

Hugo Saiz Bustamante

Redes de asociación planta-
planta : organización de las
especies y la comunidad vegetal, y
adaptación del sistema a factores
de estrés en ecosistemas
semiáridos

Departamento
Física de la Materia Condensada

Director/es
López Alados, Concepción
Pueyo Estáun, Yolanda

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>



Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral

REDES DE ASOCIACIÓN PLANTA-PLANTA :
ORGANIZACIÓN DE LAS ESPECIES Y LA
COMUNIDAD VEGETAL, Y ADAPTACIÓN DEL
SISTEMA A FACTORES DE ESTRÉS EN
ECOSISTEMAS SEMIÁRIDOS

Autor

Hugo Saiz Bustamante

Director/es

López Alados, Concepción
Pueyo Estáun, Yolanda

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA

Física de la Materia Condensada

2014

**Redes de asociación planta-planta:
organización de las especies y la comunidad vegetal,
y adaptación del sistema a factores de estrés en
ecosistemas semiáridos**

Colección de Estudios de Física

Vol. 31

Esta colección recoge las tesis presentadas en el Departamento de Física de la Materia Condensada de la Universidad de Zaragoza desde su constitución en 1987.

Colección de Estudios de Física

Vol. 31

**Redes de asociación planta-planta:
organización de las especies y la comunidad
vegetal, y adaptación del sistema a factores
de estrés en ecosistemas semiáridos**

Hugo Saiz Bustamante

trabajo dirigido por

Concepción López Alados
Yolanda Pueyo Estáun



Prensas Universitarias
Universidad Zaragoza

*A mi familia, que siempre me ha apoyado aunque no
estudiara bioquímica*

*A Isabel, que ha compartido conmigo todos los buenos y
malos momentos de esta tesis, y que siempre me ha
escuchado aunque mis explicaciones dejaran mucho que
desear*

-Te das cuenta, Arren, de que un acto no es, como creen los jóvenes, lo mismo que una piedra que levantas del suelo y arrojas lejos, que da en el blanco o yerra, y nada más. Cuando levantas la piedra, la tierra se aligera y la mano que la sostiene es más pesada. Cuando la arrojas, influye en los circuitos de los astros, y allí donde golpea o cae, el universo cambia. De un acto cualquiera depende el Equilibrio del todo. [...] Desde el huracán y el mugido de la ballena hasta la caída de una hoja seca y el vuelo del moscardón, todo cuanto ellos hacen es parte del Equilibrio del todo.

La costa más lejana. Ursula K. Leguin.

Agradecimientos

Bueno, ya han pasado 5 años y parece que por fin llegamos al final. Ha costado un poco más de lo esperado pero el trabajo ha merecido la pena. Por el camino han quedado muestreos en condiciones siberianas, horas de bus, pantallas de error y simulaciones de varios días, pero también risas, buenos ratos y (aunque no sea muy fan) algún que otro abrazo. Y todo esto ha sido posible gracias a la inestimable ayuda de mucha gente. Sin vosotros no hubiera sido posible y espero que este pequeño recuerdo os guste porque os lo merecéis.

A mis directores, Inma y Yolanda. Ambas me han transmitido su amor por la investigación en general y la ecología en particular. Cada una con su estilo, siempre han estado disponibles cuando las necesitaba, ya fuera para resolver mis dudas o para frenarme los pies ante alguna idea descabellada. Muchas gracias por vuestra atención, vuestras enseñanzas y vuestra apertura de miras ante temas nuevos que os han requerido tanto esfuerzo como a mí.

A mis compañeros de grupo Ben, Ángel, Paloma, Yacine, Maite, Guille, Raquel, Arantza, Mari Luz y Antonio, que han tenido que aguantar mis redes y mis comentarios (no siempre afortunados) durante este tiempo. Hemos compartido muchos momentos juntos y de cada uno de ellos he aprendido algo importante. Gracias por las discusiones, los muestreos, las “comilonas” y todas esas manos que me habéis echado alguna vez. Os prometo que Helicry volverá convertido en un conductor de primera.

A todas las personas con las que he convivido durante los primeros años de mi andadura científica. Mis compañeros del IPE con los que he pasado tanto tiempo en el Instituto y fuera de él, siempre dispuestos a ayudarme en lo que hiciera falta (desde cómo conseguir que un correo vaya y vuelva de Estados Unidos en 30 min, hasta enseñarme que jugar al ping-pong es un derecho laboral). Sois muchos y si pusiera nombres seguro que me dejaba a alguien, así que con este comentario daros todos por aludidos. También los compañeros de Chicago y Mendoza. Muchas gracias por acogerme al otro lado del mundo y enseñarme que en el fondo no somos tan distintos. Espero volver a veros pronto.

A mi familia. A mi padre por haberme dejado dedicar a lo que quería y enseñarme que no podemos entender las cosas por partes sino como un todo. A mi madre porque sufre mis logros y fracasos más que yo mismo y no deja de pensar en nosotros ni un sólo momento. A mis hermanos, que aunque seamos muy diferentes, entre nosotros sabemos que siempre estaremos ahí para lo que sea. A todos ellos decirles que aunque hemos estado separados, en realidad nunca lo hemos estado.

Y por último pero no menos importante, a Isabel. Sé que los números y la ciencia no son tu fuerte, pero mirándolo por el lado bueno juntándote conmigo no has tenido que hacer cálculos nunca más. Gracias por los consejos gramati-

cales, los nodos de la red y el diseño de los pósters, pero sobre todo por estar conmigo en todo momento. Siempre me habéis tratado muy bien en tu casa y nunca me has fallado. La verdad es que hemos tenido mucha suerte. Espero con ganas nuestra próxima aventura.

Índice

Prólogo	xv
Introducción	3
Material y Métodos	23
Relationships Between Plant Spatial Patterns, Water Infiltration Capacity, and Plant Community Composition in Semi-arid Mediterranean Ecosystems Along Stress Gradients	57
Structure and spatial self-organization of semi-arid communities through plant-plant co-occurrence networks	75
Effect of <i>Stipa tenacissima</i> L. on the structure of plant co-occurrence networks in a semi-arid community	85
Changes in Semi-Arid Plant Species Associations along a Livestock Grazing Gradient	97
The role of gypsophytes in the organization of plant spatial association networks in a gypsum community: The influence of aridity and grazing intensity	109
Effect of livestock grazing in the modular organization of semi-arid plant-plant spatial association networks	127
Discusión General	143
Conclusiones	165
Bibliografía	167
Apéndice I	193

Prólogo

Resumen

El objetivo general de la presente tesis es profundizar en el análisis de las interacciones bióticas a nivel de comunidad vegetal empleando redes topológicas. Las comunidades vegetales están formadas por distintas especies de plantas cuyas interacciones pueden aproximarse a partir del análisis de su patrón espacial. Cuando dos especies de plantas aparecen asociadas en el espacio se puede deducir un beneficio de dicha asociación y, por tanto, una interacción positiva entre ambas especies. Sin embargo, cuando dos plantas aparecen segregadas en el espacio se puede deducir un perjuicio de dicha asociación y como resultado, una interacción negativa entre ambas especies. De este modo es posible construir una red donde los nodos son las especies vegetales y las conexiones son las interacciones que establecen entre ellas. Es la primera vez que se analiza en ecología una red que considera simultáneamente conexiones positivas y negativas.

Las redes espaciales se construyeron para las comunidades vegetales de dos regiones semiáridas de la Península Ibérica: las comunidades vegetales de yesos y arcillas del sector central del valle del Ebro y las comunidades de matorral y alfa-estepa del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. A partir del análisis de las redes espaciales de estas comunidades vegetales se evaluaron diferentes hipótesis ecológicas. Se comprobó que la estructura de las redes de asociación planta-planta en zonas áridas es similar a la de las redes ecológicas mutualistas, y que esta estructura se ve modificada por el efecto de diferentes factores de estrés como son la aridez, la dominancia de una especie competitiva y el pastoreo. También se encontró que la organización espacial en manchas de vegetación típica de las zonas semiáridas está determinada por las interacciones que establecen entre sí las especies, y que la estrategia de vida de las plantas determina sus propiedades dentro de la red. Además, por primera vez se evaluó la hipótesis del gradiente de estrés (la intensidad de estrés determina la importancia de las interacciones positivas y negativas de una comunidad) para una comunidad vegetal completa, teniendo en cuenta las interacciones positivas y

negativas simultáneamente y verificando la hipótesis de que las interacciones positivas presentan su máxima importancia a niveles de estrés intermedios. Aunque el patrón espacial presenta limitaciones como aproximación de las interacciones entre especies, las redes de asociación espacial parecen una buena herramienta para evaluar las interacciones a nivel de comunidades vegetal. Su análisis nos proporciona información valiosa acerca de la importancia de las especies de plantas en la comunidad así como de la estructura de la comunidad vegetal. Los futuros objetivos derivados de esta tesis incluyen perfeccionar el método, ponderando las conexiones de la red, y extender el análisis a otras comunidades vegetales no áridas para confirmar la validez del método a nivel general.

Summary

The main objective of this thesis is to deepen in the analysis of biological interactions of the plant communities employing topological networks. Plant communities are composed by different plant species whose interactions can be approximated by the analysis of their spatial pattern. When two plant species appear spatially associated a benefit can be derived from that association, and so, a positive interaction between those species. On the other side, when two plant species appear spatially segregated a perjuice can be derived, and so, a negative interaction between those species. Thus, it is possible to build a network where plant species are the nodes and interactions between them derived from their spatial patterns are the links. This is the first time that a network which includes both positive and negative links simultaneously is analyzed in ecology.

Spatial networks were built for the plant communities in two semiarid regions of Iberian Peninsula: plant communities associated to gypsum and clay soils in the Middle Ebro Valley, and the shrub and alpha-steppe plant communities of Cabo de Gata-Níjar Natural Park. Through the analysis of these spatial networks we tested several ecological hypotheses. We proved that the structure of plant spatial association networks in semiarid environments was similar to that of ecological mutualistic networks, and that this structure depended on different stress factors as aridity, competition with a dominant species and grazing intensity. We also found that the spatial organization of vegetation patches depended on the interactions that plant species establish, and that plant life strategies determined the properties of the species in the network. Moreover, for the first time the stress gradient hypothesis (the intensity of stress determines the importance of positive and negative interactions in a community) was evaluated at community level, considering positive and negative interactions at the same time and verifying the hypothesis that positive interactions are most important at intermediate stress levels.

Although spatial pattern has limitations as an approximation of the interactions between species, spatial association networks seem a good method to evaluate interactions between plant species at community level. The analysis of the networks gives valuable information about the importance of the plant species in the community and the structure of the plant community. Future objectives derived from this thesis include improving the method by weighting the links of the network, and extending the analysis to other non-arid plant communities in order to confirm the general validity of the method.

Estructura de la tesis

Capítulo I. Introducción. Se presenta el estado de la cuestión de la investigación sobre las interacciones bióticas a nivel de comunidad en ecología y las dificultades que presenta, así como la aplicación de las redes topológicas para su estudio. A continuación se presentan los análisis del patrón espacial como herramienta para el estudio de las interacciones entre plantas a nivel de comunidad y el interés que tiene su aplicación, particularmente para el estudio de las zonas áridas y semiáridas. Finalmente se presenta la Hipótesis del Gradiente de Estrés que intenta predecir cómo cambia la importancia de las interacciones en las comunidades naturales en función de la intensidad del estrés ambiental. La introducción concluye con los objetivos y las hipótesis de la tesis y la contribución que el doctorando ha tenido en cada uno de los capítulos.

Capítulo II. Material y métodos empleados en la realización de la tesis. Se realiza una descripción del área de estudio, que incluye las características climáticas, históricas y biológicas del sector central de la depresión del Ebro y el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. La recogida de datos incluye los métodos empleados en la medición de las propiedades hidro-físicas del suelo, la intensidad de pastoreo y los muestreos de la vegetación. El análisis de datos ecológicos incluye los métodos empleados para calcular la biodiversidad de las comunidades y el patrón espacial de la vegetación. La construcción y análisis de las redes incluye los métodos empleados para construir las redes de co-ocurrencia y asociación espacial, así como los índices utilizados para analizar las características de estas redes. Al final del capítulo se incluyen las predicciones específicas empleadas para evaluar cada una de las hipótesis planteadas en la introducción.

Capítulo III. *Relationships between plant spatial patterns, water infiltration capacity, and plant community composition in semi-arid Mediterranean ecosystems along stress gradients (Ecosystems 2013).* Se presenta el estudio de la relación entre el patrón espacial de las especies vegetales y las interacciones bióticas que establecen entre ellas en el sector central de la depresión del Ebro. También se evalúan los mecanismos por los que opera esta interacción. Para ello se analiza la relación entre las propiedades hidro-físicas del suelo, las características de la comunidad vegetal y el patrón espacial entre las plantas.

Capítulo IV. *Structure and spatial self-organization of semi-arid communities through plant-plant co-occurrence networks (Ecological Complexity 2011).* Se presenta la red cualitativa de co-ocurrencias espaciales entre especies de plantas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar y se compara su orga-

nización con la de otras redes ecológicas. Se analizan la asortatividad y la distribución de conexiones de la red y los resultados se comparan con los de las redes tróficas y mutualistas. También se analiza el papel que juegan las interacciones bióticas entre especies vegetales sobre su patrón espacial. Para ello se estudia la correlación entre la abundancia y la auto-organización espacial de las especies más representativas de la comunidad con la conectividad que presentan dentro de la red.

Capítulo V. *Effect of Stipa tenacissima L. on the structure of plant co-occurrence networks in a semi-arid community (Ecological Research 2011).* Se presenta el efecto de un factor biótico, la abundancia de *Stipa tenacissima*, sobre la organización de las redes de co-ocurrencia espacial en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Se analizan las características de *S. tenacissima* dentro de la red y el efecto que tiene sobre su estructura la dominancia de esta especie, en función de las interacciones que establece dentro de la comunidad. Para ello se compara la distribución de conexiones de las redes y la relación entre la abundancia de la *S. tenacissima* y su conectividad dentro de las redes a lo largo de un gradiente de abundancia de *S. tenacissima* en zonas donde es competitiva y zonas donde es facilitadora.

Capítulo VI. *Changes in Semi-Arid Plant Species Associations along a Livestock Grazing Gradient (PLoS One 2012).* Se presenta la red cualitativa de asociación espacial entre plantas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Esta es la primera red ecológica empírica que incluye interacciones positivas y negativas simultáneamente. Se analiza el efecto que el pastoreo tiene sobre la importancia de las asociaciones a distintas escalas dentro de la comunidad (escala de comunidad, de especie y de pares de especie) y cómo el signo de las asociaciones depende del tipo biológico de las especies implicadas. Para ello se calcula el balance neto de las asociaciones espaciales para la comunidad, las especies y cada par de especies a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo, y la importancia de las asociaciones positivas, negativas y neutras para los arbustos y las herbáceas.

Capítulo VII. *The role of gypsophytes in the organization of plant spatial association networks in a gypsum community: The influence of aridity and grazing intensity (in prep.).* Se presenta la función que cumplen las especies gipsófitas o específicas de los suelos yesíferos dentro de las redes de asociación espacial en el sector central de la Depresión del Ebro. Se analiza la contribución que las especies gipsófitas tienen sobre la organización de la red y cómo ésta cambia en función de la aridez y el pastoreo. Para ello se analiza el grado intra-módulo y la participación de las especies gipsófitas en la organización modular de la red de asociación espacial de dos comunidades con diferente

aridez y pastoreo. Los módulos se establecieron atendiendo al criterio de estabilidad estructural para redes con conexiones positivas y negativas.

Capítulo VIII. *Effect of livestock grazing in the modular organization of semi-arid plant-plant spatial association networks (en revision en Acta Oecologica).*

Se presenta el efecto que un factor biótico, la intensidad de pastoreo, tiene sobre la organización de la red de asociación espacial entre plantas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. En concreto, se analiza el efecto que la intensidad de pastoreo tiene sobre los parámetros de la red y la distribución de las interacciones dentro de la misma. Para ello se estudia la correlación entre el tamaño de las redes de asociación espacial, el número de especies sin interacciones y su organización modular con la intensidad de pastoreo. Los módulos se establecieron atendiendo al criterio de estabilidad estructural relajado para redes con conexiones positivas y negativas. También se analiza si la distribución de las interacciones dentro de los módulos coincide con la esperada según el tamaño de los módulos.

Capítulo IX. Discusión general. Se presenta la discusión de los resultados obtenidos más importantes relacionándolos con las hipótesis específicas planteadas en la introducción. También incluye futuras líneas de investigación de las interacciones en las comunidades vegetales empleando las redes desarrolladas en los capítulos previos.

Capítulo X. Conclusiones generales. Se presentan las conclusiones de la tesis, respondiendo a la hipótesis general del trabajo y las hipótesis específicas de cada capítulo.

Apéndice I. Listado de especies encontradas en el sector central de la depresión del Ebro y en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar.

Apéndice II. Capacidad de detección de la distribución de Poisson en la red de asociación espacial planta-planta.

Zaragoza, septiembre de 2013.

Introducción

Introducción

Ecología e interacciones.

Desde que Haeckel utilizara la palabra “Ecología” por primera vez en 1866, han sido muchas las definiciones formales que los científicos han tratado de dar a esta rama de la biología. La ecología se ha definido de varias formas, desde la definición original dada por el propio Haeckel (El estudio científico de las interacciones entre los organismos y su medio ambiente, [131]), hasta definiciones más actuales como la de Krebs (El estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y la abundancia de los organismos, [165]). Sin embargo, todas las definiciones de ecología tienen un punto en común: la ecología trata sobre organismos y sus interacciones. Por tanto, las interacciones son un factor clave a la hora de entender el mundo que nos rodea.

Los organismos interactúan con factores tanto abióticos como bióticos. Los factores abióticos son las características físicas y químicas del ambiente (*e.g.* temperatura, humedad, tipo de suelo), mientras que los factores bióticos son el resto de seres vivos presentes en el ambiente (*e.g.* resto de individuos de la misma especie, otras especies) [37]. Las interacciones entre los organismos y estos factores ocurren de manera continua y habitualmente estas interacciones incluyen varios factores simultáneamente. Por ejemplo, la presencia en un determinado lugar de una especie de planta depende en gran medida de la cantidad de lluvia que hay en dicho lugar (interacción organismo: planta - factor abiótico: precipitación), pero también puede depender de la presencia de animales que transporten sus semillas hasta dicho lugar (interacción organismo: planta - factor biótico: animales dispersores de semillas).

Muchos estudios en ecología han intentado determinar cuáles son los principales factores que determinan la estructura y organización de los ecosistemas [243, 273, 289]. En general, se acepta que no existe un único factor determinante sino que el efecto de cada factor sobre los ecosistemas varía en función de la escala que se está considerando [44, 284]. Por ejemplo, parece que a escala regional el efecto de los factores abióticos es el más importante, mientras que los factores bióticos son más importantes a escala local [44]. Sin embargo, exis-

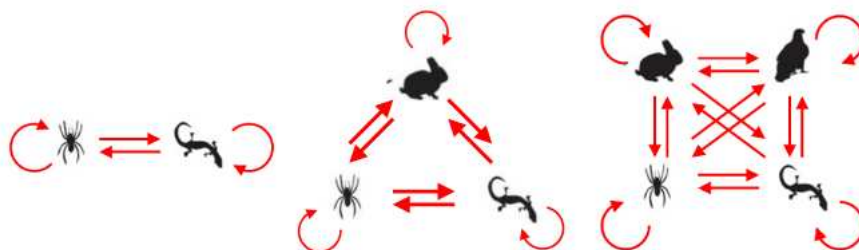


Figura 1: Aumento del número de interacciones posibles (K_{max}) con el número de especies (S). Las interacciones posibles en un ecosistema aumentan con el cuadrado del número de especies que hay en el ecosistema ($K_{max} = S^2$). De este modo, cada especie nueva que se quiera considerar en el análisis de un ecosistema incrementa considerablemente el número de interacciones bióticas que sería necesario considerar (izquierda: $S = 2$, $K_{max} = 4$; centro: $S = 3$, $K_{max} = 9$; derecha: $S = 4$, $K_{max} = 16$).

ten muchos interrogantes sobre el efecto que los factores bióticos pueden tener sobre la estructura de los ecosistemas. Esto se debe principalmente a que el estudio de los factores bióticos se ha centrado principalmente en el análisis de interacciones particulares entre pares de especies que recogen sólo una pequeña parte de las interacciones bióticas totales del ecosistema [57, 103].

El análisis del efecto de las interacciones bióticas sobre la estructura de los ecosistemas es particularmente complejo ya que el número de interacciones posibles, K_{max} , aumenta más rápido que el número de especies presentes, S ($K_{max} = S^2$, si distinguimos la interacción de una especie i sobre otra j , de la interacción de j sobre i , y consideramos las interacciones entre los individuos de una misma especie, Figura 1). Sólo en la provincia de Zaragoza están catalogadas 1.624 especies [182], por lo que estaríamos hablando de más de un millón de posibles interacciones. ¿Cómo es posible analizar el efecto que las interacciones bióticas tienen sobre un ecosistema si su número es tan elevado?

Interacciones y comunidades.

A la hora de realizar un estudio sobre interacciones ecológicas es necesario definir un nivel de organización sobre el que trabajar [37, 195]. Las interacciones se pueden estudiar a tres niveles distintos de organización:

1. **Estudios a nivel de organismo individual.** Los organismos son los seres vivos individuales. La ecología a nivel de organismo analiza el efecto que tienen los factores abióticos y bióticos directamente sobre un organismo. Por ejemplo, el efecto que un arbusto tiene sobre la biomasa de otra especie que se establece debajo de su dosel [237].

2. **Estudios a nivel de población.** Las poblaciones son un grupo de organismos de la misma especie que se encuentran en el mismo lugar y tiempo. La ecología a nivel de población analiza el efecto que tienen los factores abióticos y bióticos sobre la distribución y abundancia de una población. Por ejemplo, el efecto que un herbívoro tiene sobre las tasas de reclutamiento y mortalidad de una especie de planta [141].
3. **Estudios a nivel de comunidad.** La comunidad es el conjunto de poblaciones de diferentes especies que comparten un hábitat determinado. La ecología a nivel de comunidad analiza el efecto que tienen los factores abióticos y bióticos sobre la composición y la organización de la comunidad. Por ejemplo, cómo varía la organización de las interacciones tróficas de una comunidad a lo largo del año [150].

Habitualmente, los estudios sobre interacciones bióticas se efectúan a nivel de organismo y de población. Estos estudios suelen centrarse en una interacción concreta entre determinados pares de especies (*e.g.* efecto de una especie de herbívoro sobre la especie de planta de la que se alimenta, [198]). Sin embargo, el análisis de pares de especies nos informa de una pequeña fracción del ecosistema aislada del total de interacciones presentes, o más exactamente, de una pequeña fracción del ecosistema dependiente del resto de interacciones presentes que no han sido consideradas. Esta consideración toma mayor importancia si tenemos en cuenta que no es posible inferir las propiedades de un ecosistema mediante la simple suma de sus componentes individuales [103]. Existen ciertas propiedades como la organización de las interacciones bióticas en el ecosistema que sólo pueden obtenerse si el ecosistema se analiza en su conjunto.

Para poder observar estas propiedades es necesario analizar las interacciones bióticas a nivel de comunidad. Los estudios sobre interacciones bióticas a nivel de comunidad se dividen en dos grupos. El primer grupo incluye los estudios acerca de la **estructura** o los elementos que componen las interacciones en la comunidad (*e.g.* número total de interacciones, importancia relativa de cada interacción, patrones de interacción, [155]). El segundo grupo incluye los estudios sobre el **funcionamiento** o la dinámica de las interacciones en la comunidad en función de la estructura que ésta presenta (*e.g.* capacidad de aparición, adaptación o extinción de las interacciones, [273]).

Sin embargo, trabajar con comunidades presenta varias dificultades. Debido a su elevado número, cuantificar todas las interacciones bióticas presentes en una ecosistema es económica y logísticamente muy costoso por lo que se hace necesario el uso de aproximaciones [122]. Además, el elevado número de especies hace muy difícil realizar experimentos en ambientes controlados para poder validar diferentes hipótesis. Se han realizado algunos experimentos en micro-

cosmos, pero los resultados obtenidos no representan realmente las características de la comunidad [67]. Esto se debe a que los mecanismos que organizan las comunidades operan a diferentes escalas espacio-temporales, varias de las cuales no pueden ser evaluadas en un único microcosmos.

Estas dificultades persisten a la hora de analizar los datos. El estudio de comunidades se centra principalmente en el cálculo de índices de la comunidad (*e.g.* índices de biodiversidad de una comunidad o similitud entre comunidades, [166]) o en el análisis de valores totales/promedios de los componentes de la comunidad (*e.g.* número total o cobertura promedio de las especies en una comunidad, [298]). Sin embargo, analizar las interacciones bióticas de la comunidad como la suma de las interacciones individuales de todos los pares de especies puede dar como resultado conclusiones erróneas. Esto se debe a que pueden existir factores que afecten a los ensamblajes multiespecíficos pero no a las interacciones bióticas, como la presencia de recursos limitantes que en los pares de especies no existían [103]. Otra práctica habitual en el análisis de comunidades consiste en agrupar las especies parecidas entre sí para reducir el número de sujetos de análisis (*e.g.* grupos funcionales, gremios, [260]). Sin embargo, no existe un consenso sobre qué agrupaciones son las correctas y los resultados pueden variar en función del método de agrupación seleccionado [90, 169].

Los trabajos clásicos de comunidades que analizan las interacciones explícitamente son pocos, y no es hasta 1990 que su estudio comienza a generalizarse [145]. Hasta entonces, la mayoría de los trabajos sobre interacciones a nivel comunidad eran modelos teóricos [184]. También existían los estudios basados en matrices de especie-hábitat, aunque éstos últimos no reflejan una interacción directamente, sino una combinación de interacciones, procesos históricos, dispersión y requerimientos de hábitat de las especies [123].

Debido a la importancia de analizar la estructura de las interacciones en su conjunto y a la necesidad de validar los modelos teóricos, en los últimos años dentro de la ecología se ha extendido el uso de nuevas herramientas para analizar las interacciones bióticas dentro de las comunidades. Uno de los métodos de análisis que ha experimentado un mayor desarrollo ha sido el empleo de las redes topológicas para representar estas interacciones [29].

Redes.

Desde su primera aplicación por parte de Euler [109] y su posterior desarrollo por Erdos [104], la **teoría de grafos** ha evolucionado hasta convertirse en una herramienta muy valiosa para el estudio de los sistemas complejos. Un sistema complejo es un sistema formado por varios componentes conectados entre sí, los cuales presentan propiedades que no pueden ser inferidas considerando

únicamente a sus componentes individuales [194]. Estos sistemas pueden representarse mediante redes topológicas que pueden ser analizadas empleando la teoría de grafos. Los sistemas complejos son ubicuos en la ciencia y su análisis mediante redes se ha aplicado en campos tan variados como la sociología, la economía, la física, la bioquímica o la ecología [29, 50, 147, 148, 204].

Un sistema complejo puede representarse mediante un grafo $G = (\mathcal{N}, \mathcal{L})$, donde \mathcal{N} serán los nodos de la red y \mathcal{L} serán las conexiones de la red representadas mediante la pareja de nodos i y j que conectan (Boccaletti et al., 2006). El número total de nodos de una red (N) define el tamaño del sistema y el número total de conexiones (K) define su conectividad. Las redes se analizan mediante matrices, donde las filas y las columnas representan los nodos y la intersección entre dos nodos representa la conexión que se establece entre ambos.

En las redes es posible estudiar tanto características relativas a los componentes individuales de la red (nodos e interacciones) como características generales de la red completa [205]:

1. **Componentes de la red.** El análisis de los componentes de la red nos informa del papel que juegan nodos o conexiones específicas dentro del sistema. Por ejemplo, nos permiten identificar cuáles son las especies clave de un ecosistema [153].
2. **Red completa.** El análisis de la red completa nos informa de la organización general del sistema. Por ejemplo, nos permite saber cómo de resistente es un ecosistema a la extinción de especies [264].

La aplicación del análisis de redes en distintas áreas de la ciencia ha propiciado la búsqueda de patrones que se repitan en la estructura de las redes independientemente de su origen. La existencia de estas propiedades comunes es muy interesante ya que nos habla de mecanismos comunes de creación y crecimiento de la red, así como de la organización de los nodos dentro de la misma y de su resistencia a la desaparición de nodos [12, 205]. Esto es particularmente interesante para el estudio de las comunidades naturales donde la dificultad para realizar experimentos hace que la relación entre los patrones observados y los procesos que los producen tenga gran interés [201]. Si podemos identificar los patrones de organización de las comunidades naturales, podemos conocer los mecanismos que producen dichos patrones y saber qué implicaciones tienen sobre la estabilidad del ecosistema [269], qué comunidades son más resistentes frente a las extinciones [264] o qué mecanismo evolutivo ha llevado a dicha organización [32].

Redes ecológicas.

En ecología, las redes se han empleado para el estudio de comunidades desde mediados del siglo XX [216]. Originalmente, las redes se emplearon para analizar las interacciones tróficas entre las diferentes especies del ecosistema (interacciones “quién se come a quién”) pero es a partir de la década de los 80 cuando su uso comienza a generalizarse entre los ecólogos y a extenderse a otro tipo de interacciones [145]. Las redes ecológicas se han empleado principalmente para analizar las interacciones de tres comunidades particulares: las interacciones depredador-presa en las redes tróficas, las interacciones de polinización o dispersión en las redes mutualistas y las interacciones de parasitismo en las redes de hospedador-parásito, aunque existen algunos trabajos de redes para otras interacciones como la facilitación entre plantas o la simbiosis entre plantas y sus hongos micorrízicos [196, 290].

En todas estas redes ecológicas los nodos son las especies del ecosistema y los enlaces son las diferentes interacciones que pueden presentar entre ellas. Estas interacciones pueden ser positivas (*e.g.* mutualismo, interacción que resulta en un beneficio para las especies implicadas como la polinización), o negativas (*e.g.* depredación, consumo de un organismo por parte de otro cuando la presa está viva en el momento del ataque; parasitismo, interacción íntima entre dos especies donde el parásito se beneficia y depende del huésped, el cual se ve perjudicado; [37])¹. El análisis de estas redes nos informa sobre propiedades tanto de la estructura de las interacciones dentro de la comunidad como de la importancia que las especies juegan dentro de ella [47, 288]. Esto resulta particularmente interesante para la conservación de ecosistemas ya que nos permite identificar las especies clave que mantienen la estructura de la comunidad o la resistencia que la comunidad tiene ante la extinción de especies [112, 197].

El estudio de la distribución de conexiones en estas redes ha mostrado que la mayoría de las redes ecológicas son redes libres de escala y ‘*small world*’ (mundo pequeño en su traducción del inglés, [145]). Las redes **libres de escala** son aquellas cuya distribución de conexiones por nodo presenta una distribución potencial. Esto implica que la mayoría de nodos en la red presentan un pequeño número de conexiones mientras que un pequeño grupo de nodos tiene muchas conexiones (Figura 2 izq, [24]). Las redes ‘*small world*’ son un tipo particular de redes donde la distancia entre los nodos (el número mínimo de conexiones que hay que atravesar para conectar dos nodos cualesquiera de la red entre sí) es reducida. Esta propiedad se debe a que son redes con alto valor de agrupamiento pero donde algunos nodos conectan grupos entre sí, lo que hace que estos nodos actúen como atajos y la distancia entre nodos sea pequeña (Figura

¹Aunque en la depredación y el parasitismo una especie se ve beneficiada, en ecología se definen como interacciones negativas.

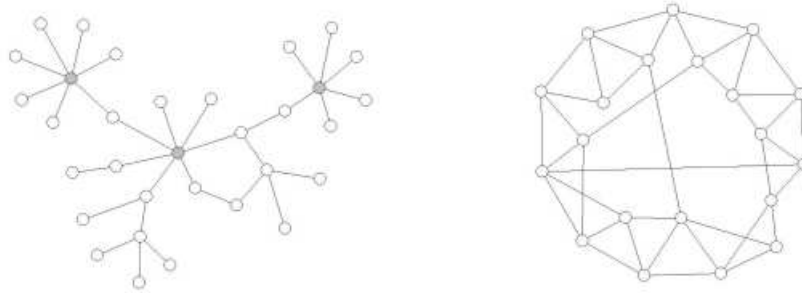


Figura 2: Redes libres de escala y de ‘*small world*’. En las redes libres de escala (izquierda) la mayoría de conexiones están concentradas en un número pequeño de nodos (nodos grises), mientras que la mayoría de nodos tienen pocas conexiones. En las redes de ‘*small world*’ (derecha) la distancia entre los nodos es pequeña debido a que existen algunas conexiones que ponen en común grupos de nodos alejados entre sí (figuras adaptadas de izq: [24]; dcha: [226]).

ra 2 dcha, [296]). Ambas características son muy interesantes para el estudio de las comunidades ecológicas ya que tienen implicaciones en la supervivencia del sistema. Las redes libres de escala son resistentes a la extinción aleatoria de nodos y en las redes ‘*small world*’ la información entre nodos se transmite rápidamente, lo que permite una recuperación rápida tras una perturbación. Sin embargo, las redes libres de escala son sensibles a la extinción selectiva de los nodos con más conexiones y en las redes ‘*small world*’ las perturbaciones se extienden rápidamente por todo el sistema [12, 295].

