nodrizas impiden el acceso de herbívoros vertebrados a las plantas facilitadas, lo cual tiene un efecto positivo sobre las especies facilitadas aumentando su supervivencia y crecimiento (McAuliffe 1986, Smit et al. 2006, Vandenberghe et al. 2009).

Por otro lado, se ha documentado que la “resistencia por asociación” (sensu, Tahvainen & Root 1972) sería otro mecanismo implicado contra la herbivoría. Este mecanismo incluye la repelencia, i.e., la planta protectora emite compuestos volátiles que repelen a los herbívoros o disminuyen la palatabilidad de las hojas (Atsatt & O’Down 1976). En el caso particular de la herbivoría por pequeños y grandes herbívoros en las formaciones xerofíticas, no está documentado si la asociación a un arbusto nodriza modifica la interacción entre la planta consumida y el herbívoro. La importancia de este fenómeno puede responderse formulando dos hipótesis simples pero fundamentales: **1)** los individuos ubicados fuera del dosel de los arbustos sufren mayores tasas de herbivoría que aquellos dentro de él. Esto apunta a diferencias en preferencia de acuerdo al contexto espacial de la planta atacada, lo que podría explicarse por alguno de los mecanismos de resistencia descritos arriba. **2)** el efecto de la herbivoría fuera de los doseles de los arbustos es más negativo que bajo de ellos. Esto apunta a diferencias en la tolerancia de la planta, i.e. su capacidad de sobrevivir y/o re-crecer tras la herbivoría, por el hecho de estar creciendo bajo el dosel de un arbusto nodriza, lo que probablemente se explique por las mejores condiciones microclimáticas que provee. En vista de la relevancia que la herbivoría puede tener como factor regulador de la abundancia y supervivencia de plantas en formaciones xerofíticas, la puesta a prueba de estas dos hipótesis podría generar un avance significativo en el entendimiento de la dinámica de regeneración y recuperación de dichos hábitats.

### **¿Son especie-específicas las interacciones con los arbustos?**

Callaway (1998) sugirió que cuando las interacciones de facilitación por especies nodrizas están determinadas por mitigaciones micro-climáticas, la especie-especificidad de las mismas debiera ser baja. De hecho, este autor sugiere que un objeto inanimado que provea la misma mitigación ambiental que la nodriza debiera ser reconocida de igual forma por las especies facilitadas. En formaciones xerofíticas, donde el fenómeno de las plantas nodrizas ha sido estudiado, existe evidencia controversial al respecto. Por ejemplo, McAuliffe (1988) demostró que en el desierto de Mojave, la especie arbustiva *Ambrosia dumosa* servía de nodriza más frecuentemente que otras especies de arbustos -con similar abundancia- presentes en la comunidad. Greenlee & Callaway (1996) en cambio, encontraron que la especie *Lesquerella corinata* es facilitada indistintamente por diferentes especies arbustivas. Bajo esta evidencia, sería de vital importancia evaluar si diferentes arbustos de la formación xerofítica en estudio poseen igual habilidad para actuar como nodriza para otras especies de la zona. Por otro lado podría ser esperable que aquellas especies de arbustos que modifique con mayor intensidad las condiciones microclimáticas en relación a su entorno actúen como mejores nodrizas para el resto de las especies, proponiéndose como una especie idónea para programas de reforestación de formaciones xerofíticas degradadas.

### **Región de Coquimbo como zona xerofítica modelo para evaluar la propuesta**

Chile central ha sido incluido dentro de los 25 "hotspots" de biodiversidad a nivel mundial (Myers et al. 2000). Dentro de esta área de alta biodiversidad, la IV Región de Coquimbo representa el límite septentrional. El término biodiversidad o diversidad biológica puede ser definida de una manera simple: la suma total de toda la variación biótica desde el nivel de genes al de ecosistema (Purvis & Hector 2000). Investigaciones recientes indican que, en promedio, la biodiversidad aumenta la estabilidad de los ecosistemas. La estabilidad de los ecosistemas depende de la habilidad de las comunidades de contener especies, o grupos funcionales, que son capaces de responder diferencialmente. Si la alta biodiversidad favorece la estabilidad ecológica, la acelerada pérdida de especies puede desestabilizar o inclusive llevar al colapso a ecosistemas completos (McCann 2000). Desde esa perspectiva la presencia de arbustos que actúen como nodrizas para otras especies vegetales podrían aumentar la riqueza y diversidad, y por ende la estabilidad de las formaciones xerofíticas.

La IV Región de Coquimbo es una zona de transición florística. Esto se refleja en que la región es el límite latitudinal de distribución para cerca de 2/3 de las especies nativas. De estas especies, más de 2/3 tienen su límite norte en la región (Squeo et al. 2001). Además, una mayor proporción de las especies nativas con su límite norte en la región están en las categorías de especies en peligro (EP) o vulnerables (VU). Estos antecedentes sugieren que hay características propias de la región (e.g., clima, patrón de destrucción del hábitat, actividades humanas) que aumentan el riesgo de extinción regional de las especies. Dentro de las especies endémicas de la IV Región de

Coquimbo, los arbustos poseen la mayor proporción de especies en categorías EP o VU (31,9%) seguida de cactáceas (25%) y hierbas perennes (22,9%) (Squeo et al. 2001). Por lo expuesto anteriormente, es urgente diseñar una estrategia de conservación y recuperación de hábitat específica para las especies endémicas de la IV Región que se encuentran en estas categorías.

## METODOLOGÍA

**Sitio de estudio:** El sitio de estudio se localizó dentro de un predio privado “Quebrada las Vacas” cerca del Parque Nacional “Bosque Fray Jorge” (30°41’S; 71°37’O) a 85 km al sur de la ciudad de La Serena. Este sitio es usado para la cría de ganado caprino y se ha documentado gran presión de pequeños herbívoros como *Oryctolagus cuniculus* y *Lepus europaeus*, lo cual lo hace idóneo para evaluar el efecto “nodriza” por parte de los arbustos contra la herbivoría (Gutiérrez et al. 2007). Las precipitaciones medias anuales alcanzan los  $145 \pm 31$  mm en año normal mientras que en un año Niño puede sobrepasar los 200 mm (Gutiérrez et al. 2007, Manrique et al. 2007). La vegetación dominante son los arbustos xerofíticos de baja y mediana altura (< 5m) tales como: *Gutierrezia resinosa*, *Prosopis chilensis*, *Proustia cunneifolia*, *Senna cumingii* y el cactus *Echinopsis skottsbergii* (Manrique et al. 2007, Muñoz et al. 2008).