Por otra parte, el tipo de interacción considerado también juega un papel importante en la organización de la red. En las redes con interacciones negativas se ha observado una preferencia por la organización modular, mientras que en las redes con interacciones positivas se ha observado una preferencia por la organización anidada [269]. En una organización **modular** los nodos se asocian en grupos donde se concentran la mayoría de las conexiones, con alguna conexión presente entre nodos de distintos grupos (Figura 3 izq, [206]). En una organización **anidada** los nodos con menor conectividad se conectan preferentemente con un subgrupo de nodos con mayor conectividad, que a su vez se conectan con nodos con aún más conectividad (Figura 3 dcha, [31]). Se ha observado que estas organizaciones son las que producen unos sistemas más estables para cada tipo de interacción [269]. Sin embargo, la generalidad de estos resultados aún no ha sido confirmada. Por ejemplo, parece que la intimidad entre las especies (*i.e.* el grado de asociación biológica entre los individuos de las especies que interactúan) también puede afectar a la organización (interacciones más íntimas aumentan la modularidad de la red, [115]) y los estudios

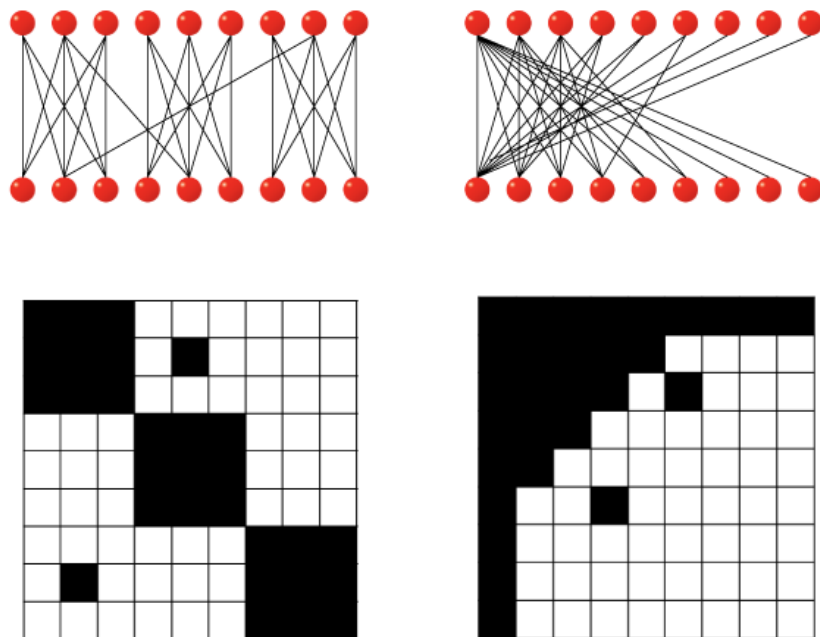


Figura 3: Redes modulares y anidadas. En la fila superior se presentan los grafos correspondientes a ambos tipos de red, y en la fila inferior se presenta su representación matricial. En las redes modulares (izquierda) los nodos se organizan en grupos formados por especies que interactúan preferentemente entre sí, con alguna conexión conectando diferentes módulos. En las redes anidadas (derecha) las especies con menos conexiones interactúan preferentemente con las especies con más conexiones, las cuales a su vez interactúan con especies con aún más conexiones.

de redes que analizan simultáneamente interacciones positivas y negativas son escasos y recientes [159, 189, 229].

Pese a todos los avances en la aplicación de las redes al estudio de las comunidades ecológicas, algunos problemas del análisis de comunidades aún persisten. Por ejemplo, obtener los datos necesarios para construir las redes sigue siendo una tarea costosa, particularmente a la hora de registrar todas las interacciones de la comunidad. Al establecer que dos especies no presentan una conexión es importante distinguir si esto es debido a que la interacción no existe (“conexiones prohibidas”) o que el muestreo no ha sido suficientemente exhaustivo para poder detectarla [77, 289]. Esto es muy importante para el estudio de las comunidades ecológicas ya que las interacciones débiles, habitualmente las más difíciles de detectar, tienen un papel muy importante en el mantenimiento de la estabilidad de la red [187]. Esto se debe a que las interacciones débiles amortiguan las oscilaciones del tamaño de las poblaciones en la comunidad,

manteniendo las densidades de las especies alejadas de cero, lo que hace más difícil su extinción y aumenta la persistencia y estabilidad del ecosistema.

Otro de los problemas que encontramos en el análisis de las comunidades ecológicas mediante redes está relacionado con el tipo de interacción considerada. Hasta ahora, la mayoría de las redes construidas se limitan a un tipo particular de interacción y existen pocos ejemplos de redes que combinen varias interacciones simultáneamente. Existen trabajos de redes que combinan varios tipos de interacciones simultáneamente, pero sólo a nivel teórico o con fines de presentación [159, 189, 229]. En general, el análisis final del sistema se realiza en subredes dentro de la red, las cuales se limitan a un único tipo de interacción.

En la naturaleza los organismos interaccionan entre sí continuamente, estableciendo diferentes interacciones simultáneamente con diferentes organismos. Estas interacciones pueden cambiar a lo largo del tiempo y el espacio por lo que muchas veces no es posible evaluar su importancia real, sino que se evalúa su importancia en un lugar y momento determinado [23, 212]. Para entender el funcionamiento completo de los ecosistemas es necesario incluir en las redes nuevas interacciones (*e.g.* competencia, facilitación) que permitan caracterizar los procesos más importantes que están teniendo lugar en el ecosistema. Además, estas interacciones deben ser relativamente sencillas de obtener y estables en el tiempo para poder construir una red de interacciones que represente a la comunidad de la manera más realista posible.

Comunidades vegetales y patrón espacial.

Las comunidades vegetales suponen un buen punto de partida para el estudio de diferentes tipos de interacciones simultáneamente. Al no poder desplazarse, las especies vegetales interaccionan principalmente con aquellas especies con las que coinciden en el tiempo (desarrollan su ciclo vital en el mismo periodo de tiempo) y en el espacio (son vecinas en el mismo punto del espacio, [201]). De este modo es posible construir una red de interacciones aproximando las co-ocurrencias en el espacio y el tiempo entre distintas especies de plantas como posibles interacciones entre ambas. Además, es posible determinar el signo de la interacción entre las distintas especies vegetales usando la asociación espacial como una aproximación de las interacciones [277, 299]. Cuando dos especies aparecen juntas más de lo que cabría esperar por azar se puede interpretar que existe un beneficio por dicha asociación, por lo que podríamos aproximar la asociación positiva con una interacción positiva entre ambas especies (Figura 4 arriba). Sin embargo, cuando dos especies aparecen segregadas en el espacio más de lo que cabría esperar por azar se puede interpretar que la asociación entre ellas es perjudicial, por lo que podríamos aproximar dicha

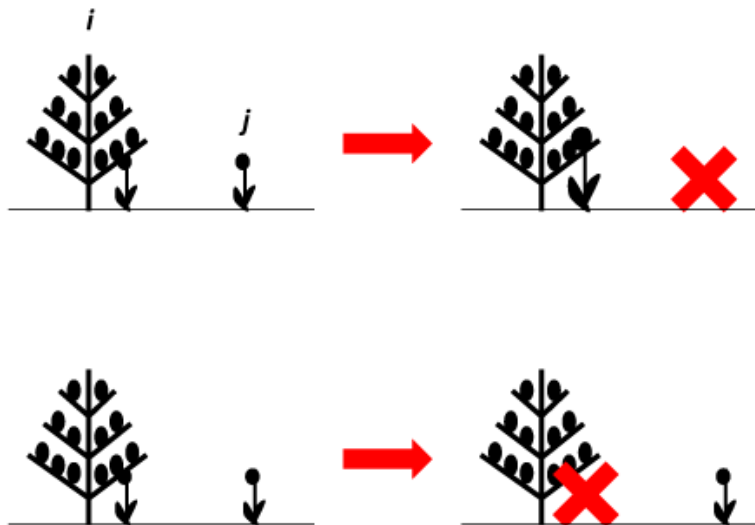


Figura 4: Asociación espacial entre especies vegetales como resultado de interacciones bióticas entre ellas. La asociación positiva aparece cuando al menos una de las plantas se ve favorecida al vivir en asociación y ninguna de las dos se ve perjudicada. En la fila superior la especie j sobrevive preferentemente si aparece asociada a la especie i . La asociación negativa aparece cuando ambas plantas no pueden coexistir en el mismo punto del espacio y al menos una se ve favorecida si no coexisten. En la fila inferior la especie j sobrevive preferentemente si no aparece asociada a la especie i .

asociación negativa con una interacción negativa entre ambas especies (Figura 4 abajo, [277]).

El patrón espacial se lleva empleando para realizar estudios sobre comunidades vegetales desde mediados del siglo XX. Por ejemplo, De Vries y colaboradores analizaron la ocurrencia espacial entre especies herbáceas para una comunidad de pastos en Holanda [89], Turkington y colaboradores estudiaron la asociación espacial entre varias especies de una comunidad de pastos en Gales [281], o Cavieres y colaboradores analizaron el efecto de la altitud sobre la asociación espacial entre un arbusto almohadillado y el resto de especies de la comunidad [74]. Sin embargo, no hay estudios de comunidades de plantas que empleen redes construidas a partir del patrón espacial, lo que permitiría estudiar la estructura de las interacciones bióticas a nivel de comunidad vegetal en su totalidad. En los últimos años han surgido varios trabajos que emplean redes para analizar una comunidad de plantas, pero solamente contemplan las asociaciones positivas [290, 291].

Las redes de asociación espacial planta-planta pueden ser una buena herramien-

ta para el estudio de las interacciones bióticas en los ecosistemas ya que permiten estudiar la estructura de dichas interacciones en conjunto. Estas redes presentan varias ventajas respecto a otras redes ecológicas:

1. **Datos de fácil obtención.** La información del patrón espacial entre especies de plantas es relativamente sencilla de obtener en comparación con la información necesaria para construir otras redes. Por ello es posible construir redes de diferentes comunidades para compararlas entre sí, o construir varias redes de una misma comunidad a lo largo de un gradiente para analizar su evolución.
2. **Datos bibliográficos.** Existen numerosos estudios que analizan el patrón espacial de las especies vegetales. Se puede aprovechar esta información para construir redes de asociación sin necesidad de tomar datos nuevos.
3. **Resolución taxonómica.** A la hora de comparar redes entre sí, pueden surgir problemas debido a diferencias en la resolución taxonómica empleada para definir los nodos de la red (especie, género, familia etc, [1]). Sin embargo, las plantas habitualmente pueden identificarse a nivel de especie por lo que las redes de planta-planta son bastante precisas y minimizan problemas de resolución taxonómica.
4. **Agrupación.** Incluso cuando existan problemas en la resolución taxonómica, es posible agrupar las especies vegetales en categorías de manera bastante estandarizada empleando grupos funcionales. Un grupo funcional es un grupo de especies que responden igual ante el ambiente y/o tienen el mismo efecto sobre los procesos del ecosistema, habitualmente porque comparten caracteres similares [168]. Es posible construir redes empleando grupos funcionales de manera rigurosa y así poder comparar redes con diferente resolución taxonómica.
5. **Balance neto.** Se ha comprobado que las interacciones entre especies vegetales no son constantes sino que pueden cambiar a lo largo de la ontogenia tanto en intensidad como en signo ([18, 193]. La asociación espacial entre dos especies vegetales es el resultado final de todas las posibles interacciones que las especies han podido experimentar a lo largo de su desarrollo. Así, la asociación espacial integra la historia de todas las interacciones que hayan podido presentarse entre las especies dando el balance neto de todas ellas.
6. **Papel en el ecosistema.** Aunque los ecosistemas estén formados por más organismos que las especies vegetales, estas especies juegan un papel fundamental en los ecosistemas. Las plantas son la base de la cadena

trófica responsable de la incorporación de la energía a la misma, juegan un papel importante en los ciclos de nutrientes en los ecosistemas y son las responsables de la fisonomía de la comunidad [26]. Por ello, el estudio de las comunidades vegetales es fundamental para comprender el funcionamiento de los ecosistemas.

Es importante destacar que el uso del patrón espacial entre plantas como aproximación de sus interacciones presenta limitaciones. El patrón espacial observado no sólo es resultado de las interacciones bióticas sino también de otros factores como los mecanismos de dispersión de semillas de las especies y la heterogeneidad espacial del medio [107, 118]. Por tanto, cualquier resultado que se obtenga a partir del análisis del patrón espacial no puede nunca atribuirse completamente al efecto de las interacciones bióticas. Pese a todo, el uso del patrón espacial entre plantas como indicador de sus interacciones está ampliamente aceptado en ecología y ha sido empleado en numerosos trabajos sobre comunidades [27, 73, 118, 254, 277, 283].

Comunidades vegetales y zonas áridas.

Las zonas áridas y semiáridas (referidas como zonas áridas en adelante) suponen una importante parte de la superficie terrestre (junto con las zonas subhúmedas, ocupan casi un tercio de la superficie terrestre emergida, [110]) y presentan altos valores de biodiversidad y riqueza vegetal, particularmente en las zonas mediterráneas [85]. Por otra parte, las zonas áridas son muy vulnerables a los procesos de cambio ya que pueden derivar en una transición a zonas desertificadas de difícil recuperación [251]. Según Sala y colaboradores [250], los ecosistemas áridos son junto a las praderas las zonas que experimentarán una mayor pérdida de biodiversidad en los próximos años debido a procesos relacionados con el cambio global. Por ello, es fundamental entender los procesos y mecanismos que rigen la estructura de estos ecosistemas para mejorar sus estrategias de gestión, conservación y restauración.

Las zonas áridas se caracterizan por contar con baja disponibilidad de agua, debido a una distribución de la precipitación irregular en el tiempo unida a una alta evapotranspiración [78]. La baja disponibilidad de agua resulta en periodos de limitación en el abastecimiento de agua por parte de la vegetación que se repiten año tras año. Las plantas que habitan estas zonas deben hacer frente a unas condiciones de estrés por falta de agua y altas temperaturas en periodos de sequía y concentrar su desarrollo en los periodos con disponibilidad de agua [255].

Las comunidades vegetales localizadas en ambientes áridos representan un marco de trabajo muy apropiado para el análisis de las interacciones entre plantas.

Las comunidades vegetales áridas presentan una organización espacial muy definida, caracterizada por manchas de plantas perennes separadas entre sí por suelo desnudo o especies herbáceas [249]. Estas manchas actúan como sumideros para la escorrentía superficial ya que la presencia de raíces favorece que exista una mayor infiltración de agua bajo las plantas [294]. A esta mayor infiltración se le une la presencia de sombra bajo los arbustos, lo cual reduce la evapotranspiración dentro de las manchas [174]. Como resultado de ambos procesos, la disponibilidad de agua y nutrientes dentro de las manchas es mayor que fuera de ellas, lo que ha llevado a denominar a estas manchas como “islas de fertilidad” [241, 252]. En este microambiente que se forma en el interior de las manchas, las condiciones son más benignas para la supervivencia de las especies vegetales que se establecen preferentemente en su interior [174]. Además, estas manchas también actúan como trampas para semillas, ya que interceptan las semillas dispersadas por el viento y atraen a los animales dispersores de semillas por lo que la presencia de especies en el interior de las manchas es aún mayor [59]. Se habla de un proceso de autoorganización espacial de la vegetación ya que son las propias especies vegetales las que crean este patrón espacial en machas.

Esta interacción positiva entre especies vegetales se denomina “facilitación”. Actualmente no existe una definición formal de la facilitación. Bruno y colaboradores la definen como una interacción entre organismos donde al menos uno de ellos es beneficiado y ninguno sufre perjuicio [58], mientras que Brooker y Callaway simplemente la definen como “interacciones positivas entre plantas” [55]. En las zonas áridas, la facilitación se establece habitualmente entre las especies que forman las manchas de vegetación (plantas “nodriza”) que facilitan, y especies herbáceas y plántulas que son facilitadas [116]. Las especies facilitadas pueden tener un efecto positivo, negativo o neutral² sobre las plantas “nodriza” [257].

Normalmente, las plantas “nodrizas” están mejor adaptadas a las condiciones de estrés hídrico presentes en las zonas áridas [283]. Las plantas tolerantes al estrés suelen ser las más abundantes en los ambientes estresantes, mientras que las especies sensibles son poco abundantes y dependen de las interacciones positivas para sobrevivir en dichos ambientes [79]. Estas plantas “nodrizas” deben competir con el resto de especies adaptadas a las condiciones áridas por el espacio y los recursos hídricos disponibles. De este modo, tenemos una comunidad con asociaciones espaciales positivas entre especies “nodriza” y “facilitadas” (facilitación) y asociaciones espaciales negativas entre especies que compiten por los mismos recursos (competencia) [62].

²Una interacción neutral será aquella que tenga un efecto neto = 0 para las especies implicadas. Esto puede ser debido a que los efectos positivos y negativos se neutralicen entre ellos o a que la interacción no exista.

Interacciones ecológicas y estrés.

El estudio de las interacciones entre especies de plantas ha aumentado considerablemente en los últimos años. Principalmente, debido al incremento del número de estudios que han analizado las interacciones de facilitación desde el planteamiento de la **hipótesis del gradiente de estrés** (SGH, por sus siglas en inglés, para una revisión del tema ver [176]). La SGH propone que el signo neto de las interacciones en las comunidades está determinado por el estrés al que están sometidas [40]. Cuando las condiciones ambientales son benignas, los organismos no deben hacer frente a ningún estrés más que a la propia competencia con otras especies por los recursos disponibles en el medio. En estas condiciones se predice que la comunidad estará dominada por la competencia y el balance neto de las interacciones para la comunidad será negativo. Sin embargo, en condiciones ambientales más estresantes, los organismos reducen su capacidad competitiva para aumentar su tolerancia al estrés. Además, existen especies que sólo pueden sobrevivir gracias a las interacciones positivas que establecen con otras especies. En estas condiciones se predice que la comunidad pasará a estar dominada por interacciones positivas como la facilitación y el balance neto de las interacciones para la comunidad será positivo.

Aunque muy atractiva para los ecólogos, la generalidad de la SGH no ha sido confirmada aún [57]. Actualmente, se considera que el balance neto de las interacciones para la comunidad no es lineal sino que tiene forma unimodal, siendo las interacciones positivas más importantes a niveles de estrés intermedio [176]. Cuando el estrés es muy elevado sólo sobreviven las especies muy adaptadas a dicho estrés, las cuáles compiten entre sí y concentran la mayoría de las interacciones de la comunidad [164, 177]. Sin embargo, existen discrepancias sobre si la relación entre estrés e interacciones es idéntica para todos los tipos de estrés e incluso si existe alguna relación general [176, 261].

Hasta ahora, la mayoría de estudios que evalúan la SGH se han centrado en el análisis de los cambios en intensidad y signo de interacciones particulares entre un número limitado de especies a lo largo de distintos gradientes [124, 237]. Existen algunos estudios que analizan todas las especies de la comunidad, pero no consideran todas las interacciones posibles sino que se limitan a las interacciones positivas [74, 283, 290]. Por ello, las redes de asociación pueden resultar una herramienta novedosa para el estudio de la SGH a nivel de comunidad. Además, la teoría de redes también permite evaluar otras hipótesis como qué papel juega cada especie dentro de la comunidad vegetal o cómo cambia la importancia de cada especie para la comunidad con el estrés.

Hipótesis general y objetivos de la tesis.

El objetivo general de esta tesis es profundizar en el análisis de las interacciones bióticas a nivel de comunidad vegetal empleando redes topológicas. En estas redes las especies vegetales constituyen nodos que se relacionan entre sí, mediante conexiones derivadas a partir de su patrón espacial. El estudio de estos sistemas nos permite obtener diferente información sobre cómo se organizan las comunidades vegetales y qué papel juegan sus diferentes componentes dentro de la comunidad. Se analizarán varias redes de comunidades vegetales de zonas áridas a lo largo de diferentes gradientes de estrés (aridez, competencia y pastoreo) para valorar específicamente el uso de las redes de asociación como herramienta para la evaluación de hipótesis en comunidades vegetales. Las hipótesis de trabajo específicas son:

1. La organización espacial de la vegetación en zonas áridas es un indicador de los mecanismos subyacentes por los que interactúan las especies vegetales (**H1**). *Las especies formarán manchas de vegetación donde se concentrarán la mayoría de especies a causa de la redistribución espacial del agua, debida principalmente a diferencias en las características hidrofísicas del suelo.* Capítulo III.
2. La estructura de las redes de asociación planta-planta en zonas áridas es similar a la de otras redes ecológicas (**H2**). *Las redes de asociación serán libres de escala y presentarán características de ‘small world’ a causa de la organización espacial de la vegetación en manchas en torno a determinadas especies “nodriza”, las cuáles concentrarán la mayoría de interacciones.* Capítulo IV.
3. La estrategia de vida determina el papel de las especies vegetales dentro de la red (**H3**). *Las especies tolerantes al estrés y que forman las manchas de vegetación presentarán mayor conectividad a causa de las interacciones facilitadoras y competitivas que establecen en la comunidad, mientras que las especies menos tolerantes sólo interactuarán con las especies “nodriza”.* Capítulos IV, V, VI y VII.
4. Las interacciones entre especies vegetales determinan su organización espacial en manchas (**H4**). *Las especies que presentan mayor conectividad formarán manchas de vegetación más autoorganizadas a causa del reclutamiento preferencial de individuos dentro de la mancha debido a procesos de facilitación.* Capítulo IV.
5. El estrés al que se ven sometidas las comunidades vegetales determina la estructura de sus redes de asociación (**H5**). *Conforme aumente el*

estrés las conexiones de la comunidad se irán concentrando en las especies tolerantes al estrés a causa del aumento de su papel como facilitadoras en la comunidad y/o la mayor competencia que establecen entre ellas. Capítulo V, VII y VIII.

6. El estrés al que se ven sometidas las comunidades vegetales determina el balance de sus interacciones positivas y negativas (**H6**). *Según la SGH, a niveles de estrés intermedios las interacciones positivas serán más importantes para la comunidad debido al aumento de los procesos de facilitación necesarios para que sobrevivan las especies menos tolerantes al estrés.* Capítulo VI.

Aportaciones del doctorado.

1. **Capítulo III.** El doctorando planificó y realizó el trabajo de campo junto a Y. Pueyo, C. G. Bueno, D. Moret y C. L. Alados, analizó la autoorganización de las especies, discutió los resultados junto a Y. Pueyo y C. L. Alados y escribió la sección correspondiente al DFA en el artículo.
2. **Capítulo IV.** El doctorando definió las hipótesis de trabajo junto a C. L. Alados, elaboró el diseño experimental de los análisis junto a C. L. Alados, construyó las redes, analizó la conectividad, cobertura y autoorganización de las especies y la asortatividad y distribución de conexiones de las redes, discutió los resultados junto a C. L. Alados y escribió el artículo.
3. **Capítulo V.** El doctorando definió las hipótesis de trabajo junto a C. L. Alados, elaboró el diseño experimental de los análisis junto a C. L. Alados, construyó las redes, analizó la conectividad y cobertura de las especies y la distribución de conexiones de la red, discutió los resultados junto a C. L. Alados y escribió el artículo.
4. **Capítulo VI.** El doctorando definió las hipótesis de trabajo junto a C. L. Alados, elaboró el diseño experimental de los análisis junto a C. L. Alados, construyó las redes, clasificó a las especies en tipos funcionales junto a C. L. Alados, analizó las asociaciones positivas y negativas a nivel de conexión, especie y red, discutió los resultados junto a C. L. Alados y escribió el artículo.
5. **Capítulo VII.** El doctorando definió las hipótesis de trabajo junto a Y. Pueyo y C. L. Alados, planificó y realizó el trabajo de campo junto a Y. Pueyo y C. L. Alados, construyó las redes, analizó los módulos positivos y negativos de la red y calculó la conectividad intramódulo y

la participación de las especies gipsófitas, discutió los resultados junto a Y. Pueyo y C. L. Alados y escribió el capítulo.

6. **Capítulo VIII.** El doctorando definió las hipótesis de trabajo junto a C. L. Alados, elaboró el diseño experimental de los análisis junto a C. L. Alados, construyó las redes, analizó los módulos positivos y negativos de la red y la distribución de las interacciones en los módulos, discutió los resultados junto a C. L. Alados y escribió el artículo.

Material y Métodos

Material y Métodos

Zonas de estudio y comunidades vegetales.

Sector central de la depresión del Ebro, Zaragoza.

El área de estudio abarca una amplia zona de la provincia de Zaragoza, en diferentes localizaciones al norte y al sur del río Ebro (Figura 1). La altitud en el área oscila entre los 127 y los 800 m. El clima del área es mediterráneo semiárido con un marcado carácter continental, con inviernos fríos y veranos calurosos. Las lluvias presentan una distribución estacional concentrándose en primavera y otoño lo que ocasiona sequía en los meses de verano (Temperatura media anual = 15 °C, Precipitación media anual = 353 mm, Estación meteorológica de Zaragoza a 250 s.n.m., promedio de 50 años).

La depresión del Ebro cuenta con un gradiente climático que permite comparar diferentes situaciones de aridez y una gran variedad de tipos de suelos en un área geográfica reducida, lo que resulta en una gran diversidad de ecosistemas y comunidades vegetales. Esta diversidad convierte esta zona en un sitio ideal para el estudio del efecto del clima y el suelo sobre el patrón espacial y las interacciones en las comunidades vegetales. El paisaje presenta pequeñas colinas separadas por fondos de valles planos dedicados principalmente a la agricultura. Los usos tradicionales de la zona son principalmente agropastorales, con cultivos de cereales de secano y ganadería extensiva de ovejas (*Rasa aragonesa*).

Dentro del área de estudio se analizaron las comunidades vegetales asociadas a dos tipos de suelos con condiciones ambientales contrastadas: suelos arcillosos y yesíferos (Figura 1). Los suelos arcillosos presentan una baja infiltración de agua en las zonas no vegetadas a causa de la gran compactación que presentan [134, 199]. Por otro lado, los suelos yesíferos son muy permeables pero habitualmente presentan costras físicas y biológicas en la superficie que reducen la infiltración de agua y dificultan el establecimiento de semillas [22, 231].

La vegetación típica de la zona se caracteriza por presentar arbustos dispersos en las colinas sin cultivar, como *Rosmarinus officinalis* L. En las hondonadas

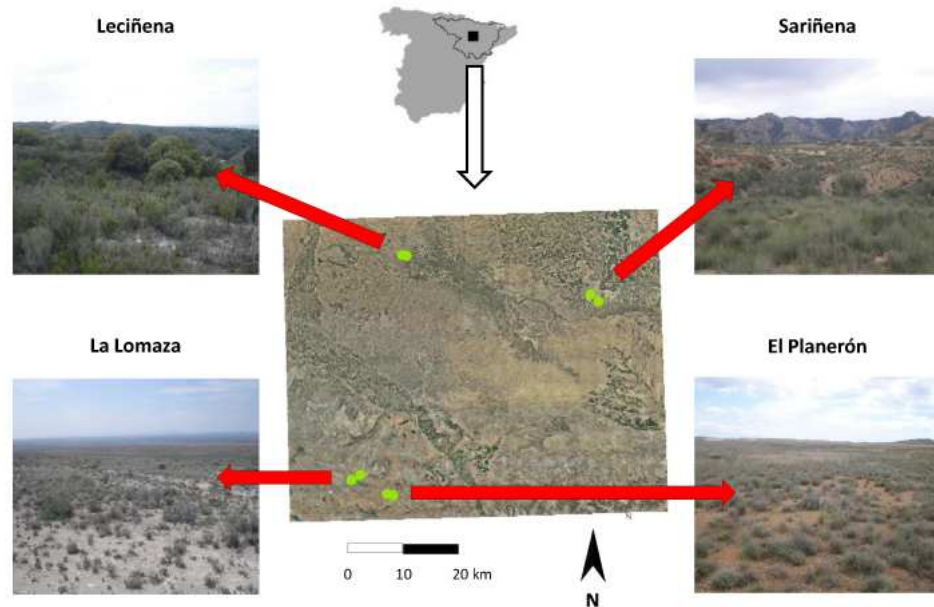


Figura 1: Zonas de estudio en el sector central del depresión del Ebro. Izquierda, comunidades con suelo yesífero. Arriba, Leciñena; abajo, el Refugio de fauna silvestre de la Lomaza en el término municipal de Belchite. Derecha, comunidades con suelo arcilloso. Arriba, Sariñena; abajo, Reserva ornitológica de El Planerón, en el término municipal de Belchite.

no cultivadas que aparecen entre las lomas la comunidad puede estar dominada por *Lygeum spartum* L., o por matorrales bajos como *Salsola vermiculata* L. y *Artemisia herba-alba* Asso. [53]. En los suelos yesíferos la comunidad vegetal incluye especies de las denominadas gipsófilas (especies cuya distribución se limita a suelos con contenido en yesos, [218]). Algunas de las gipsófilas más habituales incluyen matorrales como *Gypsophila struthium* Loeff. ssp. *hispanica* (Willk) G. López, *Ononis tridentata* L. y arbustos de menor porte como *Helianthemum squamatum* (L.) Pers. También es habitual en la zona encontrar afloramientos salinos en zonas con alta evaporación. En estos afloramientos es habitual encontrar vegetación halófila (especies tolerantes a altos contenidos en sales en el suelo, [292]) con especies como *Suaeda vera* J. F. Gmel. y varias especies de *Limonium* Mill.

Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, Almería.

El área de estudio se sitúa en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, en la provincia de Almería en la costa sureste de España. El Parque cuenta con una superficie de 37.570 ha y su altitud abarca desde el nivel del mar hasta el

Pico de El Fraile (493 m). El clima de la zona es mediterráneo semiárido, caracterizado por una importante estacionalidad de las lluvias que produce sequía en los meses de verano (Temperatura media anual = 19,4 °C, Precipitación media anual = 193,9 mm, [220]).

El área del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar es de especial interés medioambiental. Su mayor disponibilidad de agua respecto a las regiones cercanas debido a la cercanía al mar, y su particular sustrato volcánico permiten una gran biodiversidad florística, con una riqueza de aproximadamente 1.000 especies de plantas y un elevado número de endemismos para un área tan pequeña [46]. Históricamente, la zona ha sido explotada como un sistema agropastoral semiextensivo, con cultivos de cereal en los llanos y pastoreo de cabras y ovejas en las laderas. La combinación de agricultura y ganadería ha condicionado la vegetación del Parque, la cual se encuentra principalmente en etapas intermedias de la sucesión (matorrales dispersos y estepas) desde al menos comienzos del siglo XIX [119]. En la actualidad los usos del suelo están cambiando con un descenso de la ganadería y un aumento de la agricultura intensiva y el turismo, aunque el área modificada es aún reducida [46, 117].

El trabajo se realizó en dos zonas del Parque, cada una de ellos con una comunidad vegetal particular. La primera zona es una comunidad de **matorral abierto** al sur del parque, localizada sobre sustrato volcánico y suelos tipo Leptosol muy pedregosos [215]. Esta zona se caracteriza por manchas de vegetación formadas por *Chamaerops humilis* L., y *Rhamnus licyoides* L. bajo las que aparecen multitud de especies (Peinado et al., 1992). En los muestreos de vegetación también apareció de manera frecuente *Periploca laevigata* Aiton. La degradación de esta comunidad da paso a comunidades de herbáceas dominadas por *Stipa tenacissima* L (Figura 2 izq).

La segunda zona es una comunidad de **alfa-estepa** al norte del parque localizada sobre sustrato calcáreo, caracterizada mayoritariamente por *S. tenacissima* [222]. En los muestreos de vegetación también aparecieron de manera frecuente *Fumana laevipes* L. y *Helianthemum almeriense* Pau. La degradación de esta comunidad da paso a comunidades de matorrales bajos de labiadas como *Thymus hyemalis* Lange, *Lavandula multifida* L, *Satureja obovata* Lag. y herbáceas nitrófilas (Figura 2 dcha).