### Especies bajo estudio:

- a) **Arbustos nodrizas:** para realizar el presente proyecto se propusieron como arbustos “nodrizas” a las especies *Porlieria chilensis* (Zygophyllaceae) comúnmente llamado Guayacán y *Senna cumingii* (Leguminosae) comúnmente llamado Alcaparra. El Guayacán es un arbusto endémico siempre-verde que alcanza los 5 m de altura y que se distribuye desde la IV hasta la VI región. Se ha demostrado que esta especie posee un sistema radicular dimórfico el cual le permite realizar el proceso de “levantamiento hidráulico” (Muñoz et al. 2008) lo cual determina que bajo su dosel la disponibilidad hídrica sea mayor en comparación al suelo desnudo. Su arquitectura está determinada por la presencia de largas ramas con corteza y hojas coriáceas y marcadas espinas, lo cual sugiere una barrera física anti-herbivoría. Por otro lado, la Alcaparra es un árbol con una distribución en Chile que va desde la III Región hasta la Región Metropolitana. Puede sobrepasar los 3 metros de altura, aunque el promedio es de 1.5 m en el sitio de estudio (Obs. Pers). Presenta una corteza y ramas gruesas, las cuales forman un enrejado en la base, esto último sumado a la presencia de 2 grandes espinas axilares, sugieren un fuerte mecanismo para evitar la herbivoría (Galera 1993). Adicionalmente, se han descrito compuestos químicos en las hojas con comprobada acción repelente de herbívoros (Galera 1996). Esta especie al igual que el Guayacán, posee capacidad de levantamiento hidráulico lo cual determina que las condiciones hídricas bajo su dosel sean más benignas que en el suelo desnudo (Muñoz et al. 2008). Finalmente, se sugirió la utilización de estas especies debido a que presentan una

alta abundancia en los sitios de estudio y características morfológicas que generan microclimas más benignos que su entorno, actuando como nodrizas idóneas para testear la hipótesis del presente proyecto.

**b) Especies endémicas a utilizar:** para testear el efecto nodriza sobre el éxito de reclutamiento, se utilizaron 3 especies endémicas características de las formaciones xerofíticas: *Puya berteroriana*, *Flourensia thurifera* y *Senna cumingii*. Todas estas especies presentan un alto índice de prioridad para su conservación y el Banco de Germoplasma de INIA (institución participante del proyecto) posee abundante semillas de todas las especies señaladas. El índice de prioridad considera: *i*) la “unicidad de la especie” calculada como el número de especies de un determinado género dividido por el número de géneros en una familia, *ii*) la distribución geográfica de la especie y *iii*) la abundancia en herbarios o información sobre la especie (León et al. en revisión). Así, mientras más exclusiva sea la especie dentro de su género, con una distribución más restringida y con baja información sobre ella, mayor será el índice de prioridad para su conservación.

**Obtención de plántulas:** para implementar los experimentos de campo propuestos más abajo se requirió producir plántulas de las diferentes especies a estudiar. Durante el periodo de invierno-primavera (Agosto-Septiembre), las semillas de las especies seleccionadas fueron sometidas a cámaras de germinación para comenzar el proceso de obtención de plántulas. La selección de especies para testear el efecto “nodriza” por parte de los arbustos se realizó según los siguientes criterios: *i*) estatus de endémico, *ii*) disponibilidad de semillas, *iii*) importancia para su conservación, *iv*) conocimiento de su biología por parte de los investigadores de este proyecto.

Las semillas de las diferentes especies seleccionadas para el estudio una vez limpias y dispuestas en placas Petri (15 cm diámetro) fueron mantenidas bajo un fotoperiodo de 16 h luz / 8 h oscuridad, en densidades de 30-50 semillas / placa, según el tamaño de las semillas en cámaras de crecimiento. Las plántulas obtenidas fueron transplantadas a bolsas de polietileno con mezcla de arena / tierra del sitio de estudio (1:3) como sustrato y mantenidas bajo condiciones de temperatura y fotoperiodo naturales de invernadero. Cuando las plántulas tuvieron aproximadamente 10 meses fueron llevadas al sitio de estudio para realizar los experimentos de trasplantes y evaluar la supervivencia, desempeño (acumulación de biomasa y fotosíntesis) y efectos de la herbivoría. Durante el periodo de crecimiento en los invernaderos, todas las plántulas fueron regadas de manera periódica con una “bomba de espalda” de 30 l.

**Caracterización climática de los microsítios:** al inicio del proyecto se seleccionaron los sitios y arbustos que fueron utilizados para evaluar su efecto como nodrizas sobre otras especies. En las dos especies de arbustos seleccionados, se dispusieron registradores Data-loggers (Hobbo USA) conectados a sensores registradores de la disponibilidad hídrica a través del contenido volumétrico

de agua (sondas Echo) y sensores registradores de temperatura del suelo (termopares, Unisource). Para conocer las variaciones diarias de la radiación lumínica bajo los doseles de ambas especies de arbustos y fuera de ellos se dispusieron sondas registradoras de radiación fotosintéticamente activa (radiación PAR). Estos datos fueron muy útiles para comprender y explicar de manera más detallada los valores de fotosíntesis registrados en cada individuo. Todos los sensores fueron colocados bajo 5 arbustos de cada especie y 5 fuera de ellos, los cuales fueron monitoreados por toda la duración del proyecto. Los data-logger fueron programados para que registraran los datos cada una hora y la información fue descargada y graficada mensualmente. A partir de esta información se establecieron los tratamientos y sus correcciones mensuales (ver abajo).

**1. Efecto nodriza por mitigación abiótica:** Para cada especie de arbusto nodriza se propuso realizar un experimento factorial donde se analizó tanto bajo como fuera de dosel la importancia del agua y la sombra, sobre la supervivencia, crecimiento y desempeño fisiológico de las especies bajo estudio.

Durante el mes de Mayo de 2012, se seleccionaron 20 arbustos de cada especie que presentaron cobertura de dosel similar. Por cada arbusto se demarcó un área similar (a la del arbusto) y con al menos 3 m lejos de cualquier arbusto en dirección al azar, eliminando las hierbas presentes en dicha área debido al efecto potencial sobre la disponibilidad hídrica y competencia que pudieran ocasionar. El diseño fue en bloque (1 arbustos con 5 individuos de cada especie bajo su dosel y 5 individuos de cada especie en el espacio abierto) con 10 réplicas por bloque y 5 tratamientos dentro de cada bloque: los 5 individuos de cada especie fueron asignados a uno de los siguientes tratamientos: 1) bajo nodriza, 2) adición de agua, 3) sombreado, 4) adición de agua + sombreado, y 5) control. El número de plántulas a transplantar bajo este diseño se desprende del siguiente cálculo: 5 tratamientos (3 abióticos + 1 control + nodriza) x 10 réplicas x 5 individuos en cada réplica = 250 individuos de cada especie x 2 especies de nodrizas = 500 ind., de cada especie a reforestar (ver esquema 1).

a) **Adición de agua:** los individuos asignados a este tratamiento, recibieron el aporte adicional de agua mediante un sistema de goteo regulado desde recipientes plásticos situados a 150 cm del suelo y con capacidad de 10 l. El flujo de goteo fue regulable mediante una llave de paso. Este sistema de goteo ha sido utilizado en diversos estudios (Badano et al. 2008) y por el investigador responsable de este proyecto, lo cual asegura la factibilidad del sistema. La adición de agua a los tratamientos fue establecida a partir de las diferencias en el recurso hídrico registrado entre la nodriza y el suelo desnudo, mediante el monitoreo del potencial hídrico del suelo, el cual fue realizado con los sensores y registradores (Data-logger) solicitados en este proyecto. El objetivo de este tratamiento fue mantener la condición hídrica de los tratamientos 2) agua y 4) agua + sombra, con valores similares a los registrados bajo la nodriza, a modo de replicar la mitigación que realiza esta última. En

cada salida se registró el estado de las mangueras y del recipiente plástico que contenía el agua, al igual que su relleno.