Stipa tenacissima es la especie más abundante en ambas zonas del área de estudio, por lo que juega un papel determinante en la estructura de las comunidades vegetales estudiadas. *S. tenacissima* (llamada comúnmente esparto o atocha, Figura 3) es una gramínea perenne de 70-120 cm de altura que se distribuye por todo la costa mediterránea española [45]. Es una especie adaptada a la aridez, por lo que resulta muy competitiva en el ambiente mediterráneo. Su alta capacidad competitiva se debe a su capacidad de crecimiento clonal a través de rizomas muy ramificados [130]. La generación de nuevas matas en el borde de *S. tenacissima* hace que la planta crezca de manera radial. Cuando la

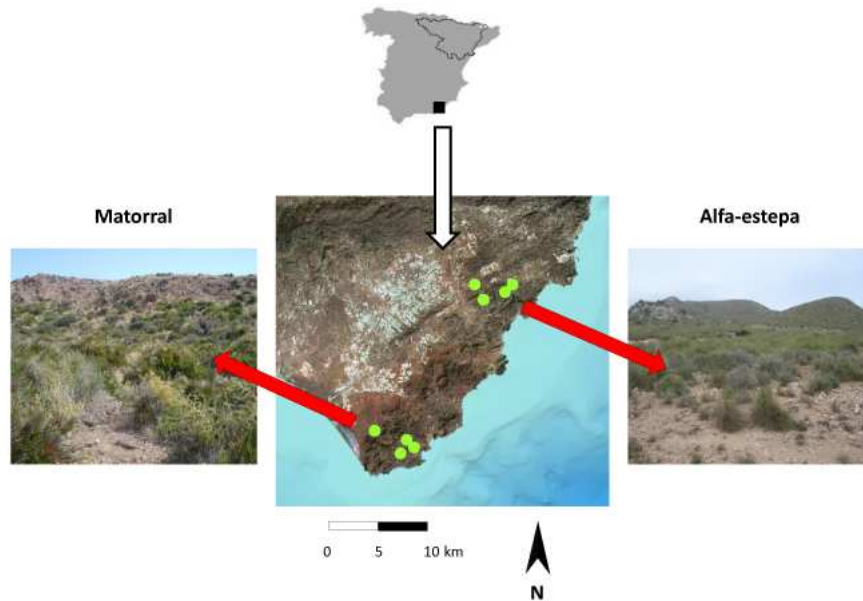


Figura 2: Zonas de estudio en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Izquierda, comunidades de matorral abierto en torno a la granja El Romeral. Derecha, comunidades de alfa-estepa al norte del Parque.

parte central más antigua de un individuo muere sus rizomas pueden fragmentarse al marchitarse, rebrotando y dando lugar a nuevos individuos a partir de estos fragmentos [180]. Esta especie forma cepellones muy densos con una capacidad de absorción de recursos muy rápida que limita el establecimiento de otras especies en sus cercanías, las cuales incluso pueden llegar a ser excluidas de la comunidad [6, 236].

En las zonas de matorral que sufren procesos de degradación, *S. tenacissima* es capaz de colonizar el espacio disponible que van dejando el resto de especies. De este modo, *S. tenacissima* va formando manchas monoespecíficas resistentes y se convierte en la especie dominante conforme aumenta la degradación [6]. En las zonas de estepa *S. tenacissima* forma parte de la comunidad natural por lo que el resto de especies están adaptadas a coexistir con ella. Esta coexistencia puede llegar incluso a una facilitación por parte de *S. tenacissima* sobre otras especies en determinadas condiciones ambientales [6, 173]. Por ejemplo, en zonas de pendiente los rizomas de *S. tenacissima* no son capaces de establecerse apropiadamente y la planta reduce su capacidad competitiva. Esto permite a otras especies germinar en el borde de sus cepellones donde las condiciones ambientales son más benignas (la evaporación es menor pendiente abajo del cepellón y la acumulación de nutrientes es mayor pendiente arriba, [6]).



Figura 3: *Stipa tenacissima*. *S. tenacissima* es una gramínea distribuida por toda la costa mediterránea y la especie vegetal más abundante en las dos zonas de estudio del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar.

Muestreo de la vegetación.

En ambas áreas de estudio la vegetación se muestreó empleando el método de intercepción por puntos [121]. Mediante este método se registra la presencia de todas las especies que aparecen en puntos equidistantes a lo largo de un transecto lineal. En nuestro caso, se realizaron transectos en los que se registraron todas las especies que aparecían en puntos separados cada 20 centímetros. Solamente se registró la identidad de las especies y no se distinguió entre estadios vitales (*i.e.*, se registró la presencia de la especie i en la posición x). La distancia entre los transectos dentro de cada sitio de muestreo varió entre 10 metros y 50 metros (depresión del Ebro y Cabo de Gata-Níjar respectivamente), y a lo largo de ellos la altitud y la pendiente se mantuvieron lo más homogéneas posibles (los transectos se realizaron perpendiculares a la línea de pendiente). Las especies vegetales fueron determinadas empleando *Flora de Andalucía* para el caso de las especies en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar y *Flora Ibérica* para las especies de ambas zonas [45, 72].

Las comunidades de la depresión del Ebro se muestrearon en la primavera de 2010 (mayo-junio). Se seleccionaron dos zonas con diferentes condiciones de aridez según el índice termopluviométrico ($\text{Aridez} = 100 \cdot \text{Temperatura media anual } (^{\circ}\text{C}) / \text{Precipitación total anual (mm)}$), [87]). Una zona al sur del río Ebro en el término municipal de Belchite con condiciones más áridas y otra al norte del río Ebro en las cercanías de la Sierra de Alcubierre con condiciones

más húmedas. En cada zona se seleccionaron una comunidad de suelo arcilloso (El Planerón al sur y Sariñena al norte) y otra de suelo yesífero (La Lomaza al sur y Leciñena al norte). Además, en cada comunidad se realizaron transectos en zonas pastadas por ovejas (con intensidades de pastoreo que oscilan entre $0,23-0,7 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$) y no pastadas ($0 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$). De este modo se muestrearon un total de 8 sitios: 2 según la aridez · 2 según el tipo de suelo · 2 según la intensidad de pastoreo. Las características de los diferentes sitios de estudio están recogidas en la Tabla 1.

Tabla 1: Sitios de estudio en la depresión central del valle del Ebro

Sitio	Código	Coordenadas	Aridez ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{mm}^{-1}$)	Yeso (%)	Pastoreo ($\text{ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$)
La Lomaza	HGyU	41 $^{\circ}$ 23' N 0 $^{\circ}$ 42' W	4,37	62,39	0
La Lomaza	HGyP	41 $^{\circ}$ 24' N 0 $^{\circ}$ 41' W	4,27	43,17	0,35
El Planerón	HCU	41 $^{\circ}$ 22' N 0 $^{\circ}$ 37' W	4,83	7,02	0
El Planerón	HCG	41 $^{\circ}$ 22' N 0 $^{\circ}$ 38' W	4,83	41,04*	0,32
Leciñena	LGyU	41 $^{\circ}$ 46' N 0 $^{\circ}$ 35' W	2,94	49,32	0
Leciñena	LGyG	41 $^{\circ}$ 46' N 0 $^{\circ}$ 34' W	2,87	45,83	0,66
Sariñena	LCU	41 $^{\circ}$ 41' N 0 $^{\circ}$ 10' W	3,91	0,24	0
Sariñena	LCG	41 $^{\circ}$ 41' N 0 $^{\circ}$ 9' W	3,89	0,23	0,23

El código incluye información sobre el grado de aridez (H, muy árido; L, árido), el tipo de suelo (Gy, suelo yesífero; C, suelo arcilloso) y la presencia de ganado (U, no pastado; G, pastado). Aridez, índice pluviométrico; Yeso, contenido en yesos del suelo; Pastoreo, intensidad de pastoreo.

*Aunque el contenido en yesos del suelo en este sitio es elevado, esto es debido a la presencia de rocas de yeso en una matriz arcillosa, por lo que el suelo se clasificó como arcilloso [199].

En cada una de los sitios se realizaron 6 transectos de 250 metros de longitud. Además, en cada sitio también se realizó un transecto de 100 metros de intercepción lineal. En estos transectos se registran la posición de inicio y final de todas las especies que son interceptadas por el transecto [51]. La lista con



Figura 4: Zonas con diferente intensidad de pastoreo en torno a la granja El Romeral en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. La comunidad vegetal va cambiando conforme la intensidad del pastoreo va aumentando (fila superior izquierda: $0 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$; derecha: $0,27 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$; fila inferior izquierda: $0,46 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$; derecha: $0,65 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$).

todas las especies muestreadas en el área aparece en el Apéndice I.

En el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, la comunidad de matorral se muestreó durante la primavera de 2000 (abril-junio). En esta zona se seleccionaron 4 sitios con diferente intensidad de pastoreo en torno a una granja (El Romeral). Para calcular la intensidad de pastoreo se acompañó a los animales (ovejas y cabras) durante una semana en cada una de las estaciones (primavera, otoño, verano e invierno) y sus movimientos fueron registrados mediante GPS. La intensidad de pastoreo se calculó multiplicando la carga ganadera promedio de la explotación por un factor de corrección basado en la fracción de tiempo que los animales pasaban en cada uno de los sitios. Los 4 sitios se ordenaron según su intensidad de pastoreo atendiendo a la capacidad de carga de pastoreo del área de estudio ($0,39\text{-}0,57 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$, Robles and Passera, 1995). De este modo los sitios quedaron como control ($0 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$), pastoreo leve ($0,27 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$), pastoreo intermedio ($0,46 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$), y pastoreo intenso ($0,65 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$) (Figura 4). En cada una de las zonas se realizaron 3 transectos de 500 metros de longitud.

La comunidad de estepa se muestreó durante la primavera de 2003 (15-30 de

abril). Se seleccionaron 4 sitios con similares características de exposición y suelo pero con diferentes coberturas de *S. tenacissima*. En cada una de las sitios se realizaron 8 transectos de 500 metros de longitud: 4 en zonas de pendiente suave ($<10^\circ$) y 4 en zonas de pendiente pronunciada ($20-30^\circ$) debido a la diferente capacidad competitiva que *S. tenacissima* puede presentar en función de la pendiente [6]. Los sitios fueron ordenados de 1 a 4 según aumentaba la cobertura de *S. tenacissima* en la zona de baja pendiente, el hábitat natural de esta especie en esta comunidad. Las características de las diferentes zonas de estudio en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar están recogidas en la Tabla 2 y la lista con todas las especies muestreadas aparece en el Apéndice I.

Tabla 2: Sitios de estudio en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar

Sitio	Código	Coordenadas	Pastoreo (ind·ha ⁻¹ ·a ⁻¹)	Stipa (n)	Pendiente (°)
El Romeral 1	MU	36°46' N, 2°10' W	0	707,3 ± 16,2	-
El Romeral 2	ML	36°44' N, 2°8' W	0,27	800 ± 35,4	-
El Romeral 3	MM	36°45' N, 2°8' W	0,46	877,3 ± 9,8	-
El Romeral 4	MH	36°45' N, 2°7' W	0,65	1263,3 ± 44,5	-
Estepa 11	SL1	36°55' N, 2°1' W	-	1006 ± 66,6	<10
Estepa 21	SL2	36°56' N, 2°2' W	-	1216 ± 32,3	<10
Estepa 31	SL3	36°56' N, 1°59' W	-	1278,8 ± 93,5	<10
Estepa 41	SL4	36°55' N, 1°59' W	-	1475,8 ± 85	<10
Estepa 12	SH1	36°55' N, 2°1' W	-	579 ± 37,1	20-30
Estepa 22	SH2	36°56' N, 2°2' W	-	1452,3 ± 63,5*	20-30
Estepa 32	SH3	36°56' N, 1°59' W	-	1220 ± 88,3	20-30
Estepa 42	SH4	36°55' N, 1°59' W	-	1370,3 ± 67,3	20-30

El código incluye información sobre la comunidad vegetal (M, matorral; S, alfa-estepa), la presencia de ganado en el matorral (U, no pastado; L, pastoreo leve; M, pastoreo intermedio; H, pastoreo intenso), y la abundancia de *S. tenacissima* (mayor abundancia conforme aumenta el número) y la pendiente (L, baja pendiente; H, alta pendiente) en la alfa-estepa. Pastoreo, intensidad de pastoreo; Stipa, abundancia promedio (\pm error estándar) de *S. tenacissima*.

*Aunque la cobertura de *S. tenacissima* es máxima en esta zona, las zonas de alta pendiente siguen el orden de los sitios, los cuales están ordenados según la cobertura de *S. tenacissima* en las zonas llanas.

Análisis de las propiedades hidráulicas del suelo: infiltración.

En el sector central de la depresión del Ebro se cuantificó la tasa de infiltración de agua en el suelo en cada una de las zonas de estudio. La tasa de infiltración ($mm \cdot h^{-1}$) se define como la velocidad a la que el agua penetra en el suelo. Esta medida es muy importante para la vegetación ya que afecta directamente al balance de agua en el suelo y por tanto a la cantidad de agua disponible por las plantas para su desarrollo [99].

En cada uno de los sitios de muestreo se realizaron 8 medidas de infiltración en condiciones saturadas de suelo en áreas libres de vegetación. En cada punto de muestreo se realizaron dos medidas diferentes de infiltración: una medida sobre costra y otra sin costra superficial, después de retirar el primer centímetro de la superficie del suelo. Para medir la infiltración se empleó un infiltrómetro de disco de tensión de 50 milímetros de radio [227] que registra la curva de infiltración acumulada de agua en el suelo. Para garantizar el contacto hidráulico entre la superficie del suelo y la base del infiltrómetro se aplicó una fina capa de arena (80-160 μm de radio de partícula) sobre la base del suelo donde se iba a colocar el disco del infiltrómetro [16]. Durante un máximo de 15 minutos, se midió la infiltración acumulada a partir de la caída de nivel de agua en el depósito del infiltrómetro. Para tal fin se utilizó un sistema de transductor de presión (± 5 psi), instalado en la base del depósito [68] y conectado a un *datalogger* (CR1000, Campbell Sci.), que registraba la altura de nivel del agua en el depósito a intervalos de 5 segundos.

El infiltrómetro de disco permite medir la curva de infiltración acumulativa en condiciones saturadas a partir de la cual se extraen los parámetros físicos que caracterizan el movimiento del agua en el suelo (Perroux and White, 1988). Estos parámetros son la conductividad hidráulica (K) y la sorptividad del suelo (S). La conductividad hidráulica describe la facilidad con que un fluido es capaz de moverse a través de un sistema poroso por efecto de la gravedad y la sorptividad es la capacidad que tiene un medio para absorber un líquido por capilaridad [286]. En los primeros instantes de infiltración, el flujo de agua está fuertemente condicionado por los fenómenos de capilaridad, definidos por la sorptividad, mientras que a largo plazo cuando el suelo alcanza la saturación de agua es la gravedad, definida a través de la conductividad hidráulica, la que regula el movimiento del agua en el suelo [16].

Para estimar K y S a partir de la curva de infiltración acumulada según el procedimiento descrito por Vandervaere [287] es necesario conocer el contenido de agua inicial (θ_0) y final (θ_n) en el suelo. El contenido de agua inicial se estimó a partir de muestras de suelo (cilindros de 50 milímetros de diámetro y 50 milímetros de altura), secadas a 50°C durante 48 horas. El contenido

de agua final se estimó con muestras tomadas en los primeros centímetros de suelo justo después de retirar el infiltrómetro de disco, también secadas a 50 °C durante 48 horas.

Una vez obtenidas la conductividad hidráulica y la sorptividad se calculó el flujo de infiltración tridimensional en estado estacionario q_{3D} ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$) siguiendo a Haverkamp según $q_{3D} = K + \gamma S/r(\theta_0 - \theta_n)$, donde r es el radio del disco y γ es una constante de proporcionalidad cuyo valor aproximado es 0,75 [135]. El parámetro q_{3D} define la velocidad a la que el agua se infiltra en el suelo, de modo que valores mayores de q_{3D} indican infiltraciones más rápidas.

Análisis de los transectos y del patrón espacial.

A partir de los datos recogidos en los transectos se calcularon los valores de riqueza específica (S = número de especies diferentes presentes en la comunidad), diversidad de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i$, donde p_i es la proporción de la abundancia de la especie i respecto a la suma de las abundancias de todas las especies en cada transecto), heterogeneidad ($E = H'/\text{Ln } S$) y proporción de suelo desnudo ($BS = T_0/T$, donde T_0 es el número de puntos sin ningún registro, y T es el número total de puntos muestreados) para cada zona de estudio a partir de los datos conjuntos de todos los transectos (Tabla 3).

Para cada una de las especies i presentes en la comunidad se calculó su cobertura ($\text{cobertura}_i = n_i/T$, número de puntos con presencia de i), y su patrón espacial mediante *Detrended Fluctuation Analysis* (DFA). El DFA es un método de análisis de series de datos para determinar la autocorrelación en series largas no estacionarias [157]. Aunque las técnicas de análisis espectral también se emplean para este tipo de análisis, el DFA ha demostrado ser más robusto ya que elimina el posible error de la serie debido a medidas tomadas con poca precisión. Esto se debe a que el DFA no actúa sobre la serie de datos original sino sobre la serie integrada [33]. Además, al trabajar sobre la serie integrada se elimina el efecto que la tendencia puede tener sobre el descubrimiento de falsos positivos [33].

El DFA se ha aplicado con éxito para el análisis de la autocorrelación en series de señales, nucleótidos, comportamiento de animales o vegetación [6, 11, 225]. En el análisis de la vegetación el DFA distingue distribuciones aleatorias de especies de distribuciones de especies agregadas en manchas con una autocorrelación a larga distancia. Esta autocorrelación indica que las manchas también estarán agrupadas definiendo una organización espacial independiente de la escala de observación (Figura 5). La autocorrelación a larga distancia implica que el mecanismo responsable de la organización de la vegetación es el mismo operando en diferentes escalas [39]. Debido a que el mecanismo responsable de

Tabla 3: Características de los sitios de estudio en el sector central de la depresión del Ebro y el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar

Localización	Sitio	T	S	H'	E	BS
Depresión del Ebro	La Lomaza	7503	57	2,62	0,65	59 %
	La Lomaza P	7503	46	2,62	0,68	68 %
	El Planerón	7503	55	2,48	0,62	42 %
	El Planerón P	7503	58	2,71	0,67	50 %
	Sariñena	7503	95	2,68	0,59	26 %
	Sariñena P	7503	106	2,74	0,59	32 %
	Leciñena	7503	48	2,25	0,58	42 %
	Leciñena P	7503	73	3,06	0,71	46 %
Cabo de Gata-Níjar	El Romeral 1	7503	120	3,09	0,65	27 %
	El Romeral 2	7503	70	2,37	0,56	40 %
	El Romeral 3	7503	74	2,24	0,52	37 %
	El Romeral 4	7503	72	1,67	0,39	31 %
	Estepa 11	10004	91	1,8	0,4	24 %
	Estepa 21	10004	119	2,47	0,52	21 %
	Estepa 31	10004	65	1,97	0,47	33 %
	Estepa 41	10004	73	2,11	0,49	36 %
	Estepa 12	10004	88	2,18	0,49	24 %
	Estepa 22	10004	91	2,19	0,49	24 %
	Estepa 32	10004	100	2,02	0,44	24 %
	Estepa 42	10004	78	2,33	0,53	44 %

T , número total de puntos muestreados; S , riqueza total; H' , biodiversidad de Shannon; E , equitatividad; BS , proporción de suelo desnudo.

la formación de manchas depende de la propia vegetación (*e.g.* interacciones bióticas, dispersión de propágulos) se habla de una autoorganización de las manchas de vegetación.

Para calcular el DFA de una serie de datos binaria (en nuestro caso, la serie de presencia-ausencia de una determinada especie i a lo largo del transecto), lo primero es integrar la serie X de longitud T para crear la serie Y tal que:

$$Y(i) = \sum_{k=1}^k X(k)$$

En nuestro caso, tendremos una serie $X(k)$ de la forma:

$$\begin{aligned} x_k &= 1 \text{ si en el punto } k \text{ aparece la especie } i \\ x_k &= -1 \text{ si no aparece} \end{aligned}$$

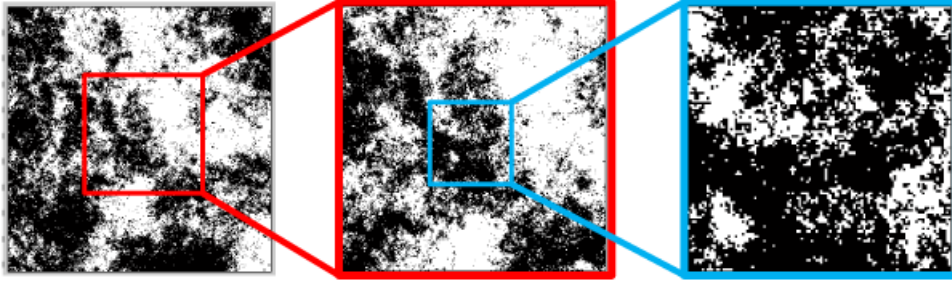


Figura 5: Organización espacial de la vegetación independiente de la escala. La organización de la vegetación en manchas puede ser un proceso independiente de escala, de modo que el patrón espacial será muy similar para escalas de observación diferentes (de izquierda a derecha, simulación de manchas de vegetación con un valor α de 0,6 para un grid de 1025·1025 pixels, 515·515 pixels y 115·115 pixels).

A continuación se divide la serie $Y(i)$ en $T_s = T/s$ segmentos b no solapados de igual longitud s . Si T no es múltiplo de s se pueden descartar los valores sobrantes al final de la serie, o completar la serie con el número de datos necesarios utilizando los valores de la serie especular comenzando desde el final. Para cada segmento b se calcula la tendencia local $Y_f(i)$ (*e.g.* mediante una regresión lineal entre $Y(i)$ e i para los valores i dentro del segmento b) y para cada longitud de segmento s se calcula la varianza residual promedio tal que:

$$F^2(s) = \sum_{b=1}^{T_s} (Y_b(i) - Y_{fb}(i))^2 / T_s$$

La varianza residual F^2 se calcula para cada longitud de segmento $s = 4, 8, 16, \dots, 512$. La varianza residual F^2 se relaciona con la longitud de los segmentos s según $F^2 \sim s^\alpha$, donde el parámetro α nos informa sobre la autocorrelación de la serie. Para series sin autocorrelación o vegetación distribuida de manera aleatoria $\alpha \approx 0,5$, mientras que para series con autocorrelación a grandes distancias o vegetación distribuida en manchas $\alpha > 0,5$.

Ya que las series de datos que se van a analizar son el registro de presencias y ausencias de las especies que aparecen cada 20 cm, las especies con diámetros mayores de 20 cm pueden presentar varios registros para un único individuo. Esto provoca valores de α mayores de los esperados ya que el DFA interpreta cada dato de la serie como un individuo distinto, lo que puede derivar en falsos positivos (considerar una especie como autocorrelacionada cuando realmente no lo está, Alados et al., 2003). Para evitar este problema se calculó un valor α_{random} a partir de series aleatorias generadas usando el tamaño promedio de cada especie. El valor de la autocorrelación será entonces la diferencia entre el valor de la serie y este valor aleatorio ($\alpha_{res} = \alpha - \alpha_{random}$). Cuando las especies tienen un valor inferior a 20 cm $\alpha_{random} = 0,5$. En este caso, si $\alpha_{res} \approx 0$

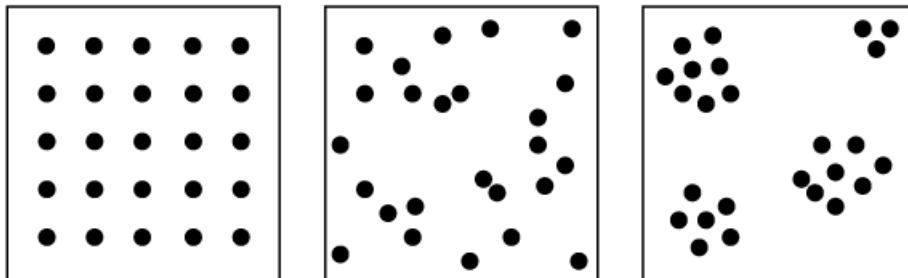


Figura 6: Distribución espacial de la vegetación. Los individuos de las especies vegetales (puntos negros) presentan una distribución espacial determinada atendiendo a la distancia a la que aparecen unos de otros. De izquierda a derecha tenemos una distribución uniforme (cada individuos aparece siempre a la máxima distancia posible de sus vecinos), una distribución aleatoria (cada individuo puede aparecer a cualquier distancia de sus vecinos) y una distribución agregada (los individuos aparecen concentrados en grupos habiendo zonas del espacio donde apenas aparecen individuos).

la serie no presenta autocorrelación, mientras que si la serie tiene $\alpha_{res} > 0$ la serie presenta autocorrelación.

El patrón de asociación espacial para las especies también se calculó empleando la K de Ripley a partir de los transectos de intercepción lineal [246], donde los datos de intercepción se transformaron en puntos seleccionando el punto central del segmento interceptado. La K de Ripley es una función que permite determinar la distribución espacial de una serie de puntos, indicando si estos puntos se distribuyen de manera agregada, aleatoria o uniforme (Figura 6). Este índice de distribución espacial es la medida más empleada para el análisis del patrón espacial de la vegetación en ecología [299].

La K de Ripley determina el número de puntos que se encuentran a una distancia d de cada punto según $\lambda K(d)$, donde λ es la densidad de individuos en la longitud considerada en el transecto. En nuestro caso, λ es n/A donde n es el número total de individuos registrados en el transecto y A es la longitud total del transecto ($A = 100$ m). De este modo, $K(d) = (A/n) \cdot$ número de individuos en una distancia d . En nuestro caso, la función $K(d)$ se calcula empleando el estimador $\hat{K}(d)$:

$$\hat{K}(d) = (A/n^2) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n w_{ij}^{-1} k_{ij}$$

Donde la variable k_{ij} toma los valores:

$$\begin{aligned} k_{ij} &= 1 \text{ si el individuo } i \text{ aparece a } < d \text{ del individuo } j \\ k_{ij} &= 0 \text{ si no aparece} \end{aligned}$$

Como solamente tenemos registros del interior del transecto es necesario corregir para los individuos cercanos a los extremos posibles efectos de individuos

que se encuentran dentro de la distancia d pero no están registrados en el transecto. Para ello empleamos el factor corrector del efecto borde w_{ij} , que se calcula como $w_{ij} = 2d/e + d$ para datos en una dimensión, siendo e la distancia desde el punto i hasta el final del transecto.

En un proceso aleatorio, el número de individuos en una distancia d sigue un proceso homogéneo de Poisson, y es proporcional a λ (número de individuos $= 2d \cdot \lambda$), puesto que no depende de los individuos vecinos sino sólo de la densidad de individuos y de la longitud considerada. Por tanto, en un proceso aleatorio $K(d) = (A/n)(n/A)2d = 2d$, independientemente de la densidad de puntos. Cuando los individuos se distribuyen agregados en el espacio, $K(d) > 2d$, mientras que si los individuos se distribuyen uniformemente en el espacio, $K(d) < 2d$. Normalmente, se emplea una transformación de $\hat{K}(d)$ que permite una interpretación visual más sencilla, la función $\hat{L}(d) = \hat{K}(d)/2 - d$, de tal modo que:

$\hat{L}(d) > 0$ cuando los individuos se distribuyen agregados por el espacio
 $\hat{L}(d) \sim 0$ cuando los individuos se distribuyen aleatoriamente por el espacio
 $\hat{L}(d) < 0$ cuando los individuos se distribuyen uniformemente por el espacio

El valor de la función $\hat{L}(d)$ se compara con un modelo nulo asumiendo una distribución espacial aleatoria completa de los puntos (CSR por sus siglas en inglés) generando aleatorizaciones del patrón de puntos con la misma densidad que el patrón real, mediante un test de Monte Carlo [299]. La ventaja que presenta la K de Ripley es que también permite calcular la asociación espacial entre pares de especies. Para ello la función K se calcula según:

$$\hat{K}_{12}(d) = (A/n_1n_2) \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1, j \neq i}^{n_2} w_{ij}^{-1} k_{ij}$$

Donde 1 y 2 son las dos especies. Esta función $\hat{K}_{12}(d)$ se compara con la función esperada $K(d) = 2d$, obteniendo la función $\hat{L}(d)$ de la misma manera que para el caso univariante.

Construcción y análisis de las redes.

La estructura de las comunidades vegetales se analizó empleando redes planta-planta. Estas redes se construyeron empleando los datos de co-ocurrencia espacial entre las especies vegetales obtenidos a partir de los datos de los transectos de intercepción por puntos.

Se consideró una co-ocurrencia entre dos especies i y j cuando ambas especies aparecen en el mismo punto dentro de un transecto. El número de co-ocurrencias para un par de especies i y j (a_{ij}) se definió como el número de

veces que i y j aparecen en el mismo punto de un transecto. A partir de los valores de co-ocurrencia se construyeron las matrices $\mathbb{A}_{S \times S}$ de co-ocurrencia entre especies. Estas matrices son simétricas ($a_{ij} = a_{ji}$) y sus filas y columnas están representadas por las especies de la comunidad vegetal. La diagonal de la matriz es nula ya que el método de muestreo no permite obtener las co-ocurrencias de una especie consigo misma. Esto se debe a que se identificó la presencia de cada especie en cada punto, independientemente del número de individuos de dicha especie que hubiera.

Para el análisis de la estructura de las comunidades se construyeron dos tipos de redes:

1. **Red cualitativa de co-ocurrencia espacial.** Al no poder desplazarse, las especies vegetales se ven obligadas a interactuar con las especies próximas de su entorno (Murrell et al., 2001). Por ello, como primera aproximación se construyó una red empleando las co-ocurrencias espaciales entre las especies. Cuando dos especies aparecen al menos una vez en el mismo punto del espacio ($a_{ij} > 0$) se consideró que existe una interacción entre ambas.

Esta red se caracteriza por una matriz adyacente $\mathbb{R}_{S \times S}$ tal que:

$$\begin{aligned} r_{ij} &= 1 \text{ si } a_{ij} > 0 \\ r_{ij} &= 0 \text{ si } a_{ij} = 0 \end{aligned}$$

(todas las variables relacionadas con las redes aparecen recogidas en la tabla 4). Esta red informa de la existencia de una interacción entre los pares de especies de la comunidad vegetal, pero no informa de la intensidad de dicha interacción.

2. **Red cualitativa de asociación espacial.** El patrón espacial entre diferentes especies vegetales nos habla del tipo de interacción que se establece entre ellas [299]. Por ello, cuantificando la asociación espacial entre las especies es posible construir una red que incluya información acerca del signo de la interacción. Cuando dos especies aparecen asociadas más de lo que cabría esperar por azar se considera que existe una interacción positiva entre ambas, mientras que si dos especies aparecen asociadas menos de lo que cabría esperar por azar se considera que existe una interacción negativa entre ambas. Cuando dos especies aparecen asociadas según lo esperado por azar se considera que no existe interacción entre ambas o que dicha interacción es neutra.

Para cada especie se calculó la probabilidad de encontrar dicha especie en un punto al azar del transecto ($p_i = n_i/T$). De este modo es posible construir un matriz $\mathbb{P}_{S \times S}$ que incluya la probabilidad de encontrar cada

par de especies en un mismo punto del transecto ($p_{ij} = p_i \cdot p_j$) simplemente en función de su abundancia.

A partir de $\mathbb{P}_{S \times S}$ es posible crear una matriz $\mathbb{E}_{S \times S}$ de co-ocurrencias esperadas, donde $\mathbb{E}_{S \times S} = \mathbb{P}_{S \times S} \cdot T$ ($e_{ij} = p_i \cdot p_j \cdot T$). Al ser datos de recuentos (*i.e.* valores positivos discretos), el valor de co-ocurrencias esperadas e_{ij} sigue una distribución de Poisson cuyo intervalo de confianza del 95 % para valores de T grandes abarca los valores comprendidos entre e_{ij}^- ($e_{ij} - z_{0,05/2} \sqrt{e_{ij}/T}$) y e_{ij}^+ ($e_{ij} + z_{0,05/2} \sqrt{e_{ij}/T}$). En este caso, z_α es el valor que verifica que $P(Z > z_\alpha) = \alpha$ para $Z \sim N(0; 1)$. El valor esperado e_{ij} se empleó como modelo nulo para definir la asociación entre los pares de especies.

La red cualitativa de asociación espacial se caracteriza por una matriz adyacente $\mathbb{S}_{S \times S}$ tal que:

$$\begin{aligned} s_{ij} &= 1 \text{ si } a_{ij} > e_{ij}^+ \\ s_{ij} &= -1 \text{ si } a_{ij} < e_{ij}^- \\ s_{ij} &= 0 \text{ si } a_{ij} > e_{ij}^- \text{ y } a_{ij} < e_{ij}^+ \end{aligned}$$

(tabla 4). Esta red añade información a la red de co-ocurrencias ya que sólo incluye las interacciones significativas entre los pares de especies de la comunidad vegetal e informa del signo de dichas interacciones, pero no informa de la intensidad de cada interacción. En el apéndice II se explican los límites de detección de las asociaciones espaciales para la distribución de Poisson.