- b) **Sombreamiento:** los individuos asignados a este tratamiento, recibieron una disminución de la radiación lumínica incidente acorde a las mediciones que fueron registradas bajo los doseles de cada especie de arbusto. Para lo señalado anteriormente, se dispuso una malla doble "Raschell" de color negro a 100 cm del suelo, cubriendo la parte superior del grupo de individuos asignados a este tratamiento y con un área de sombreado de 1m<sup>2</sup>. La malla fue montada a 100 cm y con una estructura de perfil metálico con el fin de permitir la circulación del aire libremente. Debido a que la presencia de la malla pudo tener efectos sobre la temperatura y la evaporación, se dispusieron data-loggers que registraron las variaciones térmicas e hídricas diariamente.

En cada uno de los tratamientos + el control, una vez al mes desde Mayo de 2012 y hasta completar 1 año del inicio del experimento, se registró la supervivencia de las plántulas, su altura y el número de hojas que presentaron. Al final del periodo señalado anteriormente, las plántulas fueron cosechadas y guardadas en bolsas individuales de papel. Posteriormente fueron llevadas al laboratorio donde fueron secadas en una estufa a 70°C por 3 días para luego medir su biomasa mediante una balanza digital.

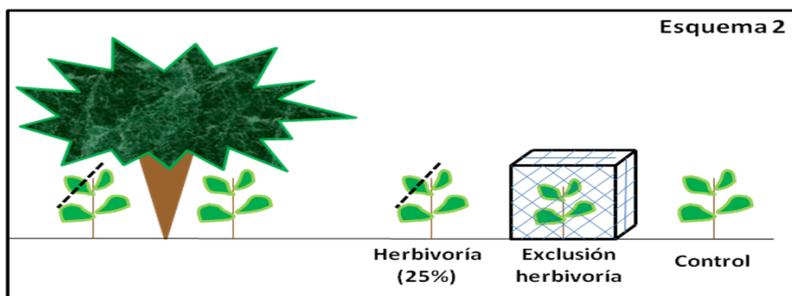
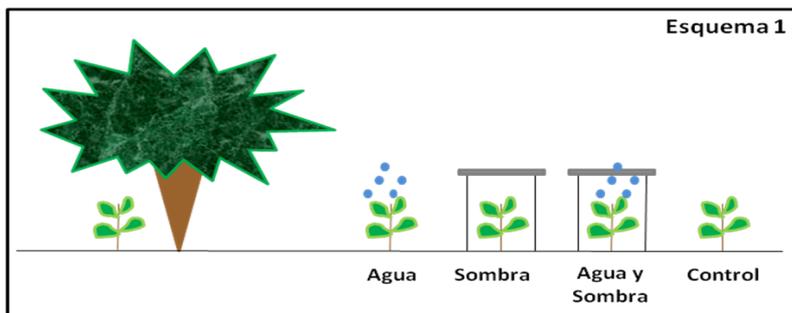
**Fotosíntesis:** como una forma de estimar en forma directa el desempeño de las especies bajo y fuera el dosel de los arbustos y bajo los diferentes tratamientos, se realizaron mediciones de la tasa de intercambio gaseoso en las plántulas de las diferentes especies a utilizar en este estudio. Estas mediciones permitieron complementar la información que se obtuvo en la supervivencia y adquisición de biomasa de las plántulas. Estas mediciones se realizaron una vez al mes por el periodo descrito anteriormente.

En cada salida, se realizaron las mediciones de intercambio gaseoso con un IRGA portátil (analizador de gases infrarrojo; Ciras-2, PP-System, Inc.). En cada uno de los individuos a analizar se determinó la fotosíntesis neta bajo la condición ambiental establecida por cada tratamiento. De este modo la fotosíntesis que presentó cada individuo fue representativa de las condiciones ambientales donde se encontró creciendo.

**2. Efecto nodriza por disminución de la herbivoría:** Para cada especie de arbusto nodriza se realizó un experimento factorial donde se analizó tanto bajo como fuera de dosel el efecto protector o compensador por el daño inducido por la herbivoría. Como variables respuestas se evaluó la supervivencia, crecimiento y desempeño fisiológico de las especies bajo estudio.

Durante el mes de Septiembre de 2012, se seleccionaron 30 arbustos de cada especie que presentaron cobertura de dosel similar. Por cada arbusto se demarcó un área similar (a la del arbusto) y con al menos 3 m lejos de cualquier arbusto en dirección al azar, eliminando las hierbas presentes en dicha área debido al efecto potencial sobre la disponibilidad hídrica y competencia que pudieran ocasionar. El diseño fue en bloque (1 arbustos con 5 individuos de cada especie bajo su dosel y 5 individuos de cada especie en el espacio abierto) con 10 réplicas por bloque y 5 tratamientos dentro de cada bloque: los 5 individuos de cada especie fueron asignados a uno de los siguientes tratamientos: 1) bajo nodriza, 2) herbivoría simulada bajo nodriza, 3) herbivoría simulada fuera de nodriza, 4) exclusión de herbívoros, y 5) control. La herbivoría simulada se realizó mediante daño manual al 50% de cada hoja del 50% de las hojas que presentó cada individuo (25% de daño al individuo). Este porcentaje de daño fue similar al registrado en el sitio de terreno para las especies utilizadas.

El número de plántulas a transplantar bajo este diseño se desprendió del siguiente cálculo: 5 tratamientos (1 herbivoría + 1 exclusión + 1 control + 1 herbivoría bajo nodriza + 1 control nodriza) x 10 replicas x 5 individuos en cada replica = 250 individuos de cada especie x 2 especies de nodrizas = 500 ind., de cada especie. Ver esquema 2.



Cada esquema representó la unidad experimental (bloque) que fue replicada 10 veces y cada tratamiento estuvo constituido por grupos de 5 individuos. Este diseño fue aplicado a las 3 especies modelos utilizadas para testear el efecto nodriza en dos arbustos como estrategia para la reforestación en formaciones xerofíticas.