En ambos tipos de red también se calculó el tamaño de la red, S' . En la red de co-ocurrencia espacial S' se define como el número de especies que presentan al menos una co-ocurrencia con otra especie. En la red de asociación espacial S' se define como el número de especies que presentan al menos una asociación espacial significativa con otra especie.

Índices para la red cualitativa de co-ocurrencia espacial.

En las redes de co-ocurrencia espacial se calculó la conectividad para cada una de las especies (k_i). La conectividad o grado se define como el número de conexiones de un nodo y se calculó como $k_i = \sum_{j=1}^S r_{ij}$. Cuanto mayor sea la conectividad de una especie, ésta interacciona con mayor número de especies de la comunidad. La conectividad de las especies se relacionó con su abundancia (n_i) y autoorganización (α_{res}). A partir de la conectividad de cada especie se calculó la conectividad total de la red ($K = \sum_{i=1}^S k_i/2$, porque la red es

Tabla 4: Variables empleadas en la creación de las redes de co-ocurrencia y asociación espacial planta-planta

Definición	II	IV	V	VI	VII	VIII
Matriz de co-ocurrencias	$\mathbb{A}_{S \times S}$	-	-	$\mathbb{A}_{S \times S}$	$\mathbb{A}_{S \times S}$	$\mathbb{A}_{S \times S}$
Co-ocurrencias entre i y j	a_{ij}	-	-	a_{ij}	a_{ij}	a_{ij}
Matriz de co-ocurrencia espacial	$\mathbb{R}_{S \times S}$	$\mathbb{R}_{S \times S}$	$\mathbb{R}_{S \times S}$	-	-	-
Co-ocurrencia espacial entre i y j	r_{ij}	a_{ij}	a_{ij}	-	-	-
Puntos de muestreo totales	T	-	-	T	T	T
Abundancia de i	n_i	N_i	N_i	n_i	n_i	n_i
Probabilidad de encontrar i en un punto	p_i	-	-	p_i	p_i	p_i
Matriz de probabilidad de co-ocurrencia	$\mathbb{P}_{S \times S}$	-	-	$\mathbb{P}_{S \times S}$	$\mathbb{P}_{S \times S}$	$\mathbb{P}_{S \times S}$
Probabilidad de encontrar i y j en un punto	p_{ij}	-	-	p_{ij}	p_{ij}	p_{ij}
Matriz de co-ocurrencias esperadas	$\mathbb{E}_{S \times S}$	-	-	$\mathbb{E}_{S \times S}$	$\mathbb{E}_{S \times S}$	$\mathbb{E}_{S \times S}$
Co-ocurrencias esperadas entre i y j	e_{ij}	-	-	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}
Matriz de asociación espacial	$\mathbb{S}_{S \times S}$	-	-	$\mathbb{S}_{S \times S}$	$\mathbb{S}_{S \times S}$	$\mathbb{S}_{S \times S}$

Los números romanos hacen referencia al nombre que se le da a cada variable en cada uno de los capítulos de la tesis.

simétrica) y la conectancia como el porcentaje de interacciones presentes en la red respecto al número máximo de interacciones posibles ($C = 2K/S(S - 1)$). La estructura de la comunidad vegetal en función de su red de co-ocurrencias se caracterizó mediante la distribución de conexiones de los nodos y el grado promedio de los nodos vecinos.

La **distribución de conexiones de nodos** es la medida básica de la topología de una red. Esta distribución se define como la probabilidad $p(k)$ de que al seleccionar un nodo i al azar de la red, éste tenga al menos k_i conexiones. Esta distribución determina todas las propiedades estadísticas de una red sin correlación (una red donde la probabilidad de que un nodo esté conectado a otro no depende de la similitud entre sus conectividades, [48]).

La distribución de conexiones aporta información acerca del mecanismo que determina la construcción y crecimiento de la red. En ecología, las distribuciones de conexiones de nodos suelen ajustarse a una de tres distribuciones teóricas (Figura 7), cada una de las cuales va asociada a un mecanismo particular:

1. **Distribución exponencial** ($p(k) = e^{-\mu k}$). En una red exponencial no existe un mecanismo que determine el crecimiento de la red, sino que cuando se incorpora un nodo nuevo al sistema tiene la misma probabilidad de interactuar con cualquier otro nodo ya presente. Las redes con distribución exponencial son redes aleatorias y se han encontrado en muchas redes tróficas [93].

2. **Distribución potencial** ($p(k) = k^{-\gamma}$). En una red potencial el mecanismo de crecimiento de la red está relacionado con la asociación preferencial. Esto es, cuando se incorpora un nodo nuevo al sistema su probabilidad de interactuar con cualquier nodo presente es proporcional al número de interacciones que ese nodo presenta (*i.e.* a mayor conectividad mayor probabilidad de tener nuevas interacciones, “los ricos se vuelven más ricos”, [24]). En las redes potenciales las interacciones se concentran en pocos nodos que cuentan con una conectividad elevada. Las redes potenciales tienen características de ‘small world’ y se han encontrado en redes tróficas con baja conectividad y en redes mutualistas [97].
3. **Distribución potencial truncada** ($p(k) = k^{-\gamma}e^{-k/\xi}$). En una red potencial truncada el mecanismo de crecimiento de la red puede ser aleatorio o de asociación preferencial. Cuando un nodo se incorpora al sistema, su probabilidad de interactuar con cualquier nodo presente es proporcional al número de interacciones que ese nodo presenta hasta un cierto umbral de truncamiento ξ . A partir de dicho umbral, la probabilidad de interacción ya no depende de las interacciones del nodo sino que es igual para todos los nodos que superan dicho umbral, formándose una cola exponencial. Este truncamiento en la distribución de las interacciones puede deberse a varias causas, como la presencia de “interacciones prohibidas” (*i.e.* interacciones que no pueden producirse por limitaciones físicas o diferencias en la fenología de las especies) o limitaciones en la toma de datos (el muestreo es insuficiente para registrar la cola de la distribución potencial, [210]). Las redes potenciales truncadas son las más habituales en las redes mutualistas [213].

El estudio de la distribución de conexiones de las redes puede presentar problemas. El procedimiento habitual para determinar la distribución de conexiones de una red es ajustar la distribución empírica a las distribuciones teóricas y aplicar un criterio de selección de modelos para elegir la distribución a la que mejor se ajusta (*e.g.* distribución que minimice la suma de errores cuadrados corregidos; $SS/n - 2k$, siendo k el número de parámetros del modelo, SS la suma de los errores cuadrados, y n el número de datos, [137]). Sin embargo, que una serie de datos se ajuste a una determinada distribución no implica que dicha serie provenga de dicha distribución [80]. De este modo, no se puede asegurar que los mecanismos que determinan una serie de datos son los mismos que determinan la distribución a la que mejor se ajusta, ya que esta distribución no tiene porqué ser la distribución de origen de los datos. En ecología se suele aceptar que la red proviene de la distribución a la que mejor se ajusta, aunque los resultados derivados de estos análisis deben ser tomados con precaución.

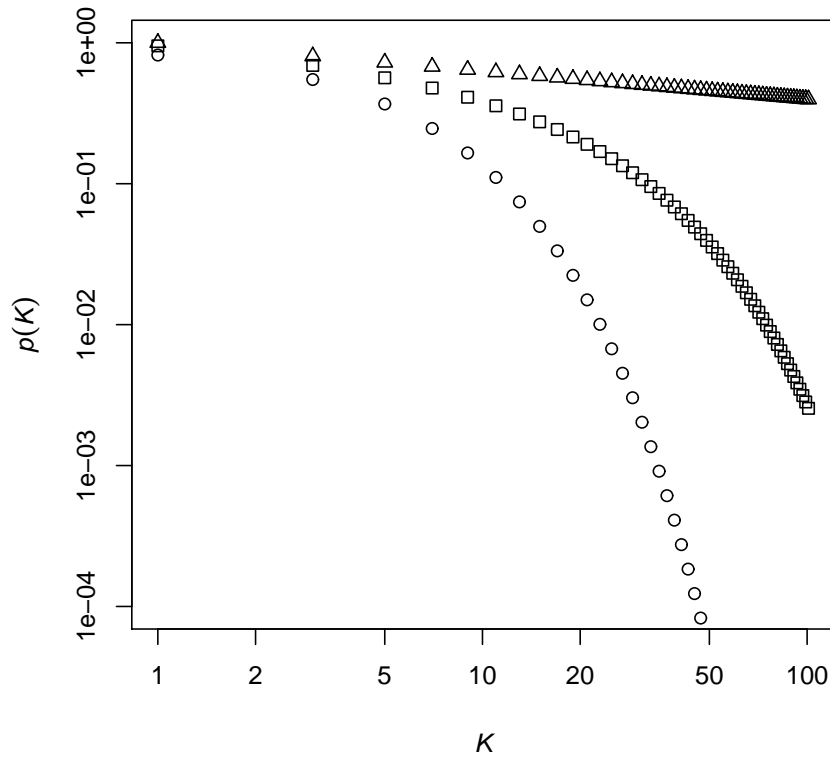


Figura 7: Distribución de conexiones teóricas. La distribución de conexiones de una red determina la probabilidad de encontrar un nodo de la red ($p(K)$) con al menos K conexiones (K). Las redes ecológicas se ajustan a 3 tipos de distribución de conexiones: exponencial (círculos), potencial (triángulos) y potencial truncada (cuadrados).

El **grado promedio de los nodos vecinos** también define la estructura de la red, pero permite controlar posibles ruidos que surgen cuando las probabilidades de interacción de la red están correlacionadas (los nodos interaccionan principalmente con nodos con conectividades similares/distintas a ellos, lo cual ocurre en la mayoría de las redes reales, [48]). El grado promedio de los nodos vecinos (K_{nn}) se define como el promedio de las conexiones que presentan los nodos vecinos de un nodo i :

$$K_{nn,i} = \frac{1}{k_i} \sum_{j \in \mathcal{N}} k_j = \sum_{j=1}^N k_j$$

donde \mathcal{N} es el conjunto de los nodos vecino de i . Si se calcula K_{nn} para todos los nodos de la red se obtiene el grado promedio de los vecinos en relación a un determinado grado k ($K_{nn}(k)$). Si esta relación es positiva la red se

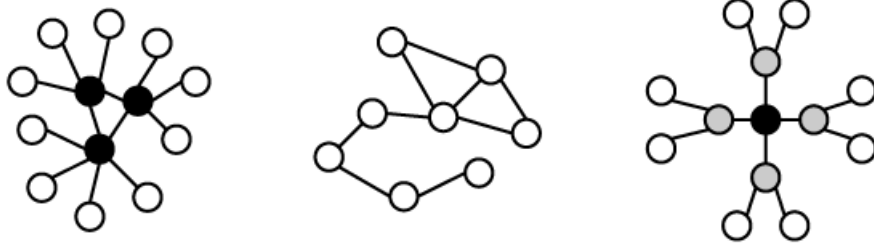


Figura 8: Redes correlacionadas y sin correlación. Las conexiones entre los nodos de una red pueden estar determinadas por las características topológicas de los nodos. De izquierda a derecha tenemos una red disasortativa (los nodos se conectan principalmente con nodos con conectividades distintas), una red sin correlación (los nodos se conectan con nodos independientemente de sus conectividades) y una red asortativa (los nodos se conectan principalmente con nodos con conectividades similares).

denomina asortativa, y se define como una red donde los nodos se conectan principalmente con nodos con un grado similar al suyo. Si esta relación es negativa la red se denomina disasortativa, y define una red donde los nodos con grados bajos se conectan principalmente con nodos con grados altos [203]. Si no existe relación entre el grado promedio de los vecinos y un determinado grado la red no presenta correlación (Figura 8).

Índices para la red cualitativa de asociación espacial.

Las conexiones de la red de asociación se analizaron a 3 niveles diferentes:

1. **Nivel de conexión** (s_{ij}). Se analizaron las asociaciones presentes entre cada par de especies i y j . En ecología, la importancia de un tipo de interacción se define como la proporción de interacciones de dicho tipo presentes en la comunidad respecto al total de interacciones posibles [56]. Así, se calculó la importancia de las interacciones positivas como el porcentaje de asociaciones positivas presentes en $\mathbb{S}_{S \times S}$ respecto al total de asociaciones posibles ($R_{SS} = ss^+ / S(S-1)$ donde ss^+ es el número de asociaciones positivas, $s_{ij} = 1$, en $\mathbb{S}_{S \times S}$). Se calculó R_{SS} para las asociaciones entre arbustos, asociaciones entre herbáceas y asociaciones entre arbustos y herbáceas. También se calculó el balance de la importancia de las interacciones en la comunidad como el ratio entre las conexiones positivas y negativas ($Ratio = (K^+ - K^-) / (K^+ + K^-)$, donde K^+ es el número total de conexiones positivas en la red y K^- el número total de conexiones negativas).

2. **Nivel de especie** (s_i). Se analizó la conectividad y el patrón de asociación de cada especie i en la comunidad. La conectividad de i se calculó como el número de asociaciones no neutrales que establece ($k_i = \sum_{j=1}^S |s_{ij}|$), o lo que es lo mismo, la suma de las asociaciones positivas (k_i^+) y negativas (k_i^-) que establece i . El patrón de asociación espacial se calculó a partir de la comparación entre $a_i = \sum_{j=1}^S a_{ij}$, y una distribución de Poisson ajustada con el parámetro $e_i = \sum_{j=1}^S e_{ij}$. A partir del cálculo de e_i^- ($e_i - z_{0,05/2}\sqrt{e_i/T}$) y e_i^+ ($e_i + z_{0,05/2}\sqrt{e_i/T}$) tendremos que:

$$\begin{aligned} s_i &= 1 \text{ si } a_i > e_i^+ \\ s_i &= -1 \text{ si } a_i < e_i^- \\ s_i &= 0 \text{ si } a_i > e_i^- \text{ y } a_i < e_i^+, \end{aligned}$$

donde s_i es el balance neto de todas las asociaciones que realiza la especie i . La importancia que tienen las especies asociativas en la comunidad se calculó como la proporción de especies con patrón de asociación positivo en la red ($R_s = s^+/S$ donde s^+ es el número de especies con patrón de asociación positiva, $s_i = 1$)³. Se distinguió entre los patrones de asociación para los arbustos y para las herbáceas.

3. **Nivel de comunidad** ($R_{S \times S}$). Se analizó la conectividad de la red, la conectancia y el patrón de asociación. La conectividad de la red se calculó como el número de asociaciones no neutrales totales en el sistema ($K = \sum_{i=1}^S k_i/2$, porque la red es simétrica) y la conectancia como el porcentaje de asociaciones no neutrales presentes en la red respecto al máximo número de conexiones posibles ($C = 2K/S(S-1)$). También se calculó el número de conexiones por especie ($Rn = 2K/S$) como medida de la aleatorización del patrón espacial de la comunidad. El patrón de asociación de la comunidad se calculó comparando el número de co-ocurrencias totales del sistema ($A = \sum_{i=1}^S a_i$), con el número de co-ocurrencias totales esperadas ($E = \sum_{i=1}^S e_i$). La interacción dominante en la comunidad se calculó como la diferencia relativa de las asociaciones de la comunidad y las asociaciones esperadas ($R = (A-E)/E$). Si $R > 0$ tendremos que la comunidad está dominada por las interacciones positivas, mientras que si $R < 0$ está dominada por las interacciones negativas. Si $R \approx 0$ las interacciones positivas y negativas están equilibradas en la comunidad. Conforme mayor sea el valor de $|R|$ la dominancia de la interacción será mayor.

³Sólo se calculó la importancia de las asociaciones positivas para R_{SS} y R_S debido a las limitaciones que la distribución de Poisson tiene para detectar asociaciones negativas teniendo en cuenta los valores de abundancia de las especies presentes en las comunidades muestreadas (Apéndice II).

La estructura de la comunidad vegetal en función de su red de asociación se caracterizó mediante el análisis de los módulos de la red. Un módulo es un conjunto de nodos de la red que presentan mayor densidad de interacciones entre ellos que con el resto de nodos de la red [128]. Estos módulos juegan un papel fundamental dentro de la funcionalidad de la red, y habitualmente están formadas por nodos que comparten características similares. Por ejemplo, en redes tróficas los módulos están formados por especies cercanas filogenéticamente, con tamaños similares y que comparten el mismo hábitat [242], y en redes de plantas-polinizadores los módulos están formados por especies con la misma fenología [52].

Cada una de las redes de asociación espacial se dividió en M módulos atendiendo a un criterio de **equilibrio estructural**. En redes con conexiones positivas y negativas, se considera que la red está equilibrada cuando todas las conexiones entre los nodos dentro de un mismo módulo son positivas, mientras que todas las conexiones entre nodos pertenecientes a módulos distintos son negativas [280]. Según este criterio, en nuestro caso asumimos que cada módulo M_i representa un tipo particular de mancha de vegetación formada por especies concretas, las cuales sólo se asocian entre sí y no con el resto de especies de la comunidad (Figura 9). En caso de que aparezcan grupos de especies aisladas (*i.e.*, grupos de nodos que no se conecten entre ellos), los consideramos como módulos diferentes (*i.e.*, manchas de vegetación diferentes). Las especies que no presentan asociaciones significativas no se incluyeron en ningún módulo y su proporción se definió como Iso ($Iso = 1 - S'/S$).

Bajo este criterio no todas las redes pueden estar perfectamente equilibradas (todas las conexiones cumplen el criterio de equilibrio) por lo que se utiliza un índice de frustración para evaluar este desequilibrio ($F = ((k_{M_i} \neq +1) + (k_{M_i, M_j} \neq -1))/K$, donde k_{M_i} es el conjunto de conexiones dentro de M_i , y k_{M_i, M_j} es el conjunto de conexiones entre M_i y M_j). La organización en módulos de la red más equilibrada es la que minimiza F^4 . En nuestro caso F indica la especificidad de las manchas de vegetación en la comunidad (*i.e.* las mismas especies aparecen siempre asociadas en un mismo tipo de mancha), con más especificidad a valores de F menores.

En las redes divididas en módulos atendiendo al criterio de equilibrio estructural se evaluó el papel de los nodos en la red mediante el grado intramódulo y el coeficiente de participación [128]. El grado intramódulo (D_i) determina cómo se conecta un nodo i al resto de nodos dentro su mismo módulo. Se calcula según:

$$D_i = \frac{k_{iM_i} - \bar{k}_{M_i}}{\sigma_{k_{M_i}}},$$

⁴En nuestro caso todas las redes de asociación espacial presentan valores de frustración $< 0,1$ por lo que parece que en general las manchas de vegetación están equilibradas.

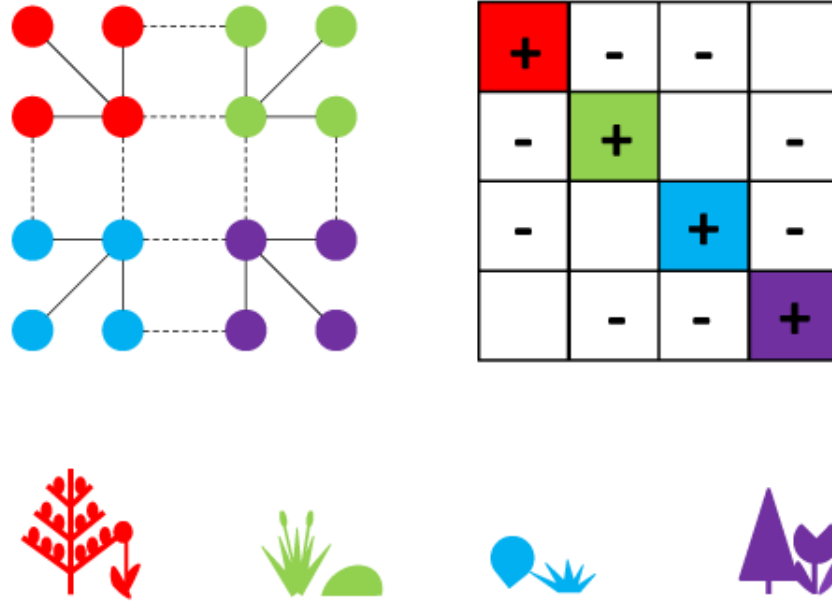


Figura 9: Módulos según el criterio de equilibrio estructural en las redes de asociación espacial planta-planta. En una red equilibrada (arriba izquierda) los nodos dentro de un mismo módulo (rojo, verde, azul o morado) se conectan positivamente entre ellos (—) y negativamente con los nodos de otros módulos (- - -). Esta red se representa mediante una matriz (arriba derecha) donde las conexiones positivas se concentran en la diagonal y las conexiones negativas se concentran lejos de ella. En las redes planta-planta cada módulo representa un tipo determinado de mancha de vegetación (abajo), formado por especies que se asocian entre sí pero no con las especies presentes en otras manchas.

donde k_{iM_i} es el número de conexiones de i dentro del módulo M_i , \bar{k}_{M_i} es la media de conexiones por nodo en M_i , y $\sigma_{k_{M_i}}$ es la desviación estándar de k_{M_i} para los nodos pertenecientes a M_i . Valores de D_i positivos indican que i está muy conectado con el resto de nodos en su módulo, mientras que valores de D_i negativos indican que i está poco conectado al resto de nodos de su módulo. En nuestro caso, D_i indica la capacidad de agregación que tienen las especies dentro de las manchas de vegetación donde aparecen.

El coeficiente de participación (P_i) determina cómo se conecta un nodo i al resto de módulos de la red. La P_i se calcula tal que:

$$P_i = 1 - \sum_{x=1}^M \left(\frac{k_{iM_x}}{k_i} \right)^2,$$

donde k_{iM_x} es el número de conexiones de i dentro del módulo M_x y k_i es el número total de conexiones de i . Valores de P_i similares a 1 indican que i se conecta homogéneamente a todos los módulos de la red, mientras que valores

de P_i similares a 0 indican que la mayoría de conexiones de i se concentran en un módulo concreto. En nuestro caso, P_i representa la importancia que tienen las especies a la hora de formar las diferentes manchas de vegetación de la comunidad⁵.

El rol que los nodos desempeñan dentro de la red puede ser descrito mediante sus valores D_i y P_i [128]. Este rol se relaciona con su función conectando nodos dentro de los módulos y conectando módulos entre sí. Se definen 7 roles universales (Figura 10):

1. **No hubs**, nodos con $D_i < 2,5$. Pueden clasificarse como:
 - a) **Ultraperiféricos** (R1), nodos con todas sus conexiones dentro de un mismo módulo ($P_i \approx 0$).
 - b) **Periféricos** (R2), nodos con al menos el 60 % de sus conexiones dentro de un mismo módulo ($P_i < 0,625$).
 - c) **Conectores** (R3), nodos con al menos la mitad de sus conexiones dentro de un mismo módulo ($0,625 < P_i < 0,8$).
 - d) **Huérfano** (R4), nodos con menos del 35 % de sus conexiones dentro de un mismo módulo. Propiamente no se pueden considerar como parte de un módulo concreto.
2. **Hubs**, nodos con $D_i > 2,5$. Pueden clasificarse como:
 - a) **Provinciales** (R5), nodos con al menos 5/6 de sus conexiones dentro de un mismo módulo ($P_i < 0,3$).
 - b) **Conectores** (R6), nodos con al menos la mitad de sus conexiones dentro de un mismo módulo ($0,3 < P_i < 0,75$).
 - c) **Huérfanos** (R7), nodos con menos de la mitad de sus conexiones dentro de un mismo módulo. Propiamente no se pueden considerar como parte de un módulo concreto.

Las especies importantes estructurando la comunidad presentarán valores elevados de D_i y P_i dentro de la red. Por ello, se definió la importancia de las especies agregando otras especies en las manchas de vegetación ($p(D)$) y la importancia de las especies diferenciando las manchas de vegetación ($p(P)$) a partir de la distribución acumulada de los valores de D_i y P_i . La importancia de una especie se calculó como la probabilidad de encontrar otra especie en la comunidad con valores de D_i y P_i inferiores al suyo. Consideramos que una

⁵Para calcular D_i y P_i se emplearon todas las conexiones que realiza i , incluyendo las conexiones negativas dentro de un mismo módulo y positivas entre módulos distintos, ya que al ser pocas estas conexiones ($F < 0,1$ para todas las redes) no modifican la interpretación biológica de los índices.

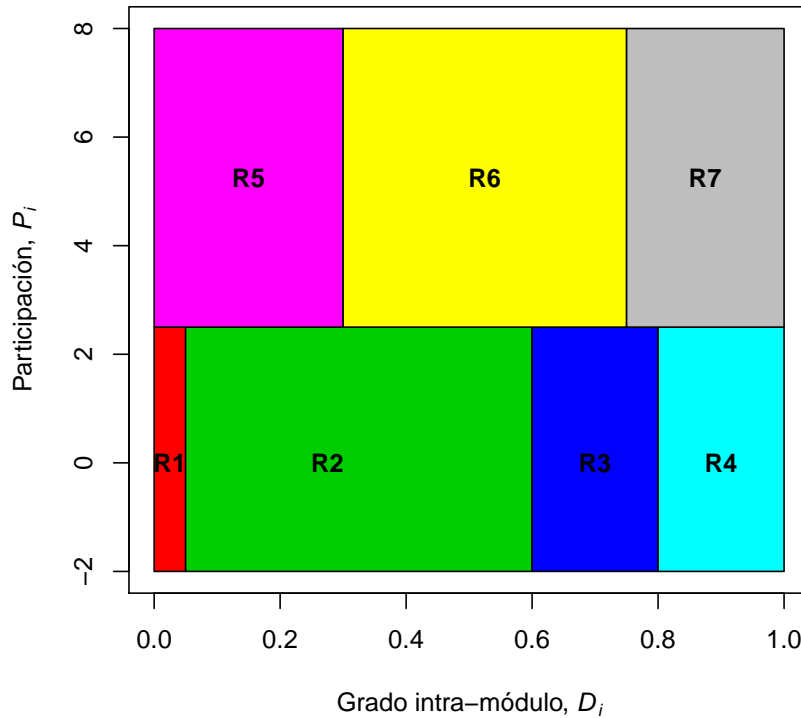


Figura 10: Roles universales de los nodos para una red organizada en módulos. Los nodos que conecten muchos nodos dentro de su módulo serán hubs ($D_i > 2, 5$) mientras que los que conecten pocos serán no hubs ($D_i < 2, 5$). Los nodos que conecten módulos entre sí serán conectores (R3 y R6), los que no conecten módulos serán periféricos o provinciales (R1, R2 y R4), y los que no formen parte de un módulo concreto serán huérfanos (R4 y R7) (figura adaptada de [128]).

especie es importante si su valor p es mayor de 0.8 (*i.e.* la especie presenta valores de D_i y/o P_i mayores que el 80 % de las especies de la red).

Sin embargo, siempre es posible conseguir redes perfectamente equilibradas si se emplea un criterio de **equilibrio estructural relajado**. Atendiendo a este criterio, se agrupan dentro de un mismo módulo M_i a nodos que interactúan entre sí con el mismo tipo de conexión (positiva o negativa), y que además interactúen del mismo modo (positiva o negativamente) con los nodos pertenecientes a M_j [95]. Usando este criterio todas las redes pueden estar perfectamente equilibradas siempre que se dividan en un número suficiente de módulos. Según este criterio, en nuestro caso asumimos que cada módulo M_i representa una estrategia de asociación dentro de la comunidad, y está formado

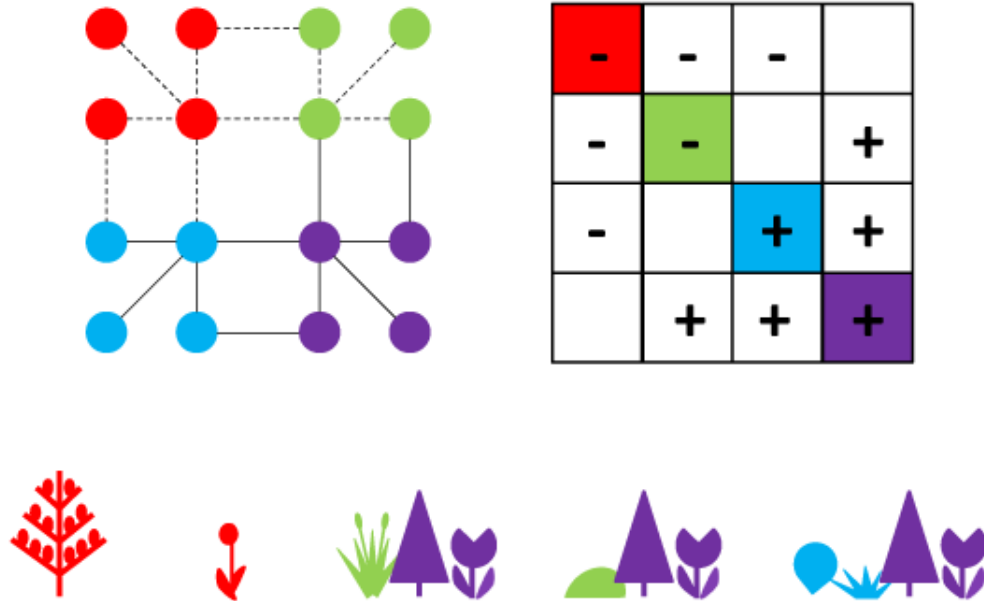


Figura 11: Módulos según el criterio de equilibrio estructural relajado en las redes de asociación espacial planta-planta. En una red equilibrada (arriba izquierda) los nodos dentro de un mismo módulo (rojo, verde, azul o morado) se conectan del mismo modo entre ellos (positiva, —; o negativamente, - -) y del mismo modo con los nodos de cada uno de los otros módulos. Esta red se representa mediante una matriz (arriba derecha) donde los módulos pueden organizarse para que las conexiones negativas se concentren en la esquina superior izquierda y las conexiones positivas se concentren en la esquina inferior derecha. En las redes planta-planta cada módulo representa una estrategia de asociación determinada, como por ejemplo especies que no se asocian con ninguna otra (rojo), especies que siempre aparecen asociadas (morado) y especies que se asocian a determinadas especies pero no a otras (verde y azul).

por especies que se asocian de la misma forma con el resto de especies en la comunidad (Figura 11).

Cada una de las redes de asociación espacial se dividió en M módulos para formar una red perfectamente equilibrada bajo el criterio de equilibrio relajado (*i.e.* todas las conexiones dentro de M^i y todas las conexiones entre M^i y M^j tienen el mismo signo). Una vez obtenida la red equilibrada, se añadieron cuando fuera necesario 2 módulos específicos: M^+ , que incluye todas las especies que sólo presentaban asociaciones positivas ($k_{ij} = 1, \forall k_{ij} \in (k_{ix}, k_{xi})$); y M^- , que incluía todas las especies que sólo presentaban asociaciones negativas ($k_{ij} = -1, \forall k_{ij} \in (k_{ix}, k_{xi})$). Estos módulos tienen un significado ecológico específico ya que incluyen a las especies que sólo se asocian al resto (M^+ , especies facilitadas) y a las especies que sólo se segregan del resto (M^- , especies com-

petitivas). Las especies que no presentaban ninguna conexión fueron incluidas en otro módulo específico denominado M^0 . Normalmente, las plantas que se distribuyen aleatoriamente son especies ruderales que presentan ciclos vitales cortos y colonizan cualquier tipo de ambiente. Las especies con asociaciones positivas y negativas se agrupan dentro de los módulos M^x (M^I, M^{II}, \dots) y su significado ecológico es más complejo. Nosotros consideramos que en estos módulos se incluyen las especies "nodriza", ya que suelen ser especies adaptadas al estrés ambiental que compiten con el resto de especies dominantes mientras que facilitan a las especies menos adaptadas. Sin embargo, en estos módulos también se incluyen especies facilitadas que no permiten el establecimiento de otras especies en el interior de las manchas que ellas ocupan, por lo que los resultados deben tomarse con precaución.

En las redes divididas en módulos atendiendo al equilibrio estructural relajado se analizó la organización de las interacciones dentro de la red comparando el número de conexiones reales en cada módulo con el número de conexiones esperadas. Para ello, se calculó el error cuadrático medio normalizado ($NRMSE$) entre las asociaciones reales de cada módulo (K^{M^i}) y el número de asociaciones esperadas basadas en el tamaño del módulo ($K_e^{M^i} = S^{M^i} / (S - S^{M^0})$), no se consideró el módulo M^0 ya que todas sus especies tienen $k_i = 0$ ⁶. De este modo, $NRMSE = \sqrt{((K^{M^i} - K_e^{M^i}) / K^{M^i})^2} = (K^{M^i} - K_e^{M^i}) / K^{M^i}$. Si las conexiones se distribuyen según lo esperado en un módulo, éste tendrá valores de $NRMSE$ similares a 0, mientras que si el módulo presenta más o menos conexiones tendremos valores de $NRMSE$ positivos o negativos respectivamente. En nuestro caso, si un módulo presenta más conexiones de las esperadas significa que dicho módulo juega un papel más importante estructurando la comunidad vegetal.

Hipótesis y predicciones.

Para las hipótesis de trabajo específicas se presentan las siguientes predicciones:

1. **H1.** La organización espacial de la vegetación en zonas áridas es un indicador de los mecanismos subyacentes por los que interaccionan las especies vegetales.
 - a) **Capítulo III.** En los ecosistemas con menor capacidad de infiltración en el suelo desnudo la comunidad vegetal presentará valores de agregación espacial (α) mayores debido a las interacciones de facilitación que promueven una mayor infiltración de agua bajo

⁶El tamaño del módulo M^0 es $K^{M^0} = S - S'$

las plantas. Además, los sitios con valores de agregación mayores presentarán mayores valores de riqueza de especies ya que las interacciones de facilitación permiten el establecimiento de un mayor número de especies.

2. **H2.** La estructura de las redes de asociación planta-planta en zonas áridas es similar a la de otras redes ecológicas.

- a) **Capítulo IV.** Las redes de co-ocurrencia espacial serán disasortativas y su distribución de conexiones será principalmente potencial o potencial truncada como las redes mutualistas. Esto se debe a que la co-ocurrencia espacial en las comunidades vegetales áridas se establece principalmente entre las especies “nodriza” y numerosas especies facilitadas que se establecen debajo de su dosel.

3. **H3.** La estrategia de vida determina el papel de las especies vegetales dentro de la red.

- a) **Capítulo IV.** Las especies competitivas tendrán menos conexiones (k_i) conforme aumentan su abundancia (n_i) ya que van desplazando al resto de especies de la comunidad vegetal. Las especies “nodriza” tendrán más co-ocurrencias conforme aumente su abundancia ya que permiten el establecimiento de más especies bajo su dosel. Las especies facilitadas tendrán más co-ocurrencias conforme aumente su abundancia ya que al establecerse en el interior de las manchas de vegetación, si aumentan su abundancia aparecerán en más manchas y co-ocurrirán con más especies.

- b) **Capítulo V.** En la zona de matorral abierto *S. tenacissima* entra en la comunidad como una especie competitiva y conforme aumenta su abundancia (n_{st}) tendrá menos conexiones (k_{st}) ya que desplazará al resto de especies de la comunidad vegetal. En la zona de estepa *S. tenacissima* coexiste con numerosas especies adaptadas a su presencia y actúa como “nodriza”, por lo que conforme aumente su abundancia tendrá más co-ocurrencias ya que permitirá el establecimiento de más especies. Esta relación será más fuerte en los sitios con pendiente elevada ya que *S. tenacissima* es menos competitiva en este ambiente.

- c) **Capítulo VI.** Las asociaciones positivas entre los arbustos y entre las herbáceas serán poco importantes ($R_{SS} \approx 0$) ya que compiten por los mismos recursos. Sin embargo, las asociaciones positivas entre arbustos y herbáceas serán importantes ($R_{ss} > 0$) ya que los arbustos facilitarán a las herbáceas. En general los arbustos serán poco asociativos ($R_s \approx 0$) ya que no necesitan ser facilitados para

- sobrevivir, mientras que las herbáceas serán asociativas ($R_s > 0$) ya que necesitarán de esta asociación para sobrevivir.
- d) **Capítulo VII.** En zonas con mayor aridez sin pastar las especies gipsófilas tendrán mayor importancia estructurando la comunidad (D_i y P_i) ya que al poder establecerse en estos ambientes modifican las condiciones ambientales de su entorno y permiten el establecimiento de otras especies que de otro modo no podrían sobrevivir.
4. **H4,** Las interacciones entre especies vegetales determinan su organización espacial en manchas.
- a) **Capítulo IV.** Las especies competitivas presentarán valores de agregación (α_{res}) mayores conforme menos conexiones establezcan (k_i) ya que formarán manchas monoespecíficas y desplazarán al resto de especies de la comunidad. Las especies facilitadoras no presentarán relación entre su valor de α_{res} y sus conexiones (k_i) ya que forman manchas independientemente de las especies con las que co-ocuran. Las especies facilitadas presentarán valores de α_{res} mayores conforme más conexiones establezcan (k_i) ya que necesitan establecerse en el interior de las manchas para sobrevivir.
5. **H5,** El estrés al que se ven sometidas las comunidades vegetales determina la estructura de sus redes de asociación.
- a) **Capítulo V.** En los sitios donde hay mayor estrés (zonas con *S. tenacissima* abundante en el matorral y zonas con *S. tenacissima* escasa en la estepa) la distribución de conexiones será potencial ya que las co-ocurrencias se concentrarán en un grupo reducido de especies responsables de la formación de las manchas de vegetación.
- b) **Capítulo VII.** En zonas con mayor aridez sin pastoreo y en las zonas con menor aridez pastadas la organización modular de la red será más equilibrada (menor F) ya que la comunidad presentará una organización en manchas de vegetación más específica puesto que la mayoría de especies necesitarán de interacciones con otras especies para sobrevivir.
- c) **Capítulo VIII.** En los sitios donde hay mayor intensidad de pastoreo la red presentará menos módulos (M) ya que se seleccionarán las estrategias de asociación especializadas en resistir el pastoreo. Las conexiones se concentrarán en los módulos formados por las especies “nodriza” ($NRMSE \gg 0$ en M^x) ya que facilitan a numerosas especies que sólo pueden sobrevivir estableciéndose bajo su dosel.

H6, El estrés al que se ven sometidas determina el balance de las interacciones positivas y negativas en las comunidades vegetales.

- a) **Capítulo VI**. En las zonas con intensidad de pastoreo intermedio las interacciones positivas tendrán su máxima importancia (R_{ss} , R_s y R) ya que las especies necesitarán asociarse para sobrevivir y la comunidad aún no habrá sido dominada por las especies resistentes al pastoreo.

Programas empleados en los análisis.

Matlab (*MATLAB 7.8.0, The MathWorks Inc., Natick, MA, 2009*). Se empleó para calcular las características generales de cada zona de estudio (*Capítulo II*), la distribución espacial con la K de Ripley (*Capítulo III*), construir la matriz adyacente en las redes de co-ocurrencia (*Capítulo IV y V*), y calcular la conectividad, conectancia, distribución de conexiones y grado de vecino más próximo (*Capítulo IV*).

Fracsys (http://jescos.unizar.es/Curso_MESA_archivos/FRACSYS.htm). Se empleó para calcular la autoorganización espacial de las especies (*Capítulo III y IV*).

SPSS (*SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. SPSS Inc., Chicago, IL, 2008*). Se empleó para calcular las relaciones entre variables y la distribución de conexiones (*Capítulo V*).

R (*R: A Language and Environment for Statistical Computing, version 2.10.0, 2.15.2 and 3.0.0, R Development Core Team, Vienna, Austria, 2005*). Se empleó para analizar la relación entre las variables del suelo y espaciales (*Capítulo III*), construir la matriz adyacente en las redes de asociación espacial (*Capítulo VI, VII y VIII*), calcular las asociaciones de las especies y de la comunidad (*Capítulo VI*), analizar la correlación entre la intensidad de pastoreo y las variables de la red (*Capítulo VIII*) y comparar las conexiones reales y esperadas de los módulos (*Capítulo VIII*).

Pajek (*Pajek - Program for Large Network Analysis, V. Batagelj, A. Mrvar*. Home page <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>). Se empleó para definir los módulos de las redes perfectamente equilibradas mediante el criterio de equilibrio y el criterio de equilibrio relajado (*Capítulo VII y VIII*).

Netdraw (*NetDraw Software for Network Visualization, Borgatti, S.P., Ana-*

lytic Technologies: Lexington, KY, 2002). Se empleó para dibujar las redes de co-ocurrencia (*Capítulo V y VII*).

Relationships Between Plant
Spatial Patterns, Water
Infiltration Capacity, and Plant
Community Composition in
Semi-arid Mediterranean
Ecosystems Along Stress
Gradients

Relationships Between Plant Spatial Patterns, Water Infiltration Capacity, and Plant Community Composition in Semi-arid Mediterranean Ecosystems Along Stress Gradients

Pueyo,^{1*} D. Moret-Fernández,² H. Saiz,¹ C. G. Bueno,³ and C. L. Alados¹

¹Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Av. Montañana 1005, P.O. Box 13.034, 50059 Zaragoza, Spain; ²Departamento de Suelo Y Agua, Estación Experimental de Aula Dei (CSIC), P.O. Box 202, 50059 Zaragoza, Spain; ³Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Nuestra Señora de la Victoria s/n, 22700 Jaca, Spain

ABSTRACT

Water redistribution from bare soil to vegetation patches is a key feature of semi-arid ecosystems, and responsible for their patchy vegetation patterns. The magnitude of water redistribution depends on the hydro-physical properties of the bare soil (which determine the amount of water run-off) and the capacity of vegetation patches to trap water run-on. We examined the relationships between plant spatial patterns, water infiltration into bare soil, and plant community composition in semi-arid sites with different hydro-physical properties (silty and gypseous soils) in NE Spain. We also studied the effect of two stressors, aridity and grazing, on water infiltration and plant spatial patterns. Our results indicate a positive correlation of bare soil sorptivity (the capacity to absorb water by capillarity) and vegetation aggregation. There was a strong positive relation between perennial grass cover and the spatial aggregation of vegetation, but aggregation

was not associated with positive associations of different plant types. The aggregation of vegetation was positively correlated with species richness and the overall extent of vegetation cover. Grazing reduced water infiltration into silty soils, which are prone to compaction. In contrast, soil crust affected the hydrology of gypseous soils, especially in the most arid sites, where grazing increased infiltration, reducing surface sealing due to breaking of the soil crust. Together, our results suggest that biotic and abiotic factors affect the hydro-physical properties of soils in the semi-arid ecosystems of NE Spain, which is linked to the plant communities through the spatial distribution of plants.

Key words: aridity; ecohydrology; infiltration; livestock grazing; soil compaction; soil crust; Vegetation spatial aggregation; water run-off; water run-on.

Received 21 October 2011; accepted 22 October 2012

Author Contributions: YP and CLA conceived the study; all authors performed research; YP, DM, HS and CGB prepared and analyzed data; YP wrote the paper with assistance from all authors.

*Corresponding author; e-mail: ypueyo@ipe.csic.es

Published online: 14 December 2012

INTRODUCTION

Water redistribution is fundamental to the function of ecosystems in arid and semi-arid regions (Shachak and others 1998), often called “source-sink”

cerda 1997; Imeson and Prinsen 2004) or “trigger-transfer-reserve-pulse” systems (Ludwig and others 2005). Spatially discontinuous vegetation cover plays a major role in the redistribution of water in these ecosystems (Cerda 1997; Ludwig and others 2005; Bautista and others 2007). In particular, water infiltration is typically low in inter-patch areas because of surface sealing of the soil crust and compaction; as a result, these areas have extensive water run-off and are considered “sources” of water run-off (Noy-Meir 2003). In contrast, vegetation patches have loose soil particles near the soil surface and macropores created by roots that enhance water infiltration (Lafre and Rambal 1993; Maestre and others 2002; Bedford and Small 2008; Segoli and others 2008); hence these areas are considered “sinks” for water run-on (Bhark and Small 2003; Ludwig and others 2005; Arnau-Rosalen and others 2008). In these areas, water accumulates where there is existing vegetation, which promotes additional plant growth, a positive feedback loop (Rietkerk and others 2004). This positive feedback loop has significant consequences for arid and semi-arid ecosystems, because it increases the capacity for water biomass and biodiversity (Shachak and others 1998; Aguiar and Sala 1999), allows better recovery from perturbations, and increases the success of ecosystem restoration (Suding and others 2004; Pueyo and others 2009).

Thus, two coupled processes contribute to the accumulation of water in vegetation patches in these environments: water run-off from bare areas (source) and water run-on to vegetated sites (sink) due to the presence of vegetation. The surface properties of bare soil are responsible for water run-off (Rietkerk and others 1997). In particular, the presence of surface crust (Tongway and others 2001; Mills and others 2009) obstructs soil pores and reduces infiltration (Eldridge and others 2010). Soil compaction can also slow infiltration, limit water penetration to shallow layers, and enhance water run-off and evaporative processes (Hammerlynck and others 2002). In vegetation patches, the amount of water run-on depends on the capacity of the vegetation to increase water infiltration (Abrahams and others 1995; Pockman and Small 2010). This infiltration is affected by root characteristics (Callaway 2007; Wainwright 2009), the extent of physical-chemical soil modification by roots, the biological activity of the root systems (Asbjornsen and others 2001), and the interception of water run-on from the aerial parts of the plants (Bautista and others 2007; Mayor and others 2009).

External biotic and abiotic factors can also affect the redistribution of water to vegetation patches. For example, livestock trampling increases soil compaction, thereby reducing water infiltration (Schlesinger and others 1990; Castellano and Valone 2007; Dunne and others 2011) and potentially increasing water flow to vegetation patches (Stavi and others 2009). However, modest trampling (associated with light stocking rates) can increase water infiltration because it leads to removal of the topsoil crust (du Toit and others 2009). Second, the difference between the soil moisture beneath vegetation patches and bare soil is larger as aridity increases (D’Odorico and others 2007; Thompson and others 2010). As aridity increases, soil crusts become stronger, water infiltration rates are reduced (Lavee and others 1998), and this increases the amount of run-off directed towards vegetation patches.

In arid and semi-arid ecosystems, plant patchiness is an indication of “source-sink” water redistribution (Imeson and Prinsen 2004; Rietkerk and others 2004). Theory suggests that, when the amount of water redistribution from bare soil to vegetation patches increases, that vegetation biomass will be concentrated in patches and plant spatial pattern will be more marked (Rietkerk and others 1997; Pueyo and others 2008). The relationship between plant spatial pattern and hydrological processes in patchy environments is well known (Tongway and others 2001), but there is insufficient empirical support for this relationship in many ecosystems to verify underlying assumptions (Bautista and others 2007). In addition, it is uncertain whether plant spatial pattern is associated with ecosystem capacity for high productivity and diversity (Maestre and Escudero 2009; Kéfi and others 2010).

This study had several major objectives (Figure 1A). The first objective was to examine the relationship between plant spatial pattern and water infiltration in bare soil (1a in Figure 1A, an indicator of water run-off) and plant community composition (1b in Figure 1A, to identify the capacity of the predominant vegetation to concentrate water run-on and create an aggregated vegetation pattern). We also investigated the associations of plant spatial patterns with other indicators of ecosystem health, such as plant species richness and plant cover (1c in Figure 1A). Our second objective (2 in Figure 1A) was to assess the effect of aridity and livestock grazing on water infiltration and plant spatial patterns in sites with contrasting hydro-physical soil properties (silty and gypseous soils).

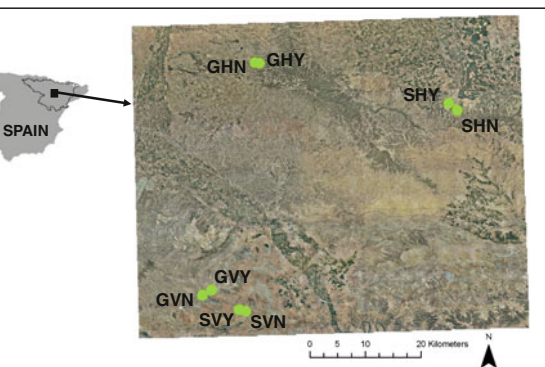
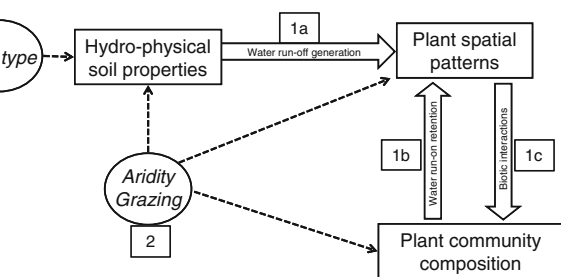


Figure 1. A Schematic diagram of the hypothesized relationships between the soil properties and plant communities, and the influence of external factors. *Numbers* refer to the objectives described in the Introduction. This study considered the intrinsic hydro-physical properties of the bare soil, but not the modifications of soils that occur under the vegetation patches. **B** Study area and location of field sites.

We predicted that vegetation would be more aggregated in ecosystems where bare soil has a higher capacity for water infiltration, because more water will move to vegetation patches through run-off, and plants will fail to establish in bare soils. To assess the relationship between plant community composition and plant spatial pattern, we identified the predominant plant types associated with an aggregated spatial pattern of vegetation and their spatial associations with other plant types. With respect to the second objective, we hypothesized that water infiltration of bare soil would be greater and vegetation will be less aggregated under mildly arid conditions than under severely arid conditions, because of differences in soil crust and soil compaction. We also hypothesized that grazing would have a different effect on water redistribution in soils that are prone to compaction (for example, silty soils) and in soils that are influenced by the presence of crust (for example, gypseous soils). In the former, we expect that grazing would increase soil compaction, leading to decreased water infiltration of bare soil, decreased water redistribution to vegetation patches, and to more aggregation of vegetation. In the latter, we expected that the trampling associated with grazing would remove surface crust (Heady and Child 1994), leading to increased water infiltration of the bare soil, and to less aggregation of vegetation. In addition, the presence of highly specialized flora (gypsophytes) in gypsesous soils

might partially uncouple the relationship of plant spatial pattern with ecohydrology by other ecological mechanisms determining plant spatial patterns. Gypsophytes have certain traits (for example, mucilaginous seed coats) that allow them to attach to and germinate in the intact soil crust (Escudero and others 1999). However, many gypsosvags (regionally common species that can occur in gypseous soils but are not specialized for this soil type) lack these traits, so these plants may find more suitable conditions for their establishment beneath the canopy of other plants rather than in the bare soil, leading to a more aggregated pattern than gypsophytes.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

This study was conducted in the Middle Ebro Valley (NE Spain, 41°31'N 0°37'W; Figure 1B), a region with semi-arid Mediterranean climate, average annual temperature of 15°C (at 250 m a.s.l., Zaragoza station, $n = 50$ years), and average annual precipitation of 353 mm year⁻¹. The Middle Ebro Valley is an ideal location for investigation of the relationship between water infiltration processes and plant spatial patterns in semi-arid environments, because this region has a variety of ecosystems with different soil types, different plant communities, and significant climatic gradients.

and gypseous soils, which have markedly different hydro-physical properties, are predominant in this region. The bare areas of silty soils have very low water infiltration because of high soil compaction (Pueyo and others 2009; Moret and others 2011), so rainfall generates a large amount of water runoff. On the other hand, gypseous soils are highly permeable (Desir 2002), but tend to develop physical and biological soil crusts, hampering water infiltration, and seed establishment (Escudero and others 2009; Pueyo and others 2007).

The landscape has low hills and flat-bottomed valleys and the elevation ranges from 127 to approximately 800 m a.s.l in the study area. Most of the vegetation on the hills is shrubland (with species such as *Rosmarinus officinalis* L.) and gypsum steppes (for example, *Helianthemum squamatum* Pers) occur in gypsum outcrops. *Lygeum spartum* steppes and scarce scrub of *Salsola vermiculata* L. *Artemisia herba-alba* Asso are predominant in uncultivated bottom valleys (Braun-Blanquet and Bolòs 1957). Land use in the area is based on a traditional agro-pastoral system that involves dry crop-lands and extensive sheep (*Rasa arvensis*) production (Pueyo 2005).

Field Surveys

Field surveys were conducted in gypseous and silty soils in locations with different levels of aridity and temperature. In particular, we selected two locations on gypseous and silty soils in the most arid region and two locations on less arid region of the study area. Each location included nearby ungrazed and grazed areas (Figure 1B; Table 1). Topography and types of human activities (for example, livestock grazing) were similar among the field sites. Farmers did not graze the ungrazed areas because they were inaccessible or located within a natural reserve. Grazed areas had livestock densities less than 0.7 head $\text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ (Pueyo 2005). In May and June of 2010, the hydro-physical properties of the soils, their spatial patterns, and plant community composition were assessed at each study site.

Hydro-physical Soil Properties

Saturated hydraulic conductivity (K) and volumetric water content (S) of soils were measured at eight sampling points per site ($n = 64$) before and after removal of the surface crust (top 1 cm of soil), by means of a tension disc infiltrometer (base radius, 50 mm) (Perroux and White 1988). Measurements were taken in open unvegetated areas. We applied a thin layer of commercial sand (grain size, 100–160 μm) to ensure good hydraulic contact of

Table 1. Abbreviation, Location, Climatic Conditions (Annual Rainfall, P, Mean Annual Temperature, T, and Aridity Index $T/P * 100$), Stocking Rate of Grazed Areas, Gypsum and CaCO_3 Content, pH and Electrical Conductivity (EC) for the Field Sites

Abbreviation	Location	Soil type	Aridity	Grazing	Annual rainfall (mm)	Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Aridity index ($^{\circ}\text{C mm}^{-1}$)	Stocking rate ($\text{head ha}^{-1} \text{y}^{-1}$)	Gypsum content (%)	CaCO_3 content (%)	pH	EC (mS cm^{-1})
SVN	Planerón	Silty	Very high	No	319	15.4	4.83	–	7.02	10.63	8.21	2.00
SVY	Planerón	Silty	Very high	Yes	319	15.4	4.83	0.32	41.04	6.28	8.09	2.17
SHN	Jubierre	Silty	High	No	376	14.7	3.91	–	0.24	25.07	8.71	0.09
SHY	Jubierre	Silty	High	Yes	378	14.7	3.89	0.23	0.23	25.72	8.54	0.65
GVN	Lomaza	Gypsum	Very high	No	339	14.8	4.37	–	62.39	7.68	8.02	2.22
GVY	Lomaza	Gypsum	Very high	Yes	347	14.8	4.27	0.35	43.17	11.23	7.97	2.22
GHN	Lecifiena	Gypsum	High	No	462	13.6	2.94	–	49.32	14.78	7.86	1.93
GHY	Lecifiena	Gypsum	High	Yes	470	13.5	2.87	0.66	45.83	21.29	7.91	2.03

Note: Site SVY was not classified as gypseous because gypsum was only present as inert rocks (from an upland gypseous hill) in a silty matrix (Moret and others 2011).

disc and soil. The maximum infiltration time was 15 min. Flow readings, which are based on the increase in the level of the water reservoir, were recorded automatically every 5 s by use of a ± 0.5 pressure transducer that was installed at the bottom of the reservoir (Casey and Derby 2002) and connected to a datalogger (CR1000, Campbell 2002). We calculated K and S using transient cumulative infiltration based on the method of Vanderzande and others (2000), which only uses the cumulative water infiltration curve and the initial soil water content. The initial soil water content was estimated using soil core samples (diameter = 50 mm, length = 50 mm). All soil samples were dried at 50°C for 48 h and weighed to calculate the initial volumetric water content. The initial soil water content was based on samples taken from the upper few centimeters of soil just after the infiltration meter was removed from the soil surface. The three-dimensional steady state infiltration rate, q_{3D} (mm s^{-1}), was estimated based on K and S as described by Haverkamp and others (1994), $q_{3D} = K + \frac{\gamma S^2}{R(\theta_t - \theta_0)}$, where γ is a constant (0.75) (Gulgo-Jaramillo and others 2000), and θ_0 and θ_t indicate the initial and final soil volumetric water content, respectively.

Plant Spatial Patterns and Community Composition

We measured plant spatial patterns at two levels to identify the main factors involved in the formation of the spatial patterns: the overall spatial patterns of vegetation cover (with no consideration of individual plants and species) and the spatial pattern of individual plants.

Overall vegetation cover is a good indicator of aboveground biomass (Flombaum and Sala 2007), and the spatial pattern of vegetation cover is equivalent to the plant spatial pattern predicted by mechanistic models that describe the spatial pattern of aboveground biomass without consideration of species (Rietkerk and others 2002; Pueyo and others 2008). In those mechanistic models, the presence of aboveground biomass in patches indicates a water concentration mechanism due to plant–water interaction feedback. Thus, we established six 250-m linear transects at each site ($n = 48$) to investigate the spatial pattern of vegetation cover. The presence of any plant species or bare soil was recorded every 10 m using the point intercept method (Goodall 1982). The presence of vegetation cover was assigned to transect points where plants were present. Detrended fluctuation analysis (DFA) was used to quantify the spatial pattern of vegetation

cover. This procedure provides a one-dimensional index of the spatial autocorrelation of vegetation (Alados and others 2003). For each 250-m linear transect x , every recorded point i was assigned a value of +1 if vegetation cover was present ($x(i) = +1$), and a value of -1 if there was no vegetation ($x(i) = -1$). This binary data sequence was transformed into a cumulative sequence, y , as $y(s) = \sum_{i=1}^s x(i)$, where s is the displacement of the sequence after s steps. The sequence has a total length of N . In DFA, this cumulative sequence is divided in N/b non-overlapping boxes, where b is the number of intercept points inside each box. A regression line was calculated for each box of size b (that is, $y_b(s)$ was regressed on s), and the average of the residual variance for each b was calculated as $F^2(b) = \sum (y_b(s) - \hat{y}_b(s))^2 / N$. This procedure was repeated for different b values (4, 8, 16, ..., and 256 points) along the first 1,024 points in each transect ($N = 1,024$). The scale of the relationship was calculated as $F(b) \sim b^\alpha$, where α values near 0.5 indicate a random distribution and values greater than 0.5 indicate long-range autocorrelation (that is, vegetation aggregated in patches). DFA α value is independent of the abundance of vegetation cover from 10 to 90%. Peng and others (1992), Alados and Weber (1999), and Alados and others (2003) provide more details about the DFA procedure. DFA was computed with DRASME 2009 software (freely available at <http://www.ipe.csic.es/equipment1>).

We analyzed the spatial pattern of individual plants using one 100-m transect per site ($n = 8$) to identify the effect of interactions among individual plants on the observed vegetation patterns. We recorded the location and species of every individual plant using the line intercept method (Bonham 1988) along the transects. The cover data were converted to a point pattern by assigning the location of each plant in the central point of the cover of each individual overlapping the line. Ripley's K function was used as the one-dimensional point pattern to characterize the spatial pattern of the one-dimensional mapped points of individual plants along the transect (Cowling 1998; Dale 1999), $\hat{K}(d) = (A/n^2) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n w_{ij}^{-1} k_{ij}$, where A is the length of the transect, n is the number of points recorded in the transect, k_{ij} is 1 if the distance between points i and j is $\leq d$, and 0, otherwise. $w_{ij} = 1/p_{ij}$ is a weight for edge effects, where $p_{ij} = \frac{e+d}{2d}$, and e is the distance from point i to the overlapping end of the transect.

The bivariate extension of Ripley's K function was used to measure the degree of association between two plant types, $\hat{K}_{12}(d) = (A/n_1 n_2) \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2}$

k_{ij} , where 1 and 2 are the two plant types. The expected $\hat{K}(d)$ under spatial randomness is $2d$ in the univariate and the bivariate spatial patterns. We calculated the difference between expected and the observed values using Ripley's $\hat{L}(d)$, using $\hat{L}(d) = \frac{\hat{K}(d)}{2} - d$. $\hat{L}(d) = 0$ when the points are randomly distributed, $\hat{L}(d) > 0$ when points are aggregated, and $\hat{L}(d) < 0$ when the points are uniformly distributed (Dale 1999).

Plant species composition was quantified using species richness (number of species per transect). Plant type composition was assessed by classifying plant species based on growth form (Cornelissen and others 2003), and assignment to one of three groups based on the potential role in soil water infiltration: (i) annual plants, (ii) dwarf shrubs and herbs, and (iii) perennial grasses. Annual plants would not have a significant role in water infiltration because they do not have well-developed root systems and only form sparse patches that cannot intercept water run-off (Bautista and others 2007). Dwarf shrubs and shrubs promote water infiltration into the soil (Tongway and others 2001; Bhark and others 2003), whereas perennial grasses would be more efficient in the trapping of water run-off than shrubs, because of the density of their aerial parts and their ability to create channels and macropores under the canopy (Abrahams and others 2005; Eldridge and others 2010; Pockman and others 2010).

Plant species richness and the frequency of plant species were calculated for each of the 250-m linear transects ($n = 48$). In addition, the percent of bare soil in each transect was used as an indicator of soil susceptibility to degradation (Kirkby and others 1990). At the gypsoseous sites, the percent of cryptophytes and gypsoseous in each transect were calculated because these plants are surrogates for modified and modified conditions on gypsoseous sites, respectively (Pueyo and others 2007).

Statistical Analysis

Spearman's rank correlation test was used to assess the significance of relationships between the hydro-physical properties of soil and the spatial pattern of vegetation cover. Linear mixed-effects models, with sampling locations as a random factor were used to assess the relationship between the spatial pattern of vegetation cover and the composition of the plant community.

Randomization tests were used to assess the significance of the univariate and bivariate $\hat{L}(d)$. Complete spatial randomness (CSR) was the null model for the univariate $\hat{L}(d)$. Independence of the

bivariate patterns was the null model for the bivariate $\hat{L}(d)$; this is equivalent to the CSR, but when the bivariate spatial pattern is randomized, the spatial pattern of each variable must be retained. We generated random spatial patterns by randomly shifting one entire spatial pattern relative to the other (Wiegand and Moloney 2004). Analyses of point patterns and comparisons with null models were performed with MATLAB R2010b.

We used linear mixed-effects models for the analysis of the effects of soil type, aridity, and grazing on the hydro-physical properties of soils and on the traits of plant communities, with soil type, aridity, and grazing as fixed factors and sampling location as a random factor. We examined the effect of random effects on the model as described by Zuur and others (2007). Data were arcsine-root transformed to achieve normality (when necessary). Analyses were performed using the nlme library of R (R_Development_Core_Team 2010).

RESULTS

Hydro-physical Soil Properties, Plant Community Composition, and Plant Spatial Pattern

First, we examined the relationship of plant spatial pattern (DFA) with the hydro-physical soil properties. The results indicate that the spatial aggregation of vegetation (DFA) was negatively correlated with soil sorptivity (S_{crust} ; Spearman's $\rho = -0.71$, $p = 0.047$, Figure 2A). In other words, the vegetation was less aggregated at sites where the sorptive forces of bare soil (namely, the water infiltration capacity in unsaturated soils) were high. Interestingly, when the soil crust was removed, there was no significant relationship between vegetation spatial aggregation (DFA) and soil sorptivity (S_{1-10} ; Spearman's $\rho = -0.09$, $P = 0.823$, Figure 2B). Although removal of the soil crust had little effect on DFA, it had a significant effect on soil sorptivity, indicating the importance of soil crust in the hydrology of these ecosystems.

Our results also indicate that the spatial aggregation of vegetation (DFA) was not correlated with the hydraulic conductivity of the intact soils (K_{crust} , Spearman's $\rho = -0.59$, $p = 0.120$) nor with the hydraulic conductivity of soil without surface crust (K_{1-10} , Spearman's $\rho = -0.07$, $p = 0.867$). In addition, the vegetation spatial aggregation (DFA) and infiltration flux in bare soil that had an intact soil crust were not significantly correlated ($q3D_{\text{crust}}$; Spearman's $\rho = -0.62$, $p = 0.102$). Removal of the

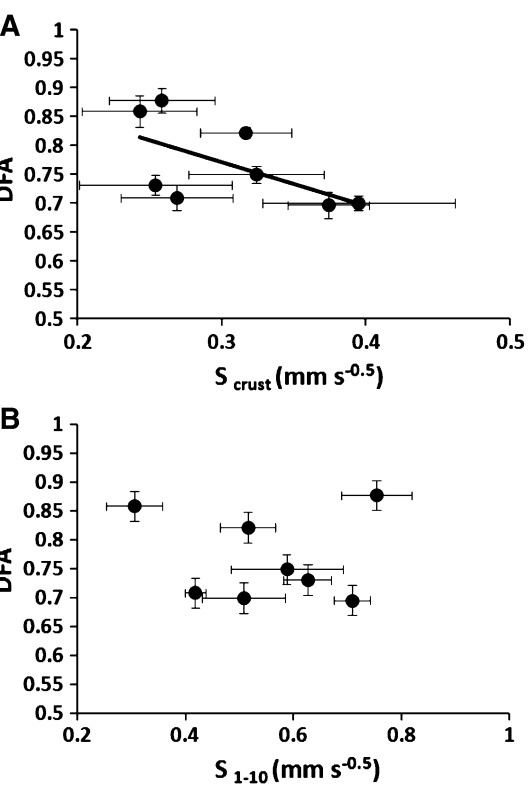


Figure 2. Relationship of plant spatial pattern (DFA) and infiltration of bare soil (q3D₁₋₁₀) with **A** sorptivity of intact soils (S_{crust}), and **B** sorptivity of bare soil after removal of the soil crust (S_{1-10}). Black points indicate the mean values per field site on the x-axis ($n = 8$) and the y-axis ($n = 6$), and bars indicate standard errors.

removal of the soil crust further reduced the correlation of vegetation spatial aggregation (DFA) and infiltration of bare soil (q3D₁₋₁₀; Spearman's $\rho = -0.07$, $p = 0.867$).