## **Análisis estadísticos**

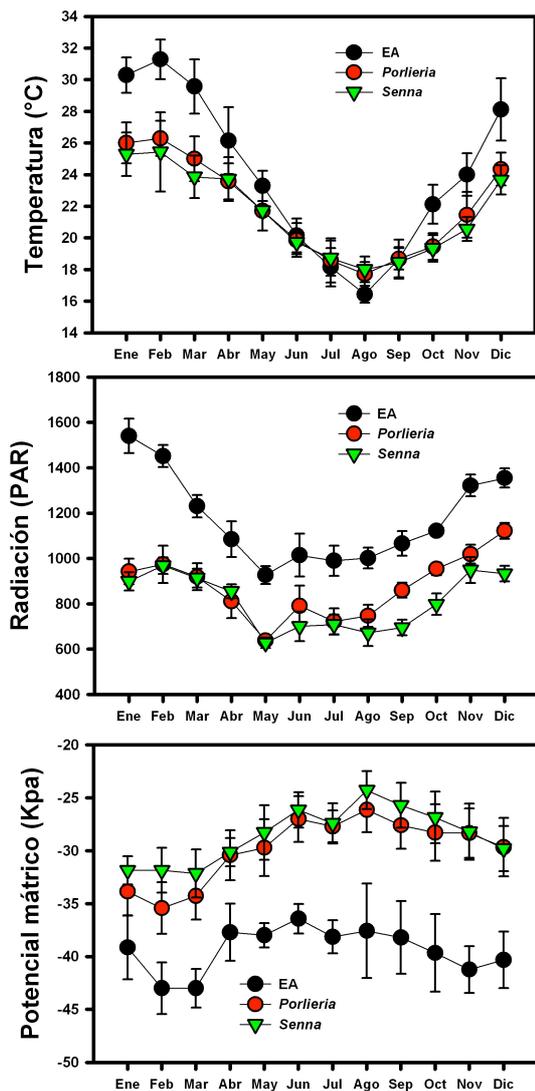
Las diferencias entre los tratamientos en función del tiempo fueron analizados mediante un análisis de varianza (ANOVA) de mediciones repetidas con las correcciones pertinentes al considerar el diseño en bloque (Zar 1999). Los datos fueron transformados para obtener normalidad en la distribución y homogeneidad de varianzas cuando fue necesario. Los experimentos de supervivencia fueron analizados mediante el método de Kaplan-Meier y la significancia estadística se calculó mediante un test de Mantel.

## **RESULTADOS**

### **Caracterización microclimática**

Los datos microclimáticos (temperatura, radiación lumínica y humedad del suelo) fueron monitoreadas por un periodo de 12 meses tanto en los espacios abiertos como bajo los doseles de dos nodrizas (*Porlieria* y *Senna*). Los datos fueron analizados con una análisis de varianza (ANOVA) de mediciones repetidas, donde los 3 micrositos y los diferentes meses fueron las variables independientes y las variables microclimáticas la variable dependiente.

Los resultados indican que la temperatura fue significativamente mayor en los espacios abiertos en comparación a los sitios bajo los doseles y que entre doseles no hubo diferencia (Fig. 1A). Por otro lado, los meses de verano presentaron mayores temperaturas disminuyendo hacia el invierno de manera proporcional entre los diferentes micrositos (Fig. 1A). De manera similar, las radiación fotosintéticamente activa fue significativamente mayor en los espacios abiertos que bajo los doseles de las nodrizas (Fig. 1B). La humedad del suelo bajo los doseles de ambas nodrizas fue significativamente mayor que en los espacios abiertos, siendo la disponibilidad hídrica mayor hacia los meses de invierno (Fig. 1C).

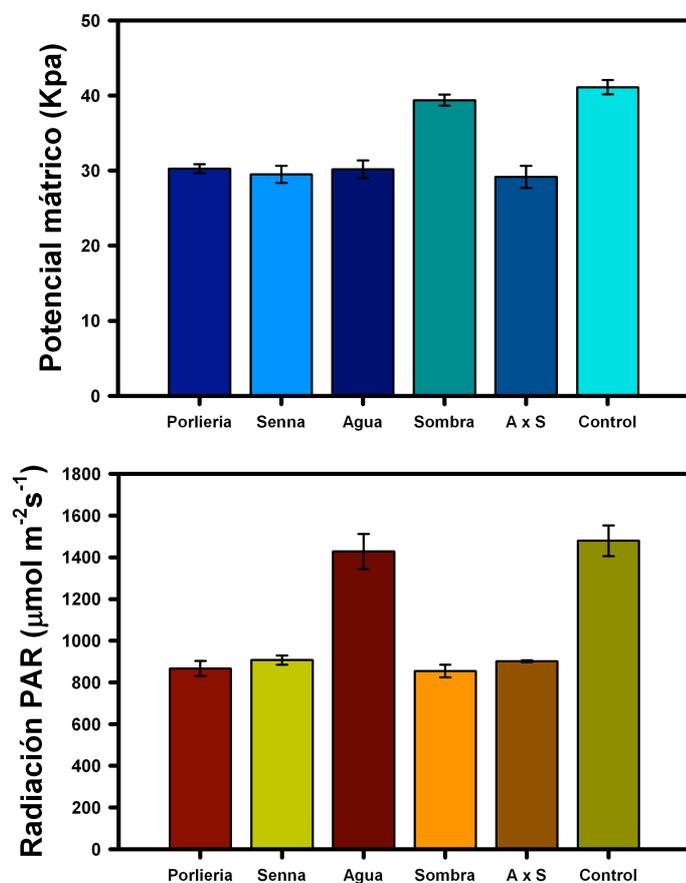


**Figura 1.** Temperatura, radiación fotosintéticamente activa, y Potencial hídrico del suelo, a lo largo del tiempo registrado en los especies abiertos y bajo los doseles de las nodrizas *Porlieria* y *Senna*.

### 1. Experimento de facilitación por disminución del estrés

Basado en los datos microclimáticos recolectados durante los 12 meses, logramos diseñar un tratamiento de disminución del estrés hídrico y lumínico (igualando las condiciones registradas bajo las nodrizas). Para igualar las condiciones hídricas registradas bajo los doseles aplicamos 500 y 200 ml de agua corriente extra a cada plántulas distribuida en los tratamientos Agua y Agua + Sombra, respectivamente (ver esquema de diseño en la formulación del proyecto). De manera similar, para igualar las condiciones lumínicas registradas bajo los doseles dispusimos una estructura metálica con una malla Rachel simple a 50 cm de altura del suelo (ver diseño). Estos tratamientos y mediante un análisis de varianza (ANOVA) de 1 vía permitieron evidenciar las

diferencias de manera significativa entre tratamientos de disminución del estrés y los controles (espacios abiertos), pero no de la condición “dosel” de ambas nodrizas (Fig. 2).