Next, we investigated the relationship of the abundance of different plant types with vegetation spatial aggregation (DFA). Our results indicate that the abundance of perennial grasses and the extent of vegetation spatial aggregation had a strong positive relationship ($F_{1,43} = 14.89$, $p < 0.001$; Figure 3A). The abundance of annuals ($F_{1,43} = 1.041$, $p = 0.3132$), dwarf shrubs and shrubs ($F_{1,43} = 0.3205$, $p = 0.5742$), were unrelated to the extent of vegetation spatial aggregation.

In gypseous soils, the extent of vegetation spatial aggregation was positively associated with the abundance of gypsophytes ($F_{1,21} = 7.84$; $p = 0.011$; Figure 3B) and strongly associated with the abundance of gypsovags ($F_{1,21} = 18.011$; $p < 0.001$; Figure 3C).

There was a significantly positive association of vegetation spatial aggregation and plant species richness ($F_{1,43} = 19.26$, $P < 0.001$, Figure 3D); that

is, an aggregated vegetation pattern was associated with more plant species in the plant community. Furthermore, plant spatial aggregation and the abundance of bare soil were strongly and negatively related ($F_{1,43} = 8.79$, $P = 0.005$; Figure 3E); that is, an aggregated vegetation pattern was associated with small proportions of bare soil in the ecosystems.

Calculation of univariate Ripley's $\hat{L}(d)$ indicated that individual plants were highly aggregated at all sites (Table 3). The univariate $\hat{L}(d)$ for perennial grasses indicated that most of the sites had an aggregated distribution, although individuals were less aggregated at the mildly arid silty sites (spatial pattern not significantly aggregated at small scales; Table 2). Calculation of the bivariate Ripley's $\hat{L}(d)$ between perennial grasses and other plant types indicated aggregation, but in most of cases these relationships were not statistically significant (Table 3).

At gypseous sites, gypsophytes exhibited a univariate random spatial distribution (Figure 4A, B) whereas gypsovags were strongly aggregated (Figure 4C, D). Interestingly, the bivariate Ripley's $\hat{L}(d)$ indicated that gypsophytes and gypsovags were segregated spatially at the GVN site at short scales (marginally significant; Figure 4E). At the GVY site gypsophytes and gypsovags had an independent bivariate pattern (Figure 4F).

Effects of Soil Type, Aridity, and Grazing on the Hydro-physical Properties of Soils, Plant Community Composition, and Plant Spatial Patterns

Our results indicate that soil type and grazing combined to influence the infiltration flux in bare soils (q3D_{crust}). In particular, grazing reduced the infiltration flux in silty sites and increased the infiltration flux in gypseous sites (Table 3; Figure 5A, B). Grazing significantly reduced the infiltration flux into bare soils after removal of the crust (q3D₁₋₁₀, Table 3; Figure 5C, D), indicating the presence of soil compaction due to livestock trampling. There was also an interaction of soil and grazing on q3D₁₋₁₀ (Table 3; Figure 5C, D). Grazing reduced the infiltration flux into bare soil without crust more at silty sites than at the gypseous sites.

Grazing and soil combined to affect the abundance of perennial grasses. In particular, grazing uniquely decreased the abundance of perennial grasses at silty sites (Table 3; Figure 6A, B). The interaction effect of aridity and grazing also had a significant effect on the abundance of perennial grasses: grazing reduced the abundance of peren-

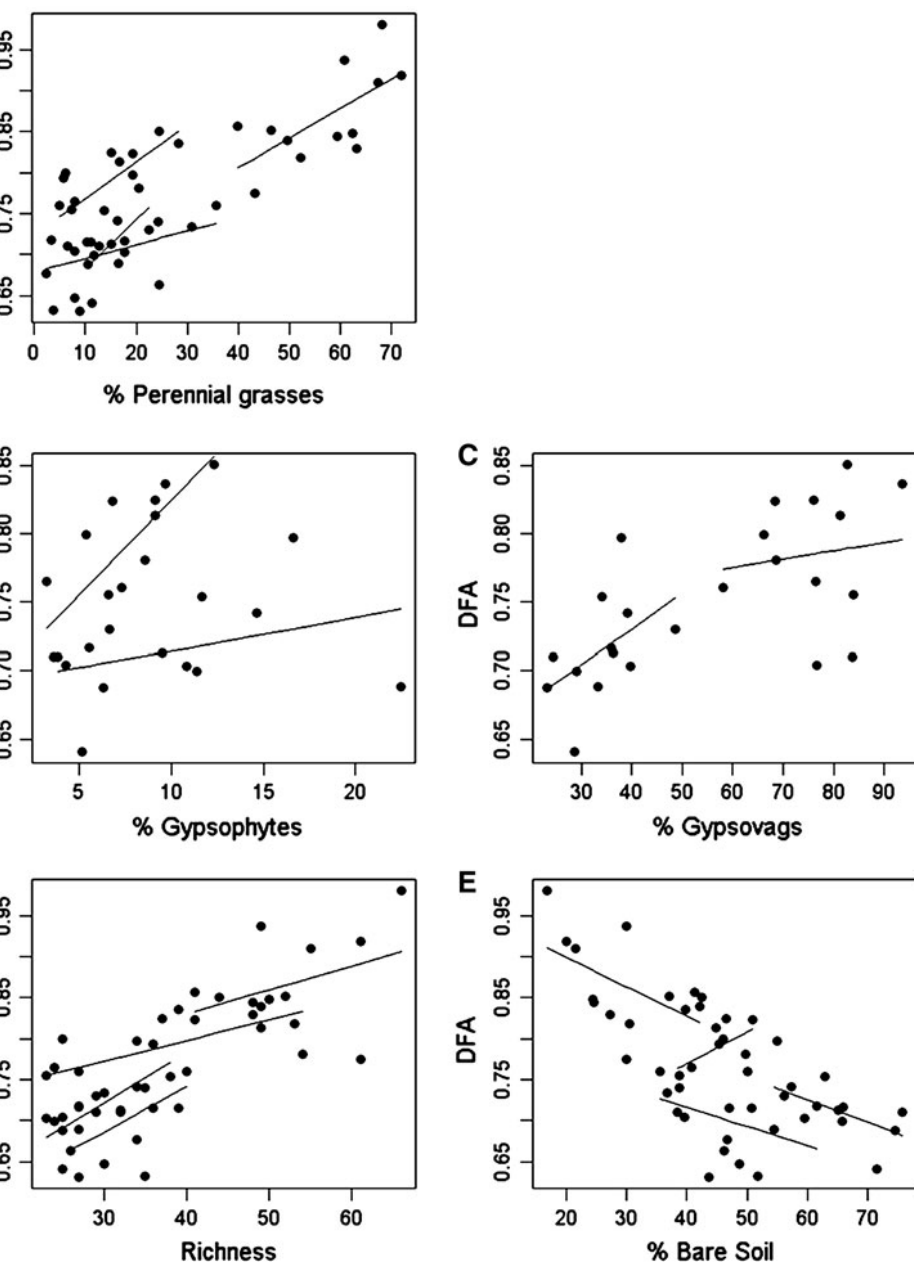


Figure 3. Relationship of plant spatial pattern (DFA) with the abundance of **A** perennial grasses, **B** gypsophytes at gypseous sites, **C** gypsovags at gypseous sites, **D** plant species richness, and **E** abundance of bare soil cover. *Black points* ($n = 48$) represent pairs of x and y values for each transect. The significance of the relationships was corrected by inclusion of location in the regressions (field site = 4 in **A**, **D** and **E**, field site = 2 in **B** and **C**) as a random factor (see text; 12 transects per location). *Lines* represent regressions for each location.

Table 2. Univariate Spatial Patterns of All Individuals, and of Perennial Grasses, and Bivariate Spatial Patterns of Perennial Grasses Versus Other Plant Life Forms at Each of the Study Sites

Pattern	Site							
	GVN	GVY	GHN	GHY	SVN	SVY	SHN	SHY
Univariate								
Perennial grasses	+	+	+	+	+	+	+	+
Bivariate								
Perennial grasses vs. other plant types	ND	0/+	0	0	ND	ND	0/+	0

+, aggregated pattern; -, over-dispersed pattern; 0, pattern not significantly different from random; 0/+, pattern only significantly aggregated at certain scales, and not significantly different from random at most scales; ND insufficient data for analysis (<50 points). Significance was tested with 5% and 95% confidence limits obtained with a randomization test (39 replicates; see "Materials and Methods" section for details).

Table 3. Fixed Effects of the Mixed Linear-effect Models for Soil Hydro-physical and Plant Community Properties with Soil Type, Aridity, Grazing, and Their Interactions as Independent Factors

Independent variable	Explanatory variable	Value	SE	t value	P value
crust	Intercept	0.011	0.002	5.186	< 0.001
	Soil (Gypsum)	0.007	0.002	3.023	0.003
	Aridity (VeryHigh)	0.004	0.002	1.541	0.128
	Grazing (Ungrazed)	0.004	0.003	1.436	0.156
	Soil (Gypsum):Grazing (Ungrazed)	-0.008	0.003	-2.465	0.017
	Aridity (VeryHigh):Grazing (Ungrazed)	-0.002	0.003	-0.616	0.540
1-10	Intercept	0.018	0.006	2.846	0.006
	Soil (Gypsum)	0.018	0.007	2.507	0.015
	Aridity (VeryHigh)	0.011	0.007	1.536	0.130
	Grazing (Ungrazed)	0.049	0.009	5.557	< 0.001
	Soil (Gypsum):Grazing (Ungrazed)	-0.031	0.010	-3.076	0.003
	Aridity (VeryHigh):Grazing (Ungrazed)	-0.014	0.010	-1.360	0.179
perennial grasses freq.	Intercept	0.675	0.234	2.885	0.006
	Soil (Gypsum)	-0.082	0.270	-0.305	0.812
	Aridity (VeryHigh)	-0.321	0.270	-1.187	0.446
	Grazing (Ungrazed)	0.096	0.041	2.321	0.025
	Soil (Gypsum):Grazing (Ungrazed)	-0.278	0.047	-5.855	< 0.001
	Aridity (VeryHigh):Grazing (Ungrazed)	0.172	0.047	3.627	< 0.001
gypsophytes freq.	Intercept	0.308	0.018	17.330	< 0.001
	Grazing (Ungrazed)	-0.084	0.025	-3.348	0.003
	Grazing (Ungrazed):Aridity (VeryHigh)	0.165	0.025	6.561	< 0.001
	Grazing (Grazed):Aridity (VeryHigh)	-0.060	0.025	-2.374	0.028
gypsovags freq.	Intercept	1.098	0.042	26.316	< 0.001
	Grazing (Ungrazed)	-0.054	0.060	-0.921	0.368
	Grazing (Ungrazed):Aridity (VeryHigh)	-0.405	0.060	-6.870	< 0.001
	Grazing (Grazed):Aridity (VeryHigh)	-0.500	0.060	-8.305	< 0.001
DFA	Intercept	0.851	0.432	19.707	< 0.001
	Soil (Gypsum)	-0.023	0.050	-0.456	0.728
	Aridity (VeryHigh)	-0.136	0.050	-2.722	0.224
	Grazing (Ungrazed)	-0.015	0.024	-0.594	0.556
	Soil (Gypsum):Grazing (Ungrazed)	-0.024	0.029	-0.832	0.410
	Aridity (VeryHigh):Grazing (Ungrazed)	0.036	0.029	1.249	0.219

total degrees of freedom (d.f.) = 63, residual d.f. = 58; q3D₁₋₁₀, total d.f. = 62, residual d.f. = 57; Perennial grasses frequency and DFA total d.f. = 47, residual d.f. = 41; Gypsophyte frequency and Gypsovags frequency, total d.f. = 23, residual d.f. = 20. All P values less than 0.005 are shown in bold.

grasses mainly in the most arid sites (Table 3; Figure 6A, B).

At gypseous sites, there was an interaction of aridity and grazing on the abundance of gypsophytes (Table 3, Figure 6c). Grazing reduced the abundance of gypsophytes at the most arid sites, but increased their abundance at mildly arid sites. On the other hand, grazing had a limited effect on gypsovags species (Table 3; Figure 6C). Our experimental design did not allow statistical evaluation of the effect of aridity on the abundance of gypsophytes and gypsovags, although the interactive term aridity × grazing suggested a decrease in the abundance in gypsovags in the most arid sites for grazed and ungrazed treatments (Table 3).

Soil type, aridity, and grazing had no effect on the extent of vegetation spatial aggregation (DFA; Table 3). In addition, the interactions of grazing with aridity and grazing with soil type were not significant. Our experimental design did not allow assessment of the effect of the interactions of soil type with aridity, soil type with grazing and aridity with grazing on dependent variables.

DISCUSSION

This study examined the relationship between plant spatial pattern, water infiltration capacity of soils and the predominant plant types in semi-arid Mediterranean ecosystems. We found that the extent of spatial aggregation of vegetation was

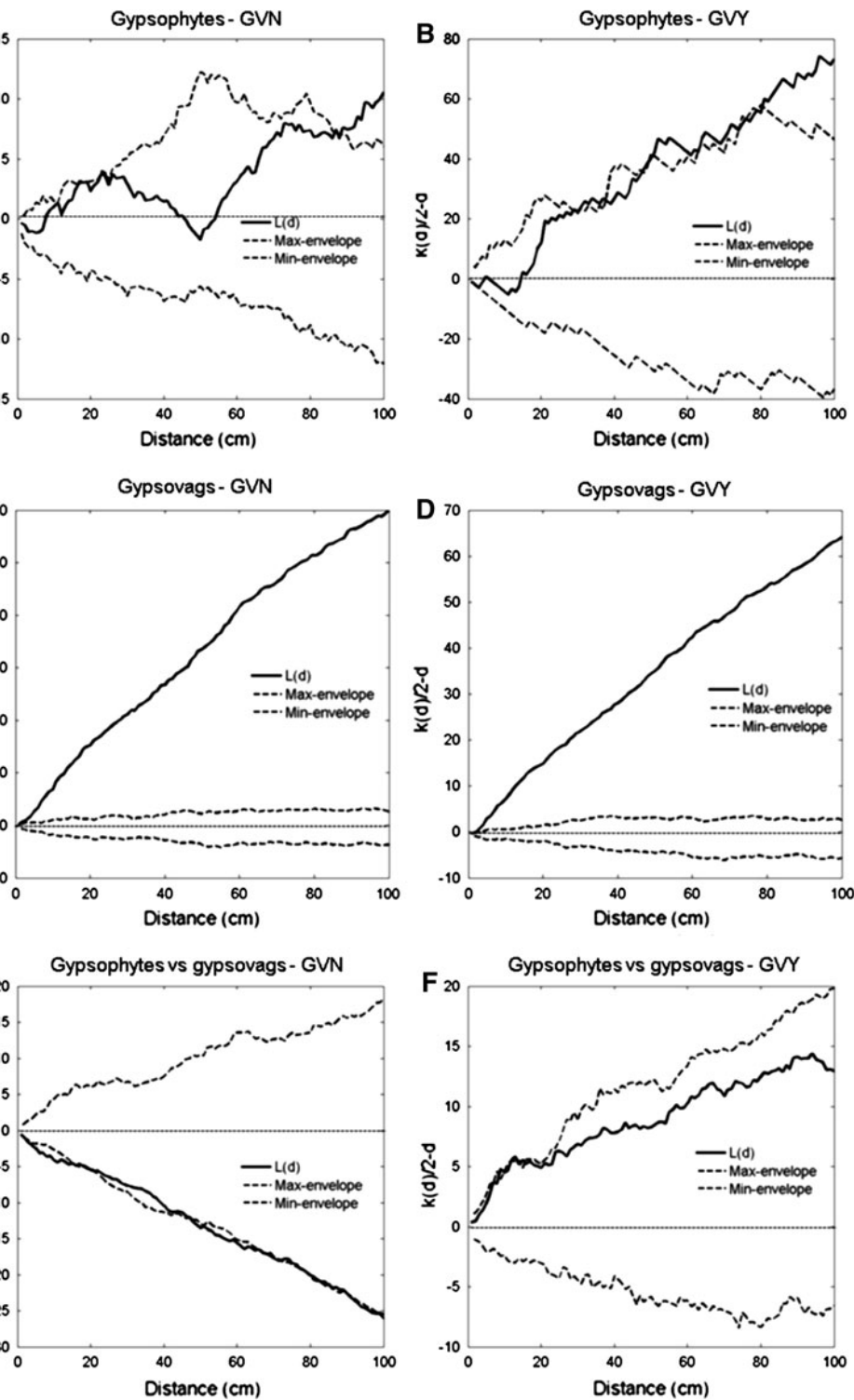


Figure 4. Ripley's L functions (*solid line*) for the univariate pattern of gypsophytes at **A** GVN and **B** GUY, univariate pattern of gypsovags at **C** GVN and **D** GUY, and bivariate pattern of gypsophytes versus gypsovags at **E** GVN and **F** GUY. *Dotted lines* indicate 5 and 95% confidence limits from randomization tests (39 replicates; see "Materials and Methods" section for details). At GHN and GYN, there were too few gypsophytes for calculation of Ripley's L function (< 50 points per 100-m transect).

related to soil sorptivity, a key physical property that indicates the water infiltration capacity of bare soil.

In particular, the vegetation was more aggregated at sites where the sorptive forces were less pronounced. This supports the hypothesis that less water infiltration into bare soil leads to more water

redistribution to vegetation patches and less plant establishment in bare soil, which appears to be a driving force for the characteristic plant spatial patterns of semi-arid ecosystems. This relationship has been generally accepted based on theoretical studies, but there has been little field evidence to

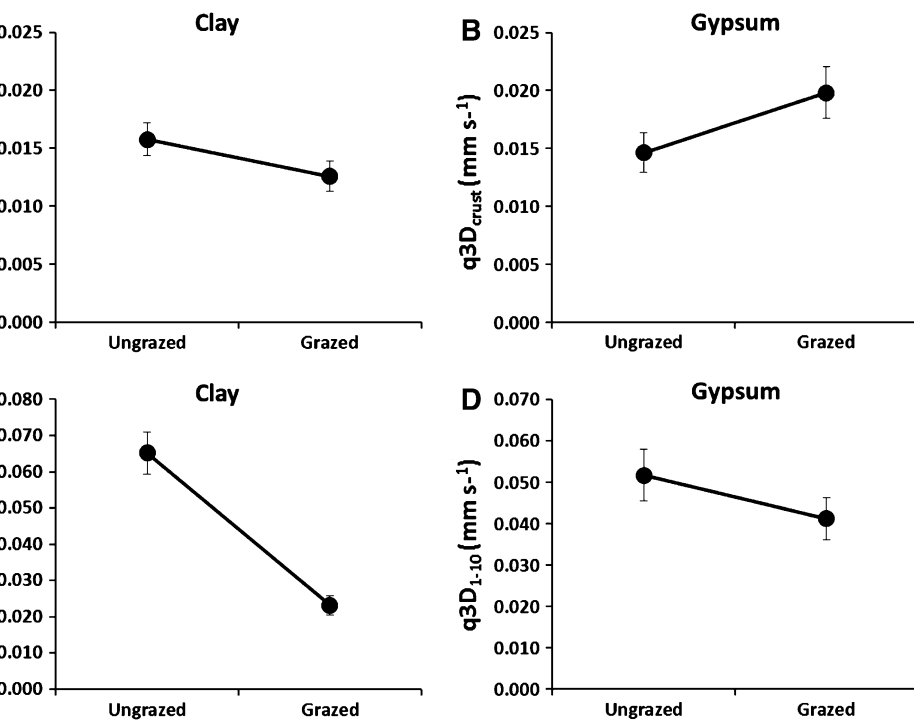


Figure 5. Effect of grazing on infiltration flux of intact soil ($q3D_{\text{crust}}$) in **A** clay and **B** gypsum, and on infiltration flux after removal of the soil crust ($q3D_{1-10}$) in **C** clay and **D** gypsum. Dots and bars indicate means ($n = 16$) and standard errors.

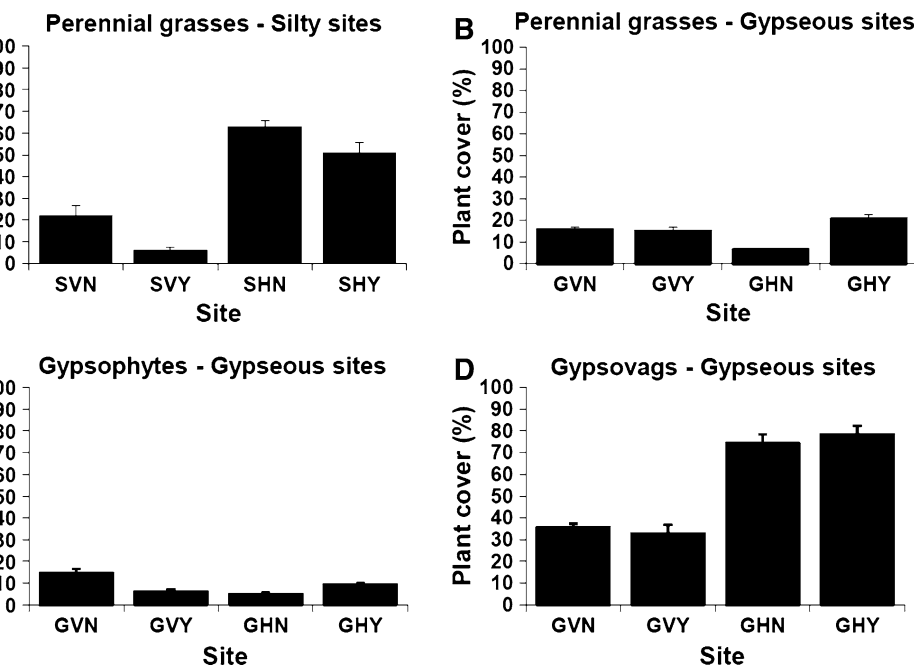


Figure 6. Mean abundance (% cover; $n = 6$ per bar) and standard errors of perennial grasses at **A** silty sites and **B** gypseous sites; **C** mean abundance (% cover; $n = 6$ per bar) and standard errors of gypsophytes at gypseous sites; **D** mean abundance (% cover; $n = 6$ per bar) and standard errors of gypsovags at gypseous sites.

port it. Many previous studies have evaluated hydro-physical properties of soils in vegetation patches and bare soil (Bhark and Small 2003; Jochheim and others 2006; Arnau-Rosalen and others 2008; Bedford and Small 2008; Mayor and others 2009). These studies are fundamental to understanding the relationship between plant spatial patterns and water redistribution processes. The

present study examined this phenomenon at a broader scale, in ecosystems with two different soil types, different levels of aridity, and different impact of livestock grazing.

Our results indicate that plant spatial patterns were correlated with soil sorptivity, but this correlation was not equally evident for soil hydraulic conductivity. Early in a rainfall event, the sorptive

es of dry soil have the most effect on the rate of
er infiltration. As the soil becomes saturated
n water, the infiltration process becomes more
ngly influenced by gravity, and this depends on
hydraulic conductivity of the soil (Angulo-
millo and others 2000). Thus, our results sug-
that sorptive forces before saturation are more
vant for water run-off and plant spatial pattern.
s interpretation is supported by the presence of
vidual rainfall events in semi-arid ecosystems
are often not large enough to saturate the soil.
ur study sites were predominantly flat; hence
run-off water moves slower than it would in
p areas. Consequently, water infiltration in
etation patches would be considerable, and
er and sediment losses by run-off are likely to
small. On steep slopes, some previous studies
cate that the hydro-physical properties of the
have less effect on plant spatial pattern, but this
quires further study. For example, in semi-arid
ed areas of southern Spain, the properties of
e soil had little effect on water run-off, sediment
es, or plant spatial pattern (Bautista and others
7). Run-off and infiltration patterns on slopes
mostly dependent on the ability of vegetation to
water and sediments, and this is influenced by
at spatial patterns and plant functional type
gdefabregas 2005), both of which are largely
ependent of the hydro-physical properties of
s in such regions (Bautista and others 2007).
n our study, the predominance of perennial
ses and the spatial pattern of vegetation were
ngly correlated, suggesting that the type of
at can have a significant effect on the spatial
ern of vegetation (see also Abrahams and oth-
1995; Pockman and Small 2010). The capacity
clonal growth allows perennial grasses to
ckly and efficiently benefit from the plant-
er infiltration feedback (Pueyo and others
0). Furthermore, perennial grasses have
erficial root systems that allow the trapping of
-on water (Cammeraat and others 2010).
ever, these root systems also exert strong
owground competition for space with seedlings
forbs (Jurena and Archer 2003; Alados and
ers 2006), and this might explain the weak
ial association of grasses with other plant types.
s, the presence of aggregated vegetation cover
not always associated to positive interactions
ng individuals of different plant types.
n this study, we also examined the relationship
ween vegetation spatial pattern and vegetation
cators of ecosystem health. The water redistri-
on that occurs in source-sink systems concen-
es water and resources efficiently, and thereby

increases productivity and diversity (Shachak and
others 1998; Aguiar and Sala 1999; Tongway and
others 2001). In Mediterranean ecosystems, vege-
tation patches, which are considered “islands of
fertility”, are essential for sustaining ecosystem
diversity and productivity (Maestre and others
2009). In our study, sites with more aggregated
vegetation spatial patterns were more diverse and
had greater vegetation cover. Thus, our results
would support the view that patchy spatial patterns
are beneficial to the ecosystem. However, causal
relationships cannot be proven in observational
studies. Thus, in our case, the presence of greater
plant species richness in sites with more aggregated
patterns could be also attributed to the greater
overall vegetation cover. In any case, our obser-
vations of positive association of plant spatial pat-
tern, plant species richness and vegetation cover
suggests that an aggregated spatial pattern of veg-
etation indicates good ecosystem health in semi-
arid Mediterranean ecosystems.

The second objective of this study was to exam-
ine the effects of abiotic and biotic stressors on the
hydro-physical properties of soils, plant community
composition, and plant spatial patterns. As we
predicted, grazing reduced water infiltration in soils
that were prone to compaction (silty soils). At these
sites, water infiltration rates with crust ($q3D_{crust}$)
and without crust ($q3D_{1-10}$) were higher at the
ungrazed sites. On the contrary, the hydrology of
gypseous soils was strongly influenced by the
presence of soil crust. In these cases, water infil-
tration rates with crust were higher at grazed areas
(where the crust was removed by trampling), but
water infiltration rates without crust were slightly
lower at grazed areas. Although some studies have
shown that biological crust, rather than the physi-
cal soil crust increase water infiltration (Eldridge
and others 2010), the present results and other
studies reported that removal of soil crust increased
infiltration (Eldridge and others 2000). This topic is
controversial, and there appear to be contrasting
results in the literature (West 1990; Eldridge and
Greene 1994; Maestre and others 2002), because
the effect of biological soil crust on infiltration
depends on the hydrophobic or hydrophilic nature
of the predominant crust species (Eldridge and
others 2010).

In the gypseous plant communities of the Middle
Ebro Valley, we found that gypsophytes were
distributed randomly, but that gypsovags were
strongly aggregated. In addition, gypsophytes were
more abundant in ungrazed arid sites, where the
hydrology was mostly controlled by the soil crust.
These results are in accordance with the observation

gypsophytes are adapted to germinate in intact gypseous soils (Escudero and others 1999), and can establish and maintain large abundances even under restrictive conditions, whereas gypsovags appear to aggregate in the rare locations that allow establishment. However, previous studies of the establishment patterns of the gypsophyte *H. squarrosa* suggest an intricate spatio-temporal pattern of seedling establishment, survival, and mortality (Escudero and others 2005; De la Cruz and others 2008). This suggests that the spatial patterns of adult gypsophytes might result from antagonistic forces at the time of establishment and also during subsequent growth stages.

Grazing and aridity altered the composition of our plant communities. Specifically, grazing reduced the abundance of perennial grasses in silty soils, and in the most arid conditions. However, other abiotic factors might also affect the vegetation response to aridity. For example, in soils with low infiltration capacity (silty soils), salinity and aridity are intrinsically associated, because the increased evaporation at high temperature increases both of these. Thus, the individual effects of salinity and climatic aridity cannot be disentangled along aridity gradients, and salt accumulation at the most arid sites must be considered an additional water stress on vegetation, because it reduces the osmotic potential of the soil (Callaway 2007). Nevertheless, we found no differences in the intrinsically aggregated pattern of vegetation cover across sites. In other words, the abiotic and biotic stressors in the field did not cause appreciable changes in the spatial patterns of those semi-arid ecosystems, which showed a strong tendency to spatial aggregation in all the external conditions examined.

In our study, aridity had little effect on plant spatial patterns or on the infiltration capacity of the soil. Climatology models predict that arid and semi-arid regions of the world, and more specifically in the Mediterranean area, will become increasingly arid in the future years due to an increase of temperature and decrease of rainfall (IPCC 2007). The eco-hydrological consequences of climate change on semi-arid ecosystems still needs to be studied, but studies of ecosystems along stress gradients, such the present study, serve as a first approach to understand the possible response of plant communities to increased aridity.

On the other hand, the influence of soil type on the effects of grazing suggests that the complexity of grazing behavior should be incorporated into theoretical models of arid ecosystems, because traditionally, such models only consider the amount of biomass consumed by animals (Rietkerk and others

1997). In addition, to ensure the use of appropriate conservation strategies, we suggest that management policies consider the differential effects of grazing on gypseous soils.

In conclusion, our study of the relationships of plant spatial pattern, hydro-physical properties of soil, and the composition of plant communities underscores the importance of the plant–water infiltration feedback on the function of Mediterranean semi-arid ecosystems. Other factors, such as adaptations that allow plants to become established in bare soil, may also influence plant spatial pattern and these also require further investigation. Grazing, aridity, and soil type affect the eco-hydrological behavior of ecosystems in multiple ways and these often interact with one another. Our results indicate that gypseous environments have a unique response to abiotic and biotic external stress because of the presence of specialized flora and because of the important role of soil crust in controlling soil hydrology.

ACKNOWLEDGMENTS

The projects GA-LC-010/2008, GA-LC-020/2010 (from Aragon regional government), and CGL2011-27259 (from the Spanish Ministry of Science and Innovation co-financed with FEDER) provided financial support for this study. We are grateful to Paloma Nuche, Yacine Kouba, Benjamin Komac, Pedro Sanchez, and Maria Luisa Dehesa for helping with the fieldwork, Melchor Maestro for the chemical soil analysis, and Santiago Beguería for statistical support with R. SEO/Birdlife and the Gobierno de Aragón kindly permitted access to the “Reserva Ornitológica del Planerón” and “La Lomaza”, respectively.

REFERENCES

- Abrahams AD, Parsons AJ, Wainwright J. 1995. Effects of vegetation change on interrill runoff and erosion, Walnut Gulch, southern Arizona. *Geomorphology* 13:37–48.
- Aguiar MR, Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:273–7.
- Alados CL, Weber DN. 1999. Lead effects on the predictability of reproductive behavior in fathead minnows (*Pimephales promelas*): a mathematical model. *Environ Toxicol Chem* 18:2392–9.
- Alados CL, Pueyo Y, Giner ML, Navarro T, Escos J, Barroso F, Cabezudo B, Emlen JM. 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecol Model* 163:1–17.
- Alados CL, Gotor R, Ballester P, Navas D, Escos JM, Navarro T, Cabezudo B. 2006. Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biol J Linn Soc* 87:103–13.