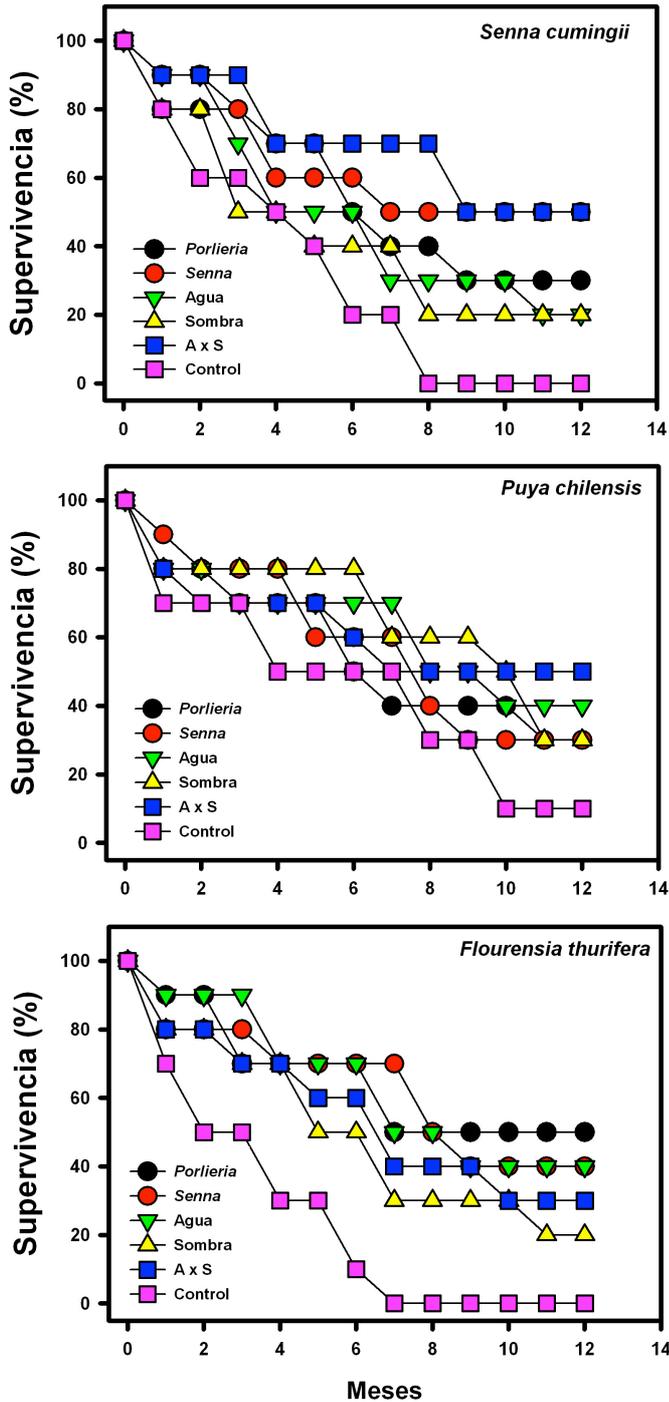


**Figura 2.** Tratamientos de disminución del estrés hídrico y lumínico. El diseño permitió igualar las condiciones registradas bajo los doseles de las nodrizas, y diferir de los controles (espacios abiertos).

### Mediciones *in situ*

#### **Supervivencia**

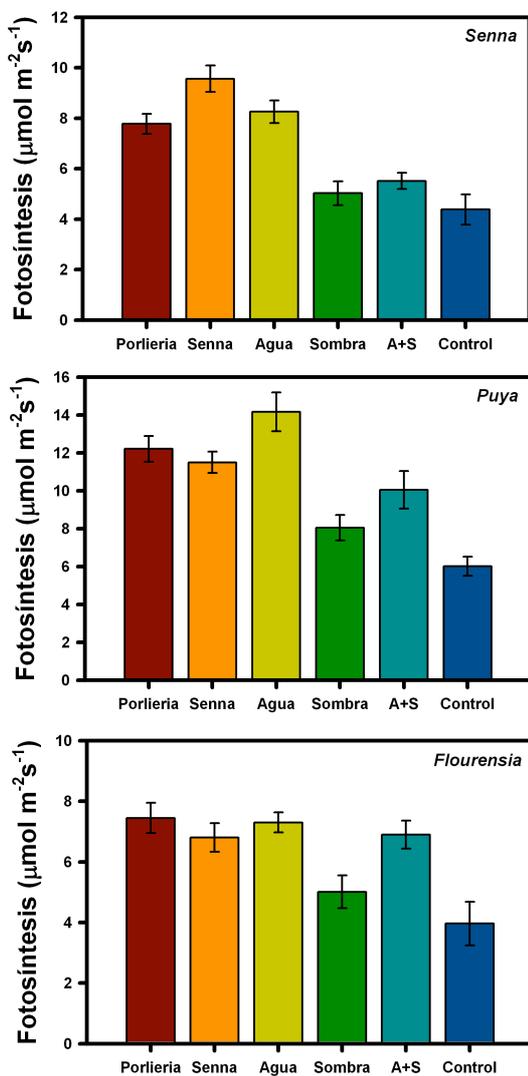
Debido al sólido set de datos se puede concluir con evidencia concreta la tendencia de las curvas y el efecto de los diferentes tratamientos sobre el porcentaje de supervivencia de las diferentes especies facilitadas. Específicamente, es posible evidenciar una marcada disminución en el tratamiento control (espacios abiertos) posiblemente debido a que corresponden a la condición de mayor estrés (Fig. 3). Por otro lado, el efecto nodriza positivo inducido sobre la supervivencia muestra una tendencia similar en las tres especies facilitadas pero que varían en magnitud al comparar cada una de las nodrizas (ver Fig. 3).



**Figura 3.** Porcentaje de supervivencia de las 3 especies “facilitadas” utilizadas como modelo a los 12 meses después del transplante. Los valores mostrados corresponden a los tratamientos bajo de dosel de las dos nodriza, tratamiento de aumento de agua, tratamiento de disminución de la radiación, tratamiento conjunto de aumento de agua y disminución de la radiación y tratamiento control (espacios abiertos).

## Fotosíntesis

La tasa fotosintética fue significativamente diferente entre tratamientos según el ANOVA de 1-vía, los valores medios notoriamente disminuyeron en los tratamientos de sombra y control (Fig. 4). La tendencia registrada fue similar para las 3 especies utilizadas, lo cual sugiere que los tratamientos afectarían de manera similar a la comunidad vegetal de las zonas xerofíticas. Si bien, el efecto nodriza de ambas especies sobre el desempeño fotosintético es claro, la magnitud en cada especie facilitada dependerá de la nodriza con la cual se asocie, sugiriendo un efecto especie específico (Fig. 4). No se descarta que conforme aumente el tiempo de exposición -a los tratamientos- las diferencias sean incrementadas de manera significativa.