- alo-Jaramillo R, Vandervaere JP, Roulier S, Thony JL, Audet JP, Vauclin M. 2000. Field measurement of soil surface hydraulic properties by disc and ring infiltrometers—a review and recent developments. *Soil Tillage Res* 55:1–29.
- du-Rosalen E, Calvo-Cases A, Boix-Fayos C, Lavee H, Sarah P. 2008. Analysis of soil surface component patterns affecting runoff generation. An example of methods applied to Mediterranean hillslopes in Alicante (Spain). *Geomorphology* 101:555–606.
- Ornsten H, Goldsmith GR, Alvarado-Barrientos MS, Rebel K, van Osch FP, Rietkerk M, Chen JQ, Gotsch S, Tobon C, Gijssels DR, Gomez-Tagle A, Vache K, Dawson TE. 2011. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *J Plant Ecol* 4:3–22.
- Quistia S, Mayor AG, Bourakhouadar J, Bellot J. 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope semiarid runoff and erosion in a Mediterranean landscape. *Ecosystems* 10:987–98.
- Quinn DR, Small EE. 2008. Spatial patterns of ecohydrologic properties on a hillslope-alluvial fan transect, central New Mexico. *Catena* 73:34–48.
- Quinn EW, Small EE. 2003. Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems* 6:185–96.
- Quinn E, Poesen J, Rubio JL. 2006. Runoff and soil loss under individual plants of a semi-arid Mediterranean shrubland: influence of plant morphology and rainfall intensity. *Earth Surf Proc Land* 31:536–49.
- Quinn CD. 1988. Measurements for terrestrial vegetation. New York: Wiley.
- Quinn-Blanchet J, Bolòs O. 1957. Les groupements végétaux du bassin Moyen de l'Èbre et leur dynamisme. *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei* 5:1–266.
- Quinn RM. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Dordrecht: Springer.
- Quinnemaat ELH, Cerda A, Imeson AC. 2010. Ecohydrological adaptation of soils following land abandonment in a semi-arid environment. *Ecohydrology* 3:421–30.
- Quinn FXM, Derby NE. 2002. Improved design for an automated tension infiltrometer. *Soil Sci Soc Am J* 66:64–7.
- Quinnellano MJ, Valone TJ. 2007. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: evaluating a potential desertification recovery mechanism. *J Arid Environ* 71:97–108.
- Quinn A. 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *J Arid Environ* 36:37–51.
- Quinnelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Curvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Meijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335–80.
- Quinnling A. 1998. Spatial methods for line transect surveys. *ometrics* 54:828–39.
- Quinnlorico P, Caylor K, Okin GS, Scanlon TM. 2007. On soil moisture-vegetation feedbacks and their possible effects on the dynamics of dryland ecosystems. *J Geophys Res* 112:Q04010.
- QuinnMRT. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge: Cambridge University Press.
- QuinnCruz M, Romao RL, Escudero A, Maestre F. 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31:720–30.
- QuinnDesir G. 2002. Hydrological response types for gypsiferous soils in a semi-arid region during nine years of continuous record. *Hydrol Process* 16:2685–700.
- QuinduToit GV, Snyman HA, Malan PJ. 2009. Physical impact of grazing by sheep on soil parameters in the Nama Karoo subshrub/grass rangeland of South Africa. *J Arid Environ* 73:804–10.
- QuinnDunne T, Western D, Dietrich WE. 2011. Effects of cattle trampling on vegetation, infiltration, and erosion in a tropical rangeland. *J Arid Environ* 75:58–69.
- QuinnEldridge DJ, Greene RSB. 1994. Microbiotic soil crusts—a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust J Soil Res* 32:389–415.
- QuinnEldridge DJ, Zaady E, Shachak M. 2000. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. *Catena* 40:323–36.
- QuinnEldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Alonso P, Mau RL, Papadopoulos J, Escudero A. 2010. Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid Mediterranean grassland. *Ecosystems* 13:499–510.
- QuinnEscudero A, Romao RL, de la Cruz M, Maestre FT. 2005. Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *J Veg Sci* 16:383–90.
- QuinnEscudero A, Somolinos RC, Olano JM, Rubio A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *J Ecol* 87:290–302.
- QuinnFlombaum P, Sala OE. 2007. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *J Arid Environ* 69:352–8.
- QuinnGoodall DW. 1952. Some considerations of the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Australian Journal of Scientific Research B* 5:1–41.
- QuinnHamerlynck EP, McAuliffe JR, McDonald EV, Smith SD. 2002. Ecological responses of two Mojave Desert shrubs to soil horizon development and soil water dynamics. *Ecology* 83:768–79.
- QuinnHaverkamp R, Ross PJ, Smettem KRJ, Parlange JY. 1994. Three-dimensional analysis of infiltration from the disc infiltrometer. 2. Physical based infiltration equation. *Water Resour Res* 30:2931–5.
- QuinnHeady FH, Child RD. 1994. Rangeland ecology and management. Boulder: Westview Press.
- QuinnImeson A, Prinsen H. 2004. Vegetation patterns as biological indicators for identifying runoff and sediment source and sink areas for semi-arid landscapes in Spain. *Agric Ecosyst Environ* 104:333–42.
- QuinnIPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press.
- QuinnJoffre R, Rambal S. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570–82.
- QuinnJurena PN, Archer S. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84:907–19.
- QuinnKéfi S, Alados CL, Chaves RCG, Pueyo Y, Rietkerk M. 2010. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Comment. Ecology* 91:3739–42.
- QuinnKirkby MJ, Atkinson K, Lockwood J. 1990. Aspect, vegetation cover and erosion on semi-arid hillslopes. In: Thorne JB, Ed. *Vegetation and erosion*. Chichester: Wiley. p 25–39.

- e H, Imeson AC, Sarah P. 1998. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a Mediterranean-arid transect. *Land Degrad Dev* 9:407–22.
- Wong J, Wilcox BP, Breshears DD, Tongway DJ, Imeson AC. 2005. Vegetation patches and runoff-erosion as interacting hydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology* 86:288–97.
- Stre FT, Escudero A. 2009. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology* 90:1729–35.
- Stre FT, Huesca M, Zaady E, Bautista S, Cortina J. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biol Biochem* 34:895–8.
- Stre F, Bowker M, Puche M, Hinojosa M, Martínez I, García-Lacios P. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecol Lett* 12:40–41.
- Stre F, Bautista S, Bellot J. 2009. Factors and interactions controlling infiltration, runoff, and soil loss at the microscale in a patchy Mediterranean semiarid landscape. *Earth Surf Process Landf* 34:1702–11.
- Stre F, Fey M, Donaldson J, Todd S, Theron L. 2009. Soil infiltrability as a driver of plant cover and species richness in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant Soil* 320:321–32.
- Stre F, Pueyo Y, Bueno CG, Alados CL. 2011. Hydro-physical responses of gypseous and non-gypseous soils to livestock grazing in a semi-arid region of NE Spain. *Agric Water Manag* 93:1822–7.
- Whittaker RH, Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annu Rev Ecol Syst* 4:25–51.
- Stre F, Buldyrev SV, Goldberger AL, Havlin S, Sciortino F, Gonsky M, Stanley HE. 1992. Long-range correlations in fractal and self-similar sequences. *Nature* 356:168–70.
- Stre F, Boux KM, White I. 1988. Designs for disc permeameters. *Soil Sci Soc Am J* 52:1205–15.
- Stre F, Small EE. 2010. The influence of spatial patterns of soil moisture on the grass and shrub responses to a summer drought in a Chihuahuan desert ecotone. *Ecosystems* 13:21–25.
- Pueyo Y. 2005. Evaluación de los factores ambientales y del uso del suelo como condicionantes de la conservación de la vegetación del sector central de la Depresión del Ebro. Zaragoza: Departamento de Agricultura y Economía Agraria, Universidad de Zaragoza. p 299.
- Pueyo Y, Alados CL, Maestro M, Komac B. 2007. Gypsophile vegetation patterns under a range of soil properties induced by topographical position. *Plant Ecol* 189:301–11.
- Pueyo Y, Kéfi S, Alados CL, Rietkerk M. 2008. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems. *Oikos* 117:1522–32.
- Pueyo Y, Alados CL, García-Ávila B, Kéfi S, Maestro M, Rietkerk M. 2009. Comparing direct abiotic amelioration and facilitation as tools for restoration of semi-arid grassland. *Restor Ecol* 17:908–15.
- Pueyo Y, Kéfi S, Diaz-Sierra R, Alados CL, Rietkerk M. 2010. The role of reproductive plant traits and biotic interactions in the dynamics of semi-arid plant communities. *Theor Popul Biol* 78:289–97.
- Puigdefabregas J. 2005. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surf Process Landf* 30:133–47.
- R_Development_Core_Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>.
- Rietkerk M, Van den Bosch F, Van de Koppel J. 1997. Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos* 80:241–52.
- Rietkerk M, Boerlijst MC, van Langevelde F, HilleRisLambers R, van de Koppel J, Kumar L, Prins HHT, de Roos AM. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *Am Nat* 160:524–30.
- Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305:1926–9.
- Schlesinger WH, Reynolds JF, Cunningham GL, Huenneke LF, Jarrell WM, Virginia RA, Whitford WG. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043–8.
- Segoli M, Ungar ED, Shachak M. 2008. Shrubs enhance resilience of a semi-arid ecosystem by engineering and regrowth. *Ecohydrology* 1:330–9.
- Shachak M, Sachs M, Moshe I. 1998. Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. *Ecosystems* 1:475–83.
- Stavi I, Lavee H, Ungar ED, Sarah P. 2009. Ecogeomorphic feedbacks in semiarid rangelands: a review. *Pedosphere* 19:217–29.
- Suding KN, Gross KL, Houseman GR. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol Evol* 19:46–53.
- Thompson SE, Harman CJ, Heine P, Katul GG. 2010. Vegetation-infiltration relationships across climatic and soil type gradients. *J Geophys Res* 115:G02023.
- Tongway DJ, Valentin C, Seghieri J. 2001. Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments. New York: Springer.
- Vandervaere JP, Vauclin M, Elrick DE. 2000. Transient flow from tension infiltrometers. Part 1. The two-parameter equation. *Soil Sci Soc Am J* 64:1263–72.
- Wainwright J. 2009. Desert ecogeomorphology. In: Parsons AJ, Abrahams AD, Eds. *Geomorphology of desert environments*. New York: Springer, pp 22–66.
- West NE. 1990. Structure and function of microphytic soil crust in wildland ecosystems of arid to semi/arid regions. *Adv Ecol Res* 20:180–223.
- Wiegand T, Moloney KA. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104:209–29.
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM. 2007. *Analysing ecological data*. New York: Springer.

Structure and spatial
self-organization of semi-arid
communities through
plant-plant co-occurrence
networks



Structure and spatial self-organization of semi-arid communities through plant–plant co-occurrence networks

Saiz*, C.L. Alados

Institute of Ecology (CSIC), Avda. Montañana 1005, Postal Code 13034, 50192 Zaragoza, Spain

KEYWORDS

Received: 26 October 2009
 Received in revised form: 24 January 2011
 Accepted: 17 February 2011
 Available online: xxx

Networks
 Interactions
 Self-organization
 Species
 Environments

ABSTRACT

In a variety of areas in ecology, a network approach has proven fruitful in studying the interactions among the components of systems. We propose a novel network approach for examining plant species interactions in plant communities. We constructed various networks based on the plant species found on 12 point-intercept transects in a semi arid community, developing one network for each transect. Species were identified as nodes and were considered linked if they occurred at the same intercept point. To understand the general organization of the networks, we calculated the cumulative distribution of the number of links per species in each network, the average nearest neighbour degree of each species, and the self-organization of the most-linked species. The networks behaved as mutualistic ecological systems and displayed a typical truncated power-law distribution for the cumulative distribution of the number of links per species. The results suggest that most of the species were preferentially associated with a few others. In all but one highly competitive species (*Stipa tenacissima*), the number of links and abundance were positively correlated. Link density was positively correlated with the spatial self-organization of the entomophyllous and facilitated species, while generalist species did not present any relation. For *S. tenacissima*, the link density and spatial self-organization were positively correlated, as other species were able to establish in the edge of *S. tenacissima* patches when it was less dominant. Our results agree with past works in networks, and it seems that in a semi-arid environment, at least, our network approach would provide additional information about the nature of interactions that each species develops in the community.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

Introduction

Since the early days of ecology, the interactions among species have been of considerable interest for ecologists (Thompson, 1985). This becomes central in the study of plant communities, where the number of species can be high and each individual interacts with individuals in proximity, particularly by his/her roots (Bruno et al., 2003; Tilman, 1994). Interactions can be positive (e.g., enhancement of soil water or nutrient content, Callaway et al., 2008; Callaway et al., 1996; or amelioration of harsh conditions by shading, Maestre et al., 2003) and negative (e.g., competition for resources and light, Casper, 1996; Levine, 1999; or pathogen suppression, Escudero et al., 2000). Typically, however, species exert positive and negative effects simultaneously (Callaway et al., 1996), and the outcomes of interactions in plant communities are the net effect of both of them (Holzapfel and Callaway, 1999).

Network theory has proven to be a fruitful area of research in order to examine the interactions between the components inside a system. This approach has been used in a wide variety of disciplines including the social sciences (Fararo and Sunshine, 1964), economics (Watts, 1999), and in many biological systems such as neural networks (Watts and Strogatz, 1998), metabolic networks (Fell and Wagner, 2000; Jeong et al., 2000), food webs (Huxman et al., 1996; Memmott et al., 2000), mutualistic plant–pollinator networks (Jordano, 1987; Jordano et al., 2003) and, most recently, in plant–plant mutualistic networks (Verdu and Valiente-Banuet, 2008). To our knowledge, however, network models have not been used to evaluate entire plant communities. Furthermore, much of the effort has focused on theoretical aspects and more empirical research is needed to validate the use of network theory in ecology (Ings et al., 2009).

A network approach to the analysis of ecosystems has led to the identification of ‘keystone species’. These species are the most important species in maintaining network diversity (Paine, 1966) and the overall organization of the system. Such an approach is promising in conservation biology (Almeida-Neto et al., 2007; Bascompte, 2007). The understanding of the species and their organization is central to the conservation of

*Corresponding author. Tel.: +34 976 716034; fax: +34 976 716019.
 E-mail addresses: hsaiz@ipe.csic.es (H. Saiz), alados@ipe.csic.es (C.L. Alados).

0169-5347/\$ – see front matter © 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.
[10.1016/j.ecocom.2011.02.001](http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2011.02.001)

communities; for instance, to prevent the extinction of a species (Sole and Montoya, 2001) or to determine the rate of diseases and the spread of contaminants (Strogatz, 1998). In addition, other factors such as the spatial organization also influence the interactions between species within a community (Levin, 1992). Spatial self-organization is strongly influenced by species interactions (Kefi et al., 2008) and its understanding is fundamental to the study of community organization (Alados et al., 2006).

In this study, we applied a novel network approach to the study of plant communities in a semi-arid environment. The main objectives were (a) to identify the characteristics of plant co-occurrence networks and confirm whether they behaved in a similar manner to other biological networks, (b) to evaluate the organization of species within the networks, especially, the relationship between the number of interactions and the abundance of a species, and (c) to assess the importance of the number of species on the spatial self-organization of the most abundant

Results

Study area

The study area was in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain (36°15'N, 4°15'W), which was established in 1987. The park follows the Mediterranean coastline and the elevation does not exceed 500 m (highest peak, 493 m). The climate is Mediterranean semi-arid. Between 1973 and 1996, average annual rainfall was 400 mm and mean annual temperature was 19.4 °C (Passera, 1996). Historically, area was exploited by traditional agro-pastoral systems with cereal cultivation on the floodplains and livestock (sheep and goat) grazing on the slopes. The study occurred in the northern section of the park, which is dominated by a volcanic range that has predominantly Litico Leptosol soil with low fertility (Oyonarte et al., 1999). The ecological community of the northern portion of the park is dominated by a dense dwarf shrub community of *Chamaerops humilis*, along with *Rhamnus lycioides*, *Quercus ilex*, *Antirrhinum*, and *Periploca laevigata* (Peinado et al., 1992).

Sample collection and analysis

In 2001, throughout the area occupied by dwarf matorral, plant community was surveyed using the Point-Intercept Method (Goodall, 1952) along 12,500 m long linear transects parallel to the slope. Using that method, we documented the occurrence of species on the area.

To identify a network, species were selected as nodes and they were considered linked if there was a spatial association between them when two species occurred at the same intercept point in a transect. A priori, we assumed that the interaction affected both species and, therefore, the network was not directional. We constructed one network for each of the 12 transects.

Networks were obtained from the adjacency matrix \mathbf{R} (Alados et al., 2006), with size $S \times S$, where S was the total number of species that occurred overall the area.

$$\mathbf{R} = [a_{ij}]_{S \times S}$$

$$a_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{if } S_i \text{ and } S_j \text{ interact} \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases}$$

The network was not directional, therefore, a_{ij} is equal to a_{ji} , and species were assumed to not interact with themselves. The number

of links (connectivity, k_i) for each species was the sum of the elements in each row or column, and total connectivity (K) of the network was the sum of all the elements of the matrix divided by 2. For all the networks the connectance ($C = 2K/(S \times (S - 1))$) was calculated. Furthermore, the cumulative distribution $p(k)$ of the number of links per species was calculated for each network and fitted to (1) an exponential, $p(k) \sim \exp(-\mu k)$, (2) a power law, $p(k) \sim k^{-\gamma}$, and (3) a truncated-power law, $p(k) \sim k^{-\gamma} \exp(-k/\xi)$, where γ was the fitted constant and ξ was the truncation value (Jordano et al., 2003). Best fits were selected by choosing the model with least corrected sum of squares (Hilborn and Mangel, 1997).

To quantify the organization of the species within a network, we calculated the average nearest neighbour degree (Boccaletti et al., 2006), which is a measure of the relation between the connectivity of a species and the connectivity of their nearest neighbours. It is calculated from the average nearest neighbour degree of each species (Eq. (1)):

$$K_{nn} = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^K k_i \quad (1)$$

where K_{nn} is the average k of the species connected to species i . The average nearest neighbour degree ($K_{nn}(k)$) is then calculated as the average k_{nn} of all n species with k links (Eq. (2)):

$$K_{nn}(k) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n K_{nn(i)} \quad (2)$$

The eight species that had the largest number of links among all of the networks were analyzed individually: *Brachipodium distachyum* (L.) R.S., *B. retusum* (Pers.) P. Beauv., *Chamaerops humilis*, *Lavandula multifida* L., *Periploca laevigata*, *Phlomis purpurea* L., *Stipa tenacissima* and *Thymus hyemalis*. For those species, the average number of links in all of the networks was >5 and, in addition, they were the most abundant species (61.12% of total cover). The relationship between their abundances (N_i = number of points in each transect where species i appeared) and k_i was tested for each species.

To assess the effect of the number of links on the formation of spatial patterns, we compared the degree of spatial autocorrelation between plant distributions and their number of links (k_i) within each network. To determine the long-range spatial autocorrelations and patchiness of each species (Alados and Weber, 1999; Peng et al., 1992b), we used Detrended Fluctuation Analysis (DFA) (Peng et al., 1994). In the DFA, the sequence $y(s) = \sum_{i=1}^s x(i)$ was subdivided into non-overlapping sequential sets of size b , with $x(i) = 1$ for the presence and $x(i) = -1$ for the absence of each species. A regression line was fit to each set b and, by repeating the process for scales 4 (Peng et al., 1992a), 8, 16, ..., 512 points along the first 2050 points of each transect, a measure of relationship $F(b) \sim b^\alpha$ (α = Alpha-DFA) was calculated. When Alpha-DFA = 0.5, species presents a random distribution, while when Alpha-DFA > 0.5 species presents a self-organization pattern. To obtain the Alpha-DFA values, we used the Drasme2008 software developed by Escós and Alados (<http://www.ipe.csic.es/conservacion/projects.htm#resources>). Statistical analyses were performed using Matlab 7.0.1.

The point intercept method was applied at 20-cm intervals; therefore, individuals of those species that were wider than 20 cm might be identified as clustered, but their distributions might be random (Alados et al., 2003). To remove this effect, we calculated the Alpha-DFA random threshold value ($Alpha-DFA_{rand}$) for simulated randomizations with the size of each species. The difference between this value and the empirical value was a measure of the organization ($Alpha-DFA - Alpha-DFA_{rand} = Alpha-DFA_{res}$). The size was established as 40 cm for *B. Retusum*, 60 cm for

tenacissima, 80 cm for *P. laevigata* and 120 cm for *Ch. humilis*. For that were narrower than 40 cm (*B. dystichon*, *L. multifida*, *Purpurea* and *Th. hyemalis*), the difference was made with $\text{Alpha} = 0.5$. So, species are randomly distributed when $\text{Alpha} = 0$ and exhibit spatial correlation if $\text{Alpha-DFA}_{res} > 0$.

Results

Network characterization values obtained from the 12 plant-co-occurrence networks analyzed showed that these networks were quite heterogeneous in this area. The resulting percent of variations for S and K were higher than 0.3 (Table 1). The coefficient of variation value was smaller (Table 1). According to cumulative distributions, the truncated power-law function that best fits in most cases (9 of the 12 networks, and Fig. 1).

The average nearest neighbour degree, $k_{nn}(k)$, behaved as a decreasing function of k in all networks, which indicated that the species linked to the highly connected species presented a low k within the network (Fig. 2). These networks are defined as disassortative (Newman, 2002).

The relationship between the most linked species, abundance (N_i) and the number of links (k_i) were positively correlated, except in *S. tenacissima*, where the correlation was negative (Fig. 3). The strength of the correlation differed among the species: *B. retusum*, *B. dystichon*, and *L. multifida* exhibited high R^2 values ($R^2 > 0.8$, $p < 0.01$), *P. laevigata* and *P. laevigata* had lower values ($R^2 > 0.55$, $p < 0.05$), *P. purpurea* presented a marginal correlation ($R^2 = 0.52$, $p < 0.05$), *Ch. humilis* and *S. tenacissima* indicated a positive and non-significant trend, respectively ($R^2 < 0.4$, $p > 0.1$).

The relationship between k_i and spatial self-organization (DFA_{res}), all the species presented a positive trend except *Ch. humilis* (Fig. 4). This correlation was strongest in *S. tenacissima* and *L. multifida* ($R^2 > 0.55$, $p < 0.05$), and less strong in *B. retusum* ($R^2 > 0.45$, $p < 0.1$). For *B. dystichon*, *Ch. humilis*, *P. laevigata*, *P. purpurea* and *Th. hyemalis*, the correlations between k_i and Alpha-DFA_{res} were weaker ($R^2 < 0.4$, $p > 0.1$).

Discussion

The novel network approach employed to study the plant co-occurrences of Cabo de Gata semi-arid region of Spain, showed similarities and differences between the plant community

Table 1. Data and fitting values for all networks.

Network	S	K	C	SSQ_{pow}	SSQ_{exp}	SSQ_{trun}
1	46	90	0.087	0.0046	0.0067	0.0042
2	40	67	0.086	0.0072	0.0171	0.0099
3	43	75	0.083	0.0026	0.0099	0.0032
4	49	140	0.119	0.0052	0.0029	0.0017
5	48	137	0.121	0.0079	0.0023	0.0024
6	44	104	0.11	0.0047	0.0046	0.003
7	42	125	0.145	0.006	0.0019	0.0015
8	52	128	0.097	0.0034	0.004	0.0022
9	43	104	0.115	0.0051	0.0046	0.0032
10	92	365	0.087	0.0079	0.0017	0.0015
11	86	355	0.097	0.0093	0.00144	0.0014
12	76	267	0.094	0.0069	0.0036	0.0031
CV	55.08 ± 5.3	163.08 ± 30.3	0.103 ± 0.005			
CV	0.335	0.645	0.183			

S , number of species in the network; K , number of links in the network; C , coefficient of variation of the network; SSQ_{exp} , SSQ_{pow} and SSQ_{trun} , fitting values for exponential, power-law and truncated power-law distributions, respectively. In bold, the distribution that best fitted to the data (distribution with minimum SSQ). CV, mean \pm EE value for S , K and C in all networks. CV, coefficient of variation for all networks.

and the other developed ecological networks (Bascompte et al., 2003; Olesen et al., 2006; Verdu and Valiente-Banuet, 2008). The cumulative distribution for the plant co-occurrence network behaved as a truncated power law, which is associated with mutualistic interactions (Jordano et al., 2003). Many studies have shown that facilitative interactions are a primary factor in the organization of vegetation in arid ecosystems (Tielborger and Kadmon, 2000). Moreover, typical γ values for networks that have a high number of interactions, such as lexical networks (Solé et al., 2003), is between 2 and 3, but for mutualistic networks, the γ value is 1 (Montoya et al., 2006), which is more similar to the value in our study ($\gamma = 0.31 \pm 0.045$, mean \pm SE). The parameter of the truncation, ξ , was also the typical of mutualistic networks, being nearly 4 times higher than the average number of links per species (K/S) in the networks which presented a truncated-power law distribution (Montoya et al., 2006). The truncation occurs when there is a limit to the number of interactions that each of the most connected species can have (Amaral et al., 2000; Dunne et al., 2002; Montoya et al., 2006; Verdu and Valiente-Banuet, 2008). In our study, this limit might have been due to resource limitations. The distribution of resources (water and nutrients) among soil layers limits the number of species that can live there (Begon et al., 1988).

The connectance, C , obtained in our network is very small compared to that of mutualistic networks, and resemble more to food webs value (Olesen et al., 2006). In plant co-occurrence networks links are established by spatial co-occurrence, and not all associations may be due to facilitative interactions. In nature, plant species develop both positive and negative interactions and many species are able to exclude competitively to others and so, limit the number of their possible links. Moreover, in ecological networks, the species abundance is able to modify many community properties (Vázquez et al., 2009). For example, truncation can result from the relationship between the abundance of a species in a survey and the number of links, if interactions occur randomly but are proportional to a species' abundance (as one species becomes more abundant it establishes more links, Vázquez et al., 2009; Verdu and Valiente-Banuet, 2008). Random linkage is unlikely because the networks in our study were disassortative. In these networks, poorly linked species attach preferentially to the highly linked ones (Newman, 2002). Disassortative networks are expected in communities in which "nursery" relationships are an important part of the network. The nurse plants that have a high number of links are facilitating other individuals, which, in turn, have low number of links.

We can also discard random linkage if we focus in the behaviour of the analyzed particular species. In our study area, in all but one (*S. tenacissima*) of the species selected for individual analysis, the number of links was positively correlated with its abundance. This relationship was stronger in the two *Brachypodium* (*B. retusum* and *B. distachyon*) and *T. hyemalis*, and significant for *P. laevigata*, *P. purpurea*, and *L. multifida*, while for *Ch. humilis* there was no significant (Fig. 3). This positive correlation is the typical for ecological networks, where as a species becomes more abundant, it increases its probability of interact with other species (Vázquez et al., 2009). The relation between species associations and their self-organization was not so apparent, and only appeared for *B. dystichon*, *L. multifida* and *S. tenacissima* (Fig. 4). These responses can be explained attending to each plant life strategy.

In arid and semi-arid areas, typically, the vegetation is distributed in patches within a matrix of bare ground. Endogenous ecological processes produce this spatial structure (Tilman and Kareiva, 1997), with facilitation being one of the most relevant (Kefi et al., 2007). Strong spatial associations are often indicative of positive interactions (Choler et al., 2001). Attending to shrubs species responsible of patch formation in our community, we can distinguish two responses. On one side we have *Ch. humilis* and *P.*

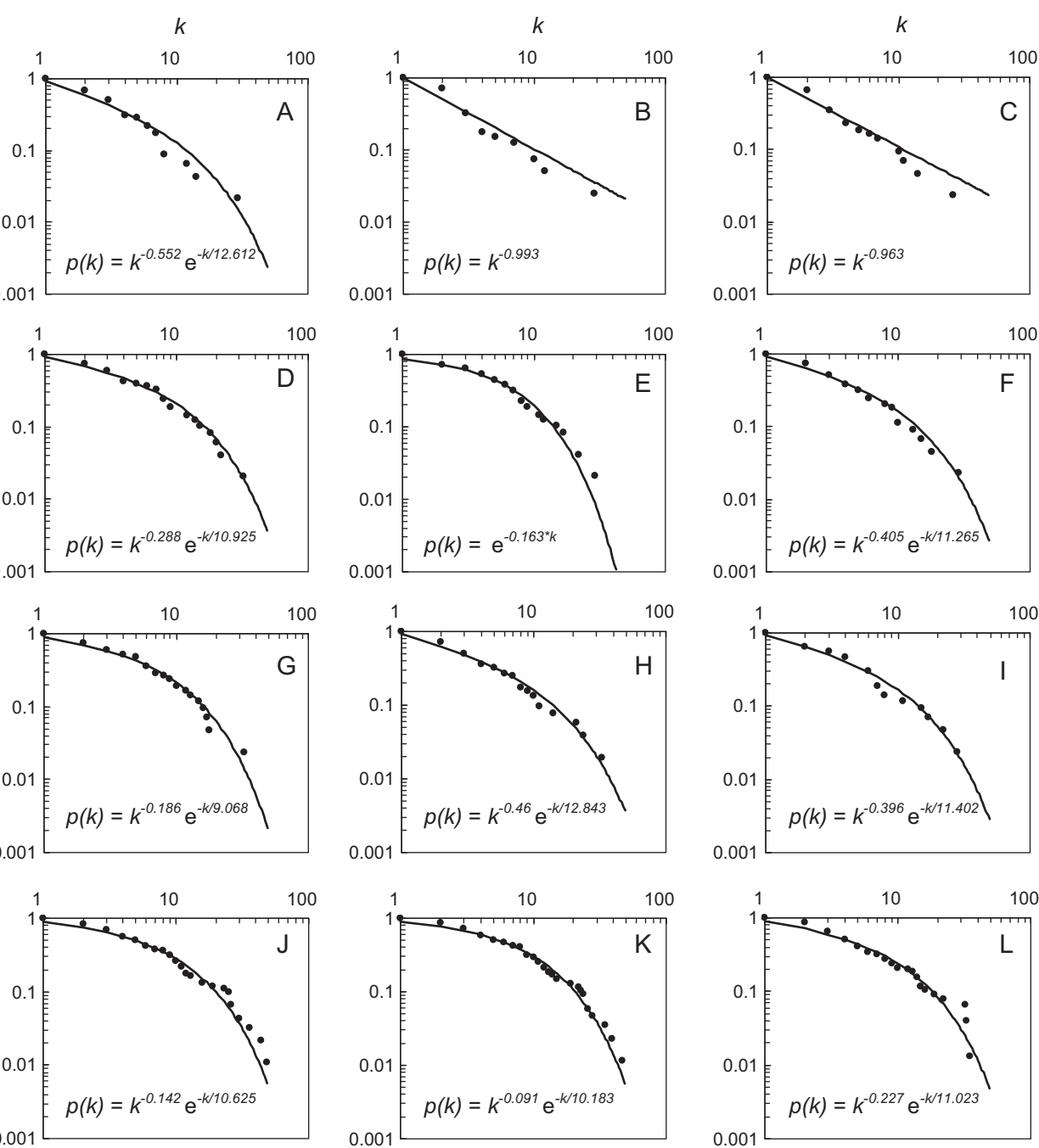
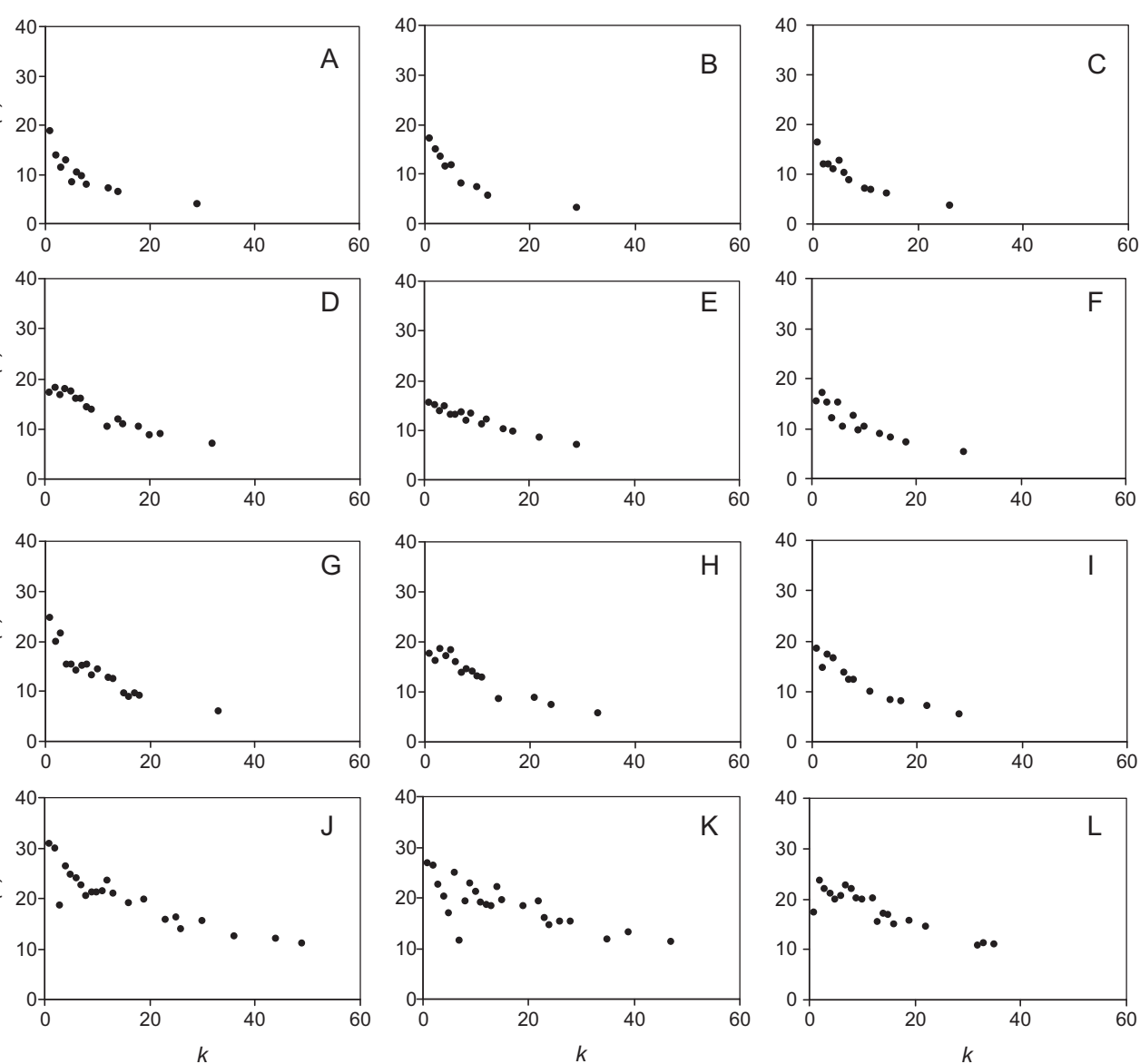


Figure 4. Relative distribution fitted functions. k is the number of links; $p(k)$ is the cumulative distribution of links per species. Solid lines represent the fitted function. A–L is the same as in Fig. 3. All of them have $R^2 > 0.9$.

two large shrubs which present no relation between their self organization (Fig. 4). These species are resistant to grazing in the area (e.g. grazing, Alados et al., 2004), so they tend to associate in patches with other species. On the other side are entomophyllous shrubs *L. multifida* and *T. hyemalis* (the former requires pollinator insects for reproduction). For entomophyllous species, attractiveness to animals increases with the number of links in recruitment abundance (Reynolds et al., 2009), and this leads to the formation of patches. The fit from forming close associations with other entomophyllous species forming vegetation patches (Alados et al., 2010). For *L. multifida*, while *L. multifida* increased its self-organization with the number of links, *T. hyemalis* appeared self-organized independently of the number of links. This may be due to the anti-microbial effect of *L. multifida* which develops under its canopy, which reduces nutrient

availability and interferes in other species development (Pugnaire et al., 2004), forming mono specific patches.

Relatively to plant species that do not form patches, we found another two responses. The gramineous annual *B. distachyon* is an opportunistic species that spread randomly and does not require a particular association, so it did not present organization. For *B. retusum* and *Ph. purpurea*, however, self-organization increased with the linkage. In semi-arid habitats, the perennial grass *B. retusum* only develops under the canopy of large shrubs forming clumped patches of plant associations along the area (Alados et al., 2006). The shrub species *Phlomis purpurea* presents lax space occupancy (i.e., it has low density of branches), allowing its association with other plant species and establishing in vegetation patches (Navarro et al., 2009). These associations are not specific,



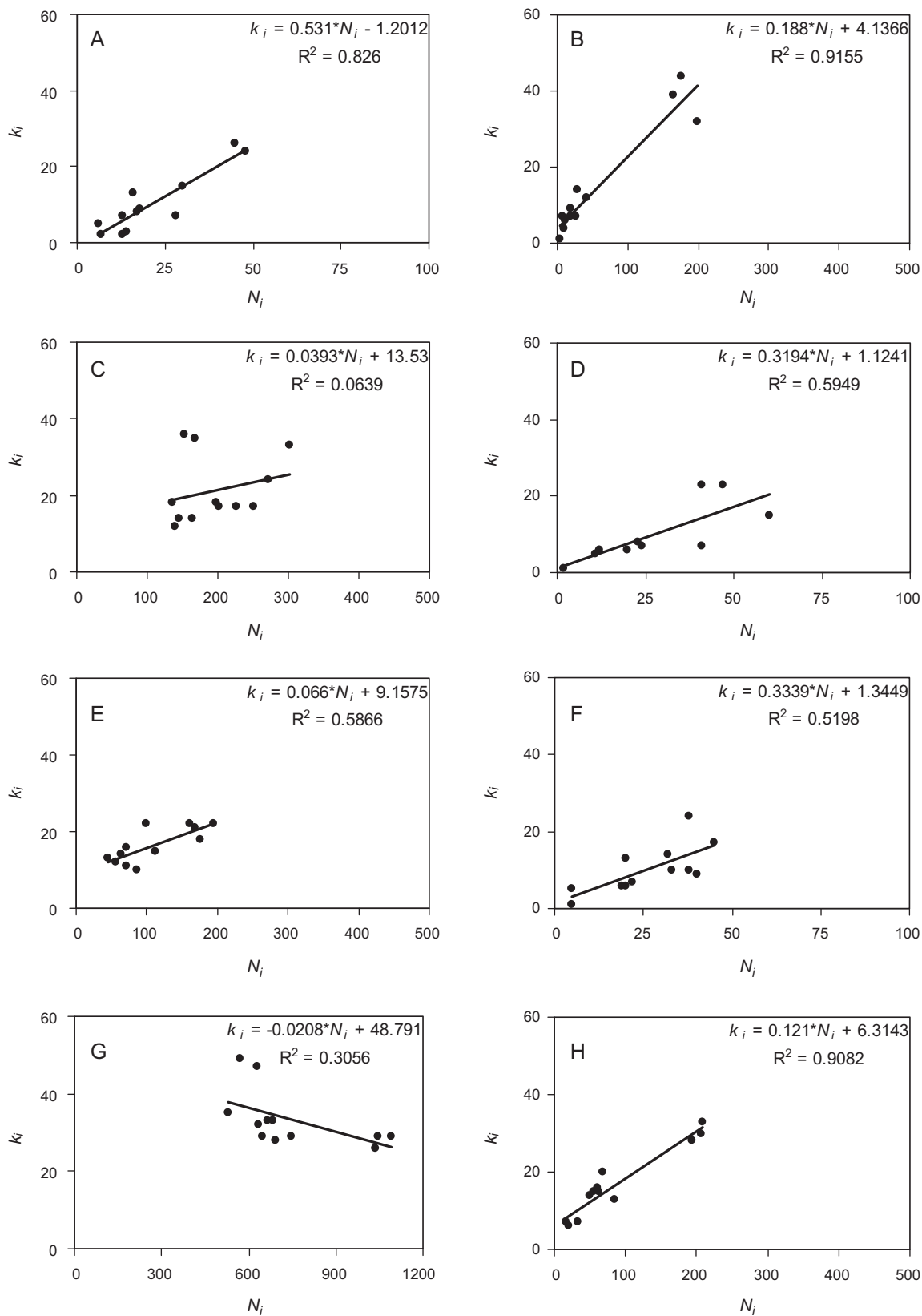
Relationship between number of links (k) and average nearest neighbour degree ($K_m(k)$) in all networks identified in the study area. A-L is Network code. All links are negative ($p < 0.05$), so networks are identified as disassortative.

retusum and *Ph. purpurea* associated with any of the shrubs capable of patch formation. Thus, they are species that benefit from the close association with other species (Valiente-Banuet 2006).

A particular comment must be done about *S. tenacissima*. This species was the most abundant and well-connected species in all networks, but its behaviour was entirely different from that of other species. As *S. tenacissima* increased in abundance it formed fewer associations with other plants. *Stipa tenacissima* has extensively branched rhizomes that become fragmented with withering (Haase et al., 1995), and can become locally dominant in favourable habitats preventing the establishment of other species (Alados et al., 2006). Previous studies have demonstrated that the traditional grazing developed in the study area favours the establishment of *S. tenacissima* (Alados et al., 2006). This behaviour is different to the typical found in other ecological networks, where abundance and linkage are positively correlated (Montoya et al., 2006; Vázquez et al., 2009). When the environment becomes less favourable for *S. tenacissima*, it forms organized patches, other species can settle at the edge of its patches, and, consequently, its associations increase.

Thus, it appears that each species develops a specific role within the community network, which can be deduced from the relationship between species abundance, linkage and self-organization. Indeed, as each species develops a particular role, links do not spread homogeneously throughout the network and irregularities in connections among nodes within ecological networks can have large effects on the dynamics of the community (Holland and Hastings, 2008). Moreover, power-law distributions are related to small-world properties (Amaral et al., 2000) and perturbations spread quickly throughout a community with these characteristics. This information can be useful for land management by helping to identify the species to which the most attention should be paid, both in terms of their abundance and linkage and their role in the community.

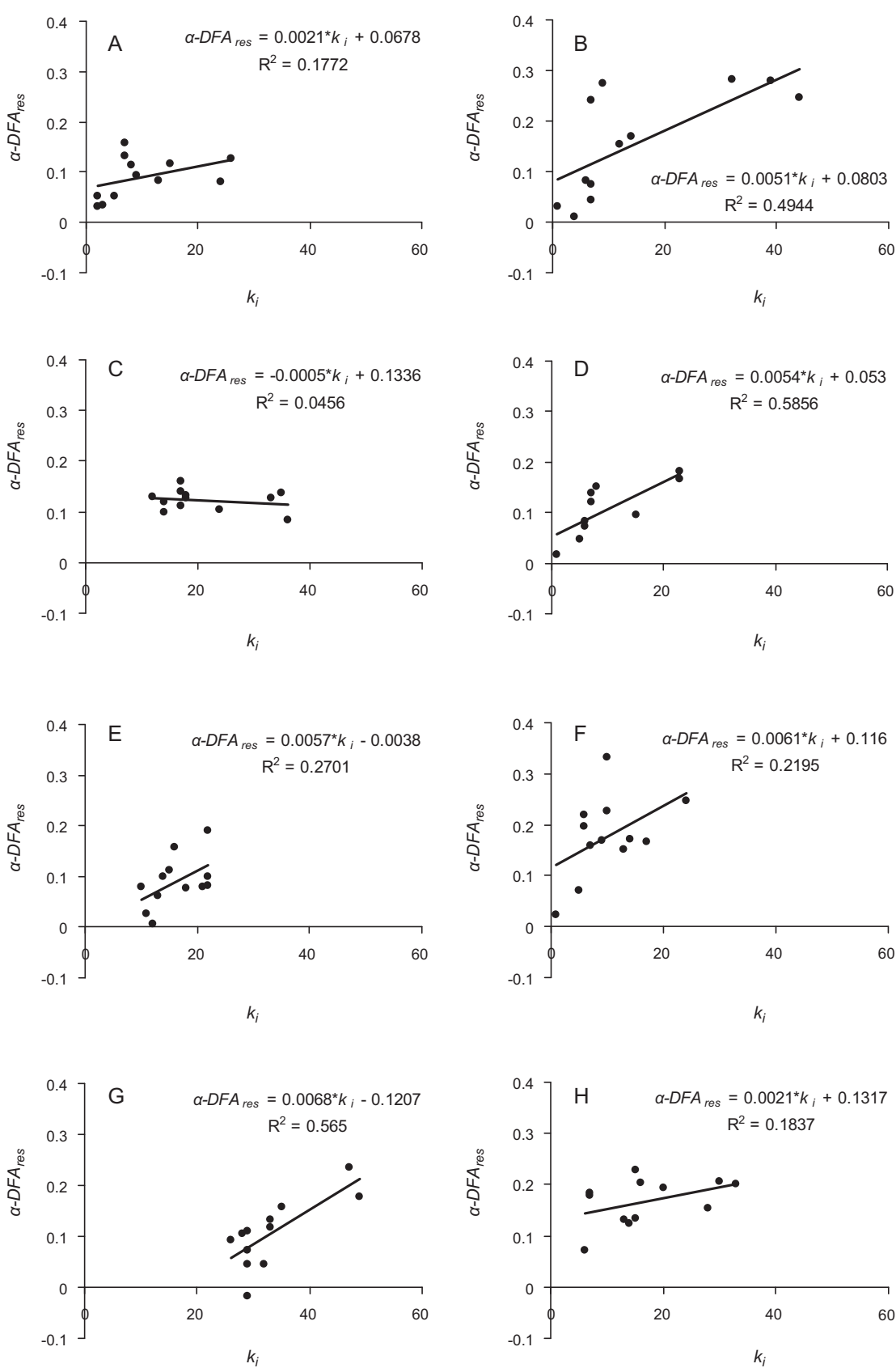
Positive feedback from facilitation processes can lead to self-organized vegetation patterns in semi arid ecosystems (Alados et al., 2006). There, 'nurse' shrub species form vegetal patches (*Ch. humilis* and *P. laevigata*), which are particularly self-organized if shrubs are entomophyllous (*L. multifida* and *T. hyemalis*). These patches are then employed as settlement places by species as *B. retusum* and *Ph. Purpurea*. Together with patches, annuals (*B.*



Relationship between species connectivity (k_i) and abundance (N_i). (A) *Brachypodium dystachion* ($p < 0.01$); (B) *Brachypodium retusum* ($p < 0.01$); (C) *Chamaerops humilis* ($p < 0.05$); (D) *Lavandula multifida* ($p < 0.05$); (E) *Periploca laevigata* ($p < 0.05$); (F) *Phlomis purpurea* ($p = 0.07$); (G) *Stipa tenacissima* ($p > 0.05$); (H) *Thymus hyemalis* ($p < 0.01$).

and competitive colonizers (*S. tenacissima*) appears in the community. The self-organization of plant species in spatial patterns that are visible in the field (Kefi et al., 2007) and this phenomenon requires further study. Quantitative

mutualistic networks are characterized by a small number of strong dependencies, their asymmetry, and have high heterogeneity in species' bond strength (Bascompte et al., 2006). Thus, to understand better the role of these species in a network, a



Relationship between Alpha-DFA_{res} of species and species connectivity (k_i). (A) *Brachypodium dystachion* ($p > 0.1$); (B) *Brachypodium retusum* ($p < 0.1$); (C) *Chamaerops* ($p > 0.1$); (D) *Lavandula multifida* ($p < 0.05$); (E) *Periploca laevigata* ($p > 0.1$); (F) *Phlomis purpurea* ($p > 0.1$); (G) *Stipa tenacissima* ($p < 0.05$); (H) *Thymus hyemalis*

approach is needed (Vázquez et al., 2009). Moreover, each can be implemented on different gradients to test the variation in the organization of networks and identify the interactions among species (Brooker et al., 2008). The models that are expected would be useful in identifying the shifting thresholds in order to anticipate irreversible processes (Scheffer et al., 2001). A better understanding of the mechanisms involved in the interactions among species and the organization within communities will improve our understanding on ecosystems conservation.

Acknowledgements

This work was made possible by the financial support of CEBCE (CGL 2008-0065 of the Spanish Ministry of Science and Innovation), and grant JAEPRE from the National Research Council of Spain. We thank Bruce MacWhirter for critically reading and providing helpful suggestions on the manuscript, and Bai-Lian Han for its helpful suggestions.

References

Alatorre-Castellón, P., Ballester, P., Navas, D., Escos, J.M., Navarro, T., Cabezudo, B., 2009. Association between competition and facilitation processes and vegetational patterns in alpha steppes. *Biol. J. Linn. Soc.* 87, 103–113.

Alatorre-Castellón, P., Navarro, T., Komac, B., Pascual, V., Rietkerk, M.A.X., 2010. Dispersal abilities affect spatial patterns in fragmented landscapes. *Biol. J. Linn. Soc.* 100, 935–947.

Alatorre-Castellón, P., Pueyo, Y., Barrantes, O., Escós, J., Giner, L., Robles, A.B., 2004. Variations in vegetation patterns and vegetation cover between 1957 and 1994 in a Mediterranean ecosystem. *Landsc. Ecol.* 19, 543–559.

Alatorre-Castellón, P., Pueyo, Y., Giner, M.L., Navarro, T., Escos, J., Barroso, F., Cabezudo, B., 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological control by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecol. Model.* 163, 1–17.

Alatorre-Castellón, P., Weber, D.N., 1999. Lead effects on the predictability of reproductive success in fathead minnows (*Pimephales promelas*): a mathematical model. *Toxicol. Chem.* 18, 2392–2399.

Alatorre-Castellón, P., Guimaraes Jr., P.R., Lewinsohn, T.M., 2007. On nestedness analysis: linking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116, 716–722.

Alatorre-Castellón, P., Scala, A., Barthélémy, M., Stanley, H.E., 2000. Classes of small-world networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97, 11149–11152.

Alatorre-Castellón, P., Miller, A.E., Bowman, W.D., Suding, K.N., 2008. Nitrogen preferences and soil feedbacks as influenced by neighbors in the alpine tundra. *Ecology* 89, 625–636.

Alatorre-Castellón, P., 2007. Networks in ecology. *Basic Appl. Ecol.* 8, 485–490.

Alatorre-Castellón, P., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 9383–9387.

Alatorre-Castellón, P., Jordano, P., Olesen, J.M., 2006. Asymmetric coevolutionary networks and biodiversity maintenance. *Science* 312, 431–433.

Alatorre-Castellón, P., Harper, J.L., Towns, C.R., 1988. *Ecología: Individuos Poblaciones y Comunidades*. Omega, Barcelona.

Alatorre-Castellón, P., Latorre, V., Moreno, Y., Chavez, M., Hwang, D.U., 2006. Complex networks: structure and dynamics. *Phys. Rep.* 424, 175–308.

Alatorre-Castellón, P., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieses, L.A., Kunstler, G., et al., 2009. Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, G., et al., 2009. Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., et al., 2009. Schippers, K., Seifan, M., Touzar, B., Michalet, R., 2008. Facilitation communities: the past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96, 18–34.

Alatorre-Castellón, P., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into classical theory. *Trends Ecol. Evol.* 18, 119–125.

Alatorre-Castellón, P., Delucia, E.H., Moore, D., Nowak, R., Schlesinger, W.H., 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert shrub communities. *Ecology* 77, 2130–2141.

Alatorre-Castellón, P., 1996. Demographic consequences of drought in the herbaceous species *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and competition. *Oecologia* 106, 144–152.

Alatorre-Castellón, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on desert shrub communities in alpine plant communities. *Ecology* 82, 3295–3308.

Alatorre-Castellón, P., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002. Food-web structure and network complexity: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 12917–12922.

Alatorre-Castellón, P., Albert, M.J., Pita, J.M., Perez-Garcia, F., 2000. Inhibitory effects of *Urtica dioica* on the germination of the gypsophyte *Helianthemum aegyptium*. *Plant Ecol.* 148, 71–80.

Alatorre-Castellón, P., Sunshine, M.H., 1964. A Study of Biased Friendship Net. Syracuse University Press, Syracuse, NY.

Alatorre-Castellón, P., Wagner, A., 2000. The small world of metabolism. *Nat. Biotechnol.* 18, 119–122.

Alatorre-Castellón, P., 1952. Some considerations in the use of point quadrats for the study of vegetation. *Aust. J. Sci.* 5, 1–41.

Haase, P., Pugnaire, F.I., Incoll, L.D., 1995. Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass *Stipa tenacissima* L. during masting. *J. Arid Environ.* 31, 55–65.

Hilborn, R., Mangel, M., 1997. *The Ecological Detective*. Princeton University Press, Princeton.

Holland, M.D., Hastings, A., 2008. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. *Nature* 456, 792–795.

Holzappel, C.A., Mahall, B.E., 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80, 1747–1761.

Huxman, M., Beane, S., Raffaelli, D., 1996. Do parasites reduce the chances of tripartite interaction in a real food web? *Oikos* 76, 284–300.

Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., et al., 2009. Edwards, F., Figuerola, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., Van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Ecological networks – beyond food webs. *J. Anim. Ecol.* 78, 253–269.

Jeong, H., Tombor, B., Albert, R., Oltval, Z.N., Barabási, A.L., 2000. The large-scale organization of metabolic networks. *Nature* 407, 651–654.

Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129, 657–677.

Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M., 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecol. Lett.* 6, 69–81.

Kefi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., ElAich, A., De Ruiter, P.C., 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449, 213–217.

Kefi, S., Van Baalen, M., Rietkerk, M., Loreau, M., 2008. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *Am. Nat.* 172, E1–E17.

Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943–1967.

Levine, J.M., 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* 80, 1762–1769.

Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., 2003. Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84, 3186–3197.

Mommott, J., Martinez, N.D., Cohen, J.E., 2000. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *J. Anim. Ecol.* 69, 1–15.

Montoya, J.M., Pimm, S.L., Sole, R.V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442, 259–264.

Navarro, T., Pascual, V., Virginia, Cabezudo, Baltasar, Alados, Concepcion, 2009. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain. *Candollea* 64, 16.

Newman, M.E.J., 2002. Assortative mixing in networks. *Phys. Rev. Lett.* 89, 2087011–2087014.

Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P., 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *J. Theor. Biol.* 240, 270–276.

Oyonarte, C., Perez-Pujalte, A., Gil, C., Sanchez, G., 1999. Cartografía y Delimitación de Unidades Geomorfoedáficas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Junta de Andalucía, Sevilla.

Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100, 65–75.

Passera, C.B., 1999. Propuestas Metodológicas Para la Gestión de Ambientes Forestales Naturales de Zonas Áridas y Semiáridas. Universidad de Granada.

Peinado, M., Alcaraz, F., Martinez-Parras, J.M., 1992. Vegetation of southeastern Spain. J. Cramer, Berlin.

Peng, C.K., Buldyrev, S.V., Goldberger, A.L., Havlin, S., Sciortino, F., Simons, M., Stanley, H.E., 1992a. Fractal landscape analysis of DNA walks. *Physica A* 191, 25–29.

Peng, C.K., Buldyrev, S.V., Goldberger, A.L., Havlin, S., Sciortino, F., Simons, M., Stanley, H.E., 1992b. Long-range correlations in nucleotide sequences. *Nature* 356, 168–170.

Peng, C.K., Buldyrev, S.V., Havlin, S., Simons, M., Stanley, H.E., Goldberger, A.L., 1994. Mosaic organization of DNA nucleotides. *Phys. Rev. Lett.* 49, 1685–1689.

Pugnaire, F.I., Armas, C., Valladares, F., 2004. Soil as a mediator in plant–plant interactions in a semi-arid community. *J. Veg. Sci.* 15, 85–92.

Reynolds, A.M., Sword, G.A., Simpson, S.J., Reynolds, D.R., 2009. Predator percolation. Insect outbreaks, and phase polyphenism. *Curr. Biol.* 19, 20–24.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.

Solé, R.V., Ferrer-Cancho, R., Montoya, J.M., Valverde, S., 2003. Selection, tinkering, and emergence in complex networks. *Complexity* 8, 14.

Sole, R.V., Montoya, J.M., 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 2039–2045.

Thompson, J.N., 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley & Sons, New York.

Tielbörger, K., Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81, 1544–1553.

Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16.

Tilman, D., Kareiva, M., 1997. *Spatial Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Valiente-Banuet, A., Rumebe, A.V., Verdú, M., Callaway, R.M., 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 16812–16817.

Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., Chacoff, N.P., 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Ann. Bot.* 103, 1445–1457.

Verdu, M., Valiente-Banuet, A., 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *Am. Nat.* 172, 751–760.

Watts, D.J., 1999. *Small Worlds: The Dynamics of Networks Between Order and Randomness*. Princeton University Press, Princeton.

Watts, D.J., Strogatz, S.H., 1998. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature* 393, 440–442.

This article in press as: Saiz, H., Alados, C.L., Structure and spatial self-organization of semi-arid communities through plant–occurrence networks. *Ecol. Complex.* (2011), doi:10.1016/j.ecocom.2011.02.001

Effect of *Stipa tenacissima* L.
on the structure of plant
co-occurrence networks in a
semi-arid community

Saiz · Concepción L. Alados

Effect of *Stipa tenacissima* L. on the structure of plant occurrence networks in a semi-arid community

Received: 28 July 2010 / Accepted: 10 February 2011
 Ecological Society of Japan 2011

Abstract Network approaches can increase our understanding of both changes in ecosystems and the role that individual species play in such changes. In ecology, networks have been applied mainly to the study of food webs and mutualistic interactions, with few studies on plant communities. This study used a network approach to examine a semi-arid plant community along a *Stipa tenacissima* abundance gradient at two locations in SE Spain: (1) an open shrub land where *S. tenacissima* is a highly competitive species, and (2) an alpha steppe where *S. tenacissima* forms the end stable successional community. In alpha steppe, the influence of slope was examined. We detected that *S. tenacissima* influenced the network structuring process, and that network specialization changed along the gradient. In open shrub land when *S. tenacissima* became abundant, it dominated the community and other species disappeared. This resulted in a reduction of the number of links that *S. tenacissima* established. At the alpha-steppe, *S. tenacissima* coexists with other species, developing more links as it becomes more abundant. On gentle slope of alpha steppe, *S. tenacissima* is more competitive and becomes dominant for high abundance values, increasing its links with other species. The organization of networks varied similarly in both locations. When plant species reduce their abundance and number, links are more heterogeneously distributed in networks. This is due to a concentration of most of the links around a few species, particularly *S. tenacissima*, which is the most abundant in this case. We conclude that, in order

to study plant communities, it is convenient to consider the properties of individual components together with the interaction between them.

Keywords Ecological network · Spatial network · Plants association · *Stipa tenacissima* · Semi-arid environment · Cabo de Gata-Níjar Natural Park Spain

Introduction

For nearly half a century, network theory has been used to study the interactions among species within ecological communities (Paine 1966; May 1974), but only recently have network approach becomes a common means of studying biological systems (Jordano 1987; Dunne et al. 2002; Bascompte 2007). Network approaches are derived from mathematical graph theory (Erdos 1959), and have been used most extensively in the study of food webs (Paine 1966; Pimm et al. 1991) and, more recently, in the study of mutualistic networks (i.e., networks that contain species that mutually benefit from the interactions between them; e.g., plant and pollinator, plant and seed dispersers; Jordano 1987; Olesen et al. 2006). Although the theoretical aspects of network analyses have been well studied, there is a lack of studies testing hypotheses with real data (e.g., the variation in characteristics of the networks along a given gradient, but see Burkle and Irwin 2009; Johnson et al. 2009; Jordán and Osvath 2009). This is due to the difficulty in obtaining reliable information about species interactions, or shortcomings in the taxonomical resolution of the data, which hamper the comparison between different zones (Pimm et al. 1991; Cohen 1993; Hall and Raffaelli 1993). The study of the changes that networks experience due to certain processes is a fruitful area of research because it can help identify critical points in which ecosystems switch abruptly from one stable state to another (Scheffer et al. 2001), which might serve as indicators when putting into practice conservation or protection strategies.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s11284-011-0818-3) contains supplementary material, which is available to authorized users.

Concepción L. Alados (✉) · C. L. Alados
 Spanish Institute of Ecology (CSIC),
 Montañana 1005, P.O. Box 13034,
 Zaragoza, Spain
 e-mail: hsaiz@ipe.csic.es
 e-mail: alados@ipe.csic.es
 Tel: +34-976-716034
 Fax: +34-976-716034

Published online: 16 March 2011

ecosystems, plant species interact in various ways (ecological interactions, e.g., modification of incoming radiation, Maestre et al. 2001; chemical interactions, e.g., allelopathy, Escudero et al. 2000), and these interactions usually include an spatial component (species interacts differentially with their nearest neighbors, Tilman 1994; Callaway et al. 2003). These relationships can have a positive or a negative effect on a given species (Callaway et al. 2003; Bruno et al. 2003; Maestre et al. 2003), and the mechanisms of these interactions are responsible for the formation of spatial patterns, particularly in arid ecosystems (Rietkerk et al. 2002). In this environment, plant species tend to associate in self-organized vegetation patches where survivability is increased. These patches are formed mainly by shrub species, which present a layer of annual and perennial herbs under their canopy (Bruno et al. 1994; Pugnaire et al. 1996). The network approach has been applied already to study plant–plant interactions in semi-arid ecosystems (Verdú and Valiente-Banuet 2008). However, the emphasis of the study was on positive interactions only. In natural communities, both positive and negative interactions occur simultaneously and the net effect is responsible for the final composition of the vegetation (Holzapfel and Callaway 1999; Tielborger and Kadmon 2000). Furthermore, the nature of the interactions can vary in space and time (e.g., plant species tend to develop more positive interactions in harsh environments than in more favorable environments, where negative interactions predominate (Greenlee and Callaway 1996). It is necessary to study plant species that present a well-known behavior in order to determine whether there is a relationship between network properties and the behavior that the species develops in the community. One such species is *Stipa tenacissima* L., a tussock grass that is distributed widely in Mediterranean areas of southeastern Spain. In natural communities, the interactions between *S. tenacissima* and other plant species can be positive or negative depending on the environmental circumstances (e.g., acting as a facilitator or competitor, Alados et al. 2003; Maestre et al. 2003; Armas et al. 2009). This study aims to examine the role of *S. tenacissima* in structuring the vegetation network of a semi-arid plant community, by comparing areas that differ in the facilitative–competitive abilities of *S. tenacissima*. Specifically, we aim to assess the effect that *S. tenacissima* has in the facilitative–competitive interactions that it develops with other plants; and to identify the influence that *S. tenacissima* exerts on the organization of the associations in a semi-arid plant community of Cabo de Gata-Níjar Natural Park (Spain).

Methods

Study area

The study was performed in Cabo de Gata-Níjar Natural Park, SE Spain, which was established in 1987.

The 37,570-ha park is located in the Mediterranean coastline and the maximum elevation is 493 m (El Fraile Peak). The climate is Mediterranean semi-arid, with an average annual rainfall of 193.9 mm and a mean annual temperature of 19.4°C (Passera 1999). Historically, traditional agro-pastoral systems exploited the area, with cereal cultivation on the floodplains and livestock (sheep and goat) grazing on the slopes.

Data were collected from two locations within the park, taking into account the different behavior that *S. tenacissima* can exhibit in semi-arid communities. The first location was in the southern section of the park, where volcanic mountains with highly stony soils predominate (Oyonarte et al. 1999). In this area, vegetation is characterized by open shrub land with large-medium shrubs as *Chamaerops humilis* L., *Genista umbellata* L. and *Phlomis purpurea* L., and thorny bushes such as *Periploca laevigata* Aiton (Peinado et al. 1992). In this community *S. tenacissima* colonizes the gaps that form in patches of vegetation (e.g., caused by grazing activity, Alados et al. 2003). The second location was in an alpha steppe area in the northern section of the park, where *S. tenacissima* is one of the predominant species at the apex of the successional stable community (Peinado et al. 1992). Vegetation is composed of dense shrubs such as *C. humilis*, *Pistacea lentiscus* L. and *Rhamnus lycioides* L., inside a matrix of tussock grasses (Alados et al. 2006). In this steppe, *S. tenacissima* is able to facilitate the growth of other species (Maestre et al. 2003).

Ecological features of *S. tenacissima*

The variable behavior of *S. tenacissima* might be explained by its growing via extensively branched rhizomes (Haase et al. 1995). Rhizomes can become fragmented through withering, which allows the plant to survive in harsh environments. This strategy can even lead to the exclusion of other species due to the *S. tenacissima*'s high competitiveness (Alados et al. 2003), particularly through the high uptake of soil resources developed by this species (Maestre and Cortina 2004). In semi-arid shrub lands where degradation is occurring, *S. tenacissima* is able to colonize the gaps caused by the deterioration process. Thus, *S. tenacissima* forms patches that are resistant and, as degradation increases, it becomes the predominant plant species. In alpha steppe, adaptation of co-occurring species to the dominance of *S. tenacissima* results in facilitation by the amelioration of arid microclimatic conditions (Cammaraat et al. 2002; Maestre et al. 2003; Alados et al. 2006). Nevertheless, the behavior of rhizomes in such locations is affected by the slope (Alados et al. 2006). When the slope is steep, rhizomes cannot establish properly and *S. tenacissima* reduces its survival capacity. On the other hand, when the slope is shallow, rhizomes confer more competitive capability, allowing *S. tenacissima* to displace other species.

ch of the two locations, four sites with different *S. tenacissima* abundance were selected (Fig. 1). Inside each location, sites were selected with similar soil types and exposures based on previous landscape analyses (García et al. 2004). As the behavior of *S. tenacissima* in the steppe varies depending on the slope (Alados et al. 2004), data were collected on steep (20°–30°) and gentle (< 20°) slopes, which were separated by not more than 100 m. Thus, data were collected from open shrub land (OS), alpha steppe with gentle slope (AS⁻), and alpha steppe with steep slope (AS⁺).



Cabo de Gata-Níjar National Park. The study areas are located in the southern and northern sections of the park (A open shrub land; B alpha steppe). Each point represents one study site. In each site of alpha steppe, zones with steep and gentle slope were defined.

1 Arrangement of transects for data collecting

Location	Habitat	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4
Open Shrub land		OS1 (3)	OS2 (3)	OS3 (3)	OS4 (3)
	N_{St}	707.33 ± 16.17	800 ± 35.36	877.33 ± 9.84	1,263.33 ± 44.46
Alpha Steppe	Slope < 10°	AS ⁻ 1 (4)	AS ⁻ 2 (4)	AS ⁻ 3 (4)	AS ⁻ 4 (4)
		N_{St}	1,006 ± 66.59	1,216 ± 32.27	1,278.75 ± 93.46
	Slope 20°–30°	AS ⁺ 1 (4)	AS ⁺ 2 (4)	AS ⁺ 3 (4)	AS ⁺ 4 (4)
		N_{St}	579 ± 37.13	1,452.25 ± 63.45	1,220 ± 88.25

Numbers in parentheses are the number of transects developed in each site

Numbers 1–4 in sites reflect and increase in *S. tenacissima* abundance (N_{St}). Note that AS⁺ sites are ranked relative to the values in sites

are expressed as mean ± SE of transects developed in each site

OS Open Shrub land, AS⁻ Alpha Steppe with gentle slope