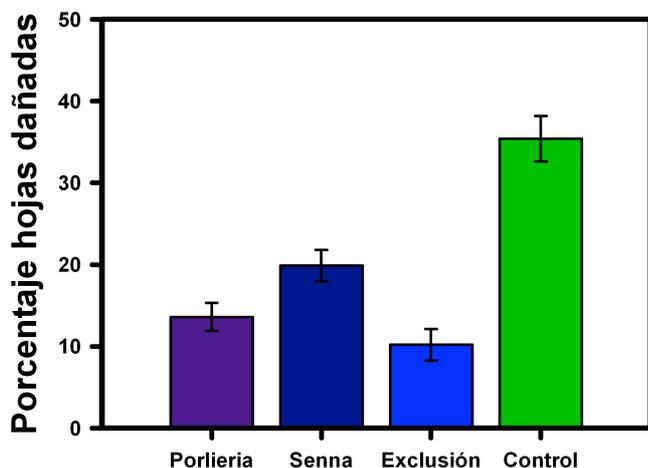


**Figura 4.** Tasa de fotosíntesis de las 3 especies “facilitadas” utilizadas como modelo a los 12 meses después del trasplante. Los valores mostrados corresponden a los tratamientos bajo de dosel de las dos nodriza, tratamiento de aumento de agua, tratamiento de disminución de la radiación, tratamiento conjunto de aumento de agua y disminución de la radiación y tratamiento control (espacios abiertos).

## 2. Experimento de facilitación por protección contra los herbívoros

### Patrón de daño

Luego de exponer a individuos de las 3 especies facilitadas se logró evidenciar que de manera significativa los doseles de las nodrizas logran disminuir el ataque de herbívoros acercándose en los valores medios porcentuales al tratamiento de exclusión de herbívoros (Fig. 5).

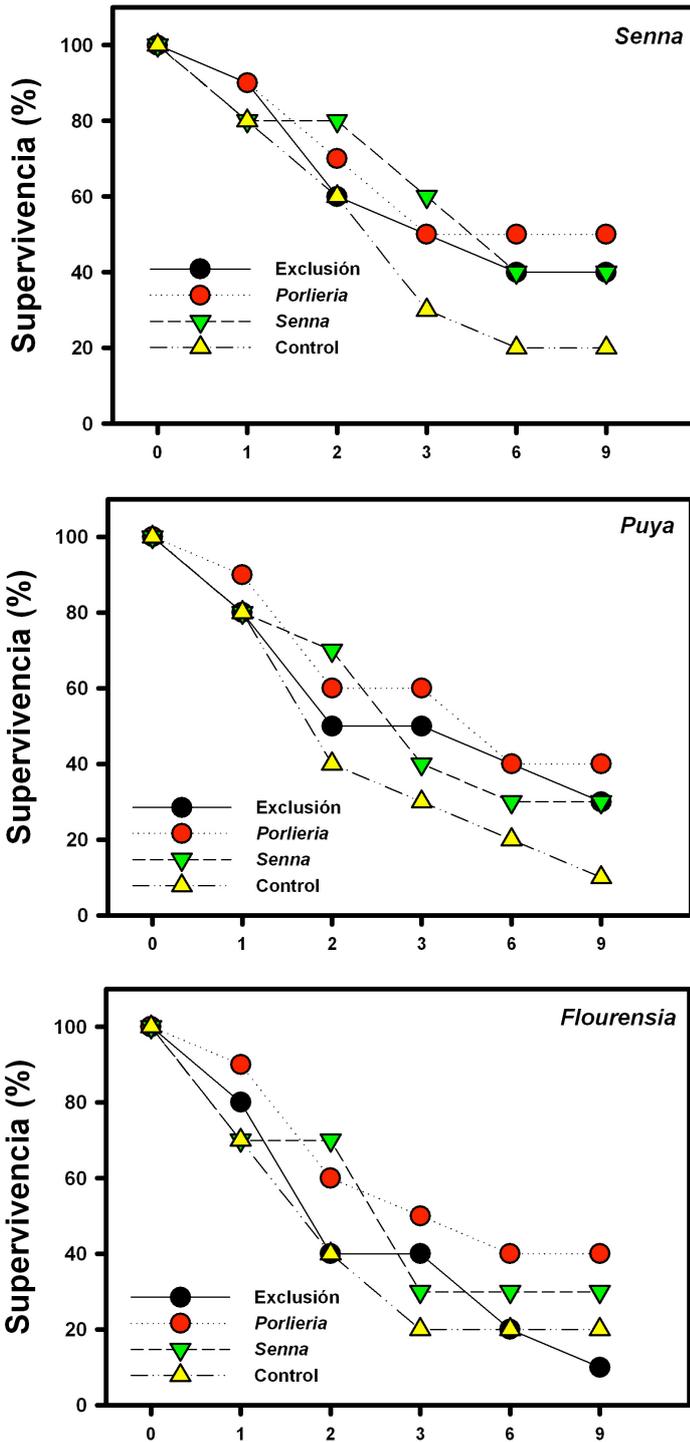


**Figura 5.** Porcentaje de daño foliar promediado entre las tres especies facilitadas luego de ser expuestas por 3 meses a los siguientes tratamientos: Bajo los doseles de cada nodriza, exclusión mecánica de los herbívoros y tratamiento control (plantas dejadas al libre ataque de herbívoros).

### Mediciones *in situ*

#### **Supervivencia**

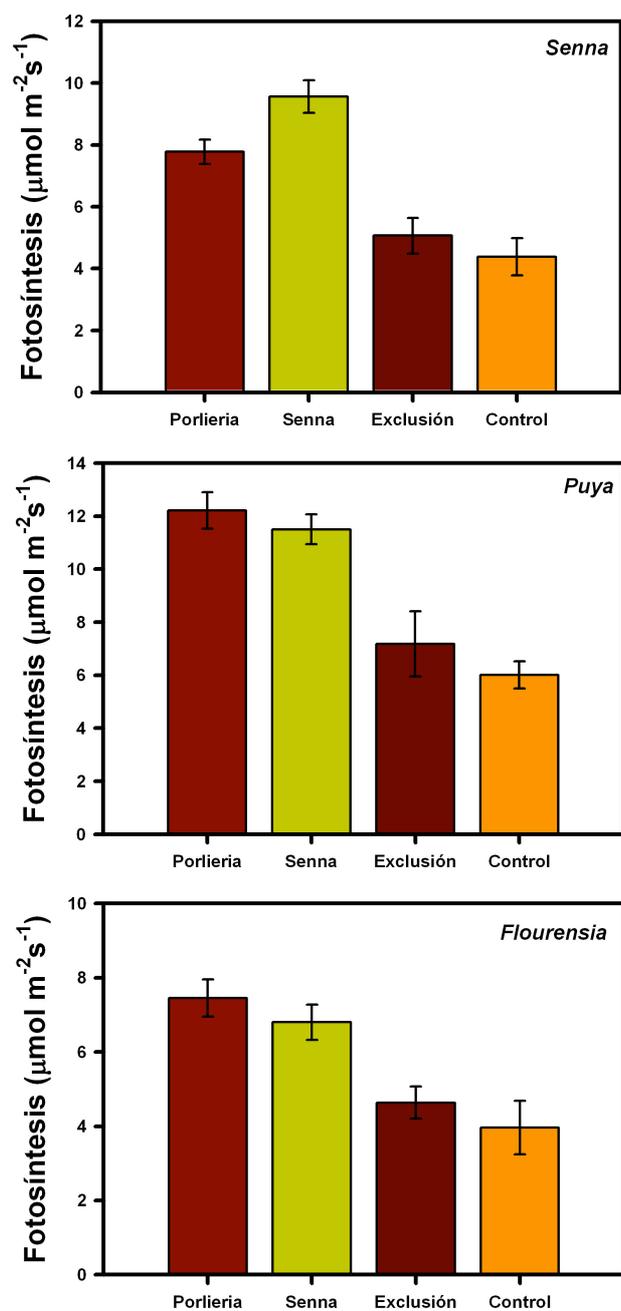
Luego de 9 meses de exposición a los diferentes tratamientos, fue posible evidenciar que los individuos de las tres especies facilitadas presentaron significativamente un menor porcentaje de supervivencia que aquellas que fueron dispuestas con protección mecánica o inclusive bajo dosel de nodrizas (Fig. 6). Por otro lado, es posible evidenciar que las especies facilitadas responden levemente diferente según la nodriza que las proteja, surgiendo un facto de especie especificidad (Fig. 6).



**Figura 6.** Porcentaje de supervivencia de las 3 especies “facilitadas” utilizadas como modelo a los 9 meses después del transplante. Los valores mostrados corresponden a los tratamientos bajo nodrizas de ambas especies facilitadoras, con jaulas de exclusión de herbívoros y en espacios abiertos sin protección (controles).

## Desempeño fotosintético

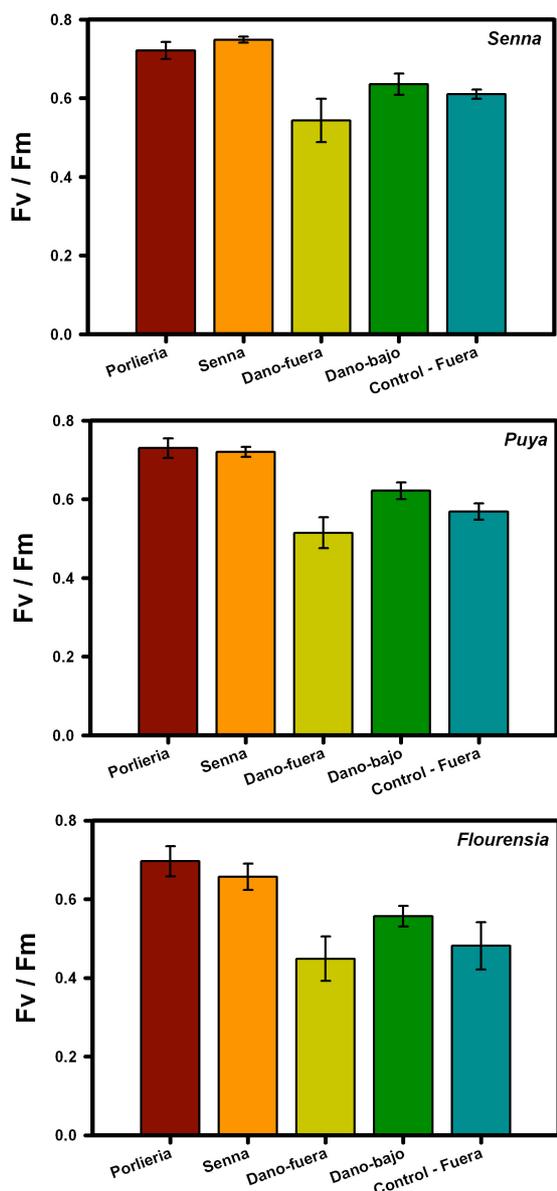
Al igual que la supervivencia, el desempeño fisiológico medido como desempeño fotosintético fue significativamente mayor cuando crecieron bajo nodrizas (Fig. 7). No obstante, el desempeño fotosintético no fue diferente en las tres especies facilitadas dispuestas en suelo abierto con y sin jaulas de exclusión (Fig. 7). Esto último es altamente relevante ya que deja de manifiesto la importancia de las nodrizas para el éxito de reforestación.



**Figura 7.** Tasa fotosintética promedio de las 3 especies “facilitadas” utilizadas como modelo a los 9 meses después del transplante. Los valores mostrados corresponden a los tratamientos bajo nodrizas de ambas especies facilitadoras, con jaulas de exclusión de herbívoros y en espacios abiertos sin protección (controles).

## Efecto de mitigación contra la herbivoría

Uno de los resultados más destacables del presente estudio fue evidenciar que el efecto nodriza puede actuar de manera directa como se ha señalado arriba, o de manera indirecta. Un efecto indirecto es el experimentado por las tres especies facilitadas, que si bien sufrieron ataque y daño por parte de los herbívoros (en menor porcentaje que el control) la recuperación fue significativamente mejor (Fig. 8). Es decir, las nodrizas no sólo protegen del ataque de los herbívoros, sino que proporcionan características para que este ataque sea minimizado o con un menor efecto, en comparación al control o a la presencia de las exclusiones en los espacios abiertos (Fig. 8).



**Figura 8.** Desempeño fisiológico (medido como eficiencia máxima del fotosistema II) en las tres especies facilitadas luego del ataque simulado de herbívoros creciendo bajo dosel de nodriza, y en espacios abiertos tanto con y sin jaulas de exclusión.

## CONCLUSIONES y RECOMENDACIONES

- Los arbustos de la zona semiárida mejoran las condiciones microclimáticas actuando como nodrizas por mitigación abiótica para diferentes especies endémicas de las formaciones xerofíticas.
- Los arbustos de la zona semiárida disminuyen y mitigan el ataque de herbívoros actuando como nodrizas por defensa mecánica para diferentes especies endémicas de las formaciones xerofíticas.
- Los arbustos de la zona semiárida mejoran el desempeño fisiológico y el porcentaje de supervivencia de otras especies endémicas, aumentando el éxito de reintroducción.
- El resultado del efecto nodriza inducido por los diferentes arbustos y “utilizado” por las diferentes especies pareciera ser especies específico.
- El efecto nodriza parece ser una estrategia eficiente para mejorar el éxito de reintroducción y disminuir los costos de un programa de reforestación con especies nativas en las formaciones xerofíticas de alto valor ecológico.

El presente proyecto permitió constatar con datos sólidos y con diversas aproximaciones la importancia y la eficiencia del efecto nodriza como una estrategia real y económica para un programa de reintroducción de flora en las zonas xerofíticas. La mayoría de los modelos climáticos sugieren que el proceso de desertificación se tornará más intenso y se extenderá hacia el sur de nuestro país. Por lo anterior evaluar el efecto nodriza como una estrategia económica y exitosa para frenar este proceso podría retomar gran relevancia. Por un lado al ser un proceso natural que ya ocurre en la naturaleza, asegura un bajo rechazo de transplante, baja alteración de la genética poblacional y baja intervención del paisaje. Por otro lado, al demostrar que tanto las mitigaciones lumínicas como hídricas son evidentes, el efecto nodriza aparece como una estrategia que al ponderar costos vs., éxito, se convierte en una alternativa atractiva y de alta aplicabilidad en toda la zona norte del país. Finalmente, señalamos que el proceso de desertificación es inminente y que las zonas xerofíticas de alto valor ecológico serán de las más afectadas, sin embargo el utilizar el efecto nodriza como una estrategia para detener y revertir estos efectos y procesos podría ser una alternativa clave, que debería ser considerada para futuros planes de reintroducción.

## REFERENCIAS

- Aguiar MR, Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Alpert P, Mooney HA. 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio* 122: 83-93.
- Atsatt PR, O'Down DJ. 1976. Plant defense guild. *Science* 193: 24-29.
- Austin MP, Williams O. 1988. Influence of climate and community composition on the population demography of pasture species in semi-arid Australia. *Vegetatio* 77: 43-49.
- Badano EI, Pérez D, Vergara CH. 2008. Love of Nurse Plants is Not Enough for Restoring Oak Forests in a Seasonally Dry Tropical Environment. *Restoration Ecology* 17: 571-576.
- Bakker ES, Olff H, Vandenberghe C, de Maeyer K, Smith R, Gleichman JM, Vera FWM. 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41: 571-582.
- Baraza E, Zamora R, Hódar JA. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matters. *Oikos* 113: 148-156.
- Bowers JE. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* 133: 37-48.
- Bowman WD, Theodose TA, Schardt JC, Conant RT. 1997. Constraints of nutrients availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology* 74: 2085-2097.
- Byers JE, Cuddington K, Jones CG, Talley TS, Hastings A, Lambrinos JG, Crooks JA, Wilson WG. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 493-500.
- Callaway RM. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway RM, Pugnaire FI. 1999. Facilitation in plant communities. Pages 623-648 in FI. Pugnaire, and F. Valladares, editors. *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Cepeda J. 2009. Los sistemas naturales de la cuenca del Río Elqui: Vulnerabilidad y cambio del clima. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena.
- Del Pozo AH, Fuentes ER, Hajek ER, Molina JD. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- Facelli JM, Temby AM. 2000. Multiple effects of shrubs on annual communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology* 27: 422-431.
- Franco AC, Nobel PS. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Galera FM, Bruno S. 1993. "Avances en el conocimiento de la bioecología de cuatro Especies del género *Prosopis* de interés forrajero del NO de la Pcia de Cba". 68-76 XIV Reunión del grupo

- Técnico Regional del Cono Sur en mejoramiento y Utilización de los recursos forrajeros del Área tropical y Subtropical. Grupo Chaco. Santiago del Estero. Argentina.
- Galera FM. 1996. "Bioecología del Género *Prosopis* con Perspectiva de uso en la Alimentación de rumiantes, Potencial y Limitaciones".
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, Boettinger JL. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191-198.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Castro J, Hódar JA. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172.
- Greenlee J & Callaway RM. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148: 386-396.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Contreras LC, Vásquez H, Jaksic FM. 1993. Spatial distribution and soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* (Zygophyllaceae) shrubs in arid coastal Chile. *Oecologia* 95, 347-352.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera S. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398-406.
- Gutiérrez JR, Holmgren M, Manrique R, Squeo FA. 2007. Reduced herbivore pressure under rainy ENSO conditions could facilitate dryland reforestation. *Journal of Arid Environment* 8: 322-330.
- Holmgren M, Scheffer M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- Kéfi S, Rietkerk M, van Baalen M, Loreau M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367-379.
- King EG, Hobbs RJ. 2006. Identifying linkages among conceptual models of ecosystem degradation and restoration: towards an integrative framework. *Restoration Ecology* 14: 369-378.
- Larrea-Alcázar DM, Soriano PJ. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology* 196: 153-161.
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J. 2003. Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Manrique R, Gutiérrez JR, Holmgren M, Squeo FA. 2007. Reduced herbivory during simulated ENSO rainy events increases native herbaceous plants in semiarid Chile. *Plant Ecology* 191: 21-31.
- McAuliffe JR. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree: *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67: 319-321.
- McAuliffe JR. 1988. The Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* 131: 459-490.
- McCann KS. 2000. The diversity – stability debate. *Nature* 405: 220-227.

- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Desertification Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Muñoz MR, Squeo FA, León MF, Tracol Y, Gutiérrez JR. 2008. Hydraulic lift in three shrub species from the Chilean coastal desert. *Journal of Arid Environments* 72: 624-632.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca DA, KENT J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nobel P. 2005. Physicochemical and environmental plant physiology. Elsevier Academic Press, USA.
- Pueyo Y, Alados CL, García-Ávila B, Kéfi S, Maestro M, Rietkerk M. 2008. Comparing direct abiotic amelioration and facilitation as tools for restoration of semiarid grasslands. *Restoration Ecology* 17: 908-916.
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefabregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420–1426.
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- Purvis A, Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- Rebollo S, Milchunas DG, Noy-Meir I, Chapman PL. 2002. The role of spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98: 53-64.
- Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305: 1926–1929.
- Rousset O, Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88: 401–412.
- Smit C, den Ouden J, Müller-Schärer H. 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 43: 305–312.
- Smit C, Vandenberghe C, den Ouden J, Müller-Schärer H. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: Changing facilitation along abiotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265–273.
- Soriano A, Sala OE. 1986. Emergence and survival of *Bromus setifolius* in different microsites of a Patagonian arid steppe. *Israel Journal of Botany* 35: 91-100.
- Squeo FA, Arancio G, Gutiérrez JR. 2001. Libro Rojo de la Flora Nativa de la Región de Coquimbo y de los Sitios Prioritarios para su Conservación. Ediciones de la Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Squeo FA, Holmgren M, Jiménez M, Albán L, Reyes J, Gutiérrez JR. 2007. Tree establishment along an ENSO experimental gradient in the Atacama desert. *Journal of Vegetation Science* 18: 195-202.
- Tahvainen JO, Root RB. 1972. The influence of vegetation diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Crysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- Tewksbury JJ, Lloyd JD. 2001. Positive interactions under nurse plants: spatial scale, stress gradient and benefactor size. *Oecologia* 127: 425–434.

- Titus JH, Nowak RS, Smith SD. 2002. Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 52: 269-292.
- UNEP (United Nations Environment Programme). 1994. United Nations Convention to Combat Desertification in those countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa.
- Valiente-Banuet A, Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vandenberghe C, Smit C, Pohl M, Buttler A, Freléchoux F. 2009. Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic and Applied Ecology* 10: 427-436.
- Whitford WG. 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, San Diego.
- Wilson SD & Tilman D. 1991. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field community. *Oecologia* 88: 61-71.
- Yang L, Ren H, Liu N, Wang J. 2010. The shrub *Rhodomyrtus tomentosa* acts as a nurse plant for seedlings differing in shade tolerance in degraded land of South China. *Journal of Vegetation Science* 21: 262-272.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, Fourth Edition. Prentice-Hall, Inc, New Jersey.
- Zhao HL, Zhou RL, Su YZ, Zhang H, Zhao LY, Drake S. 2007. Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. *Ecological Engineering* 31: 1-8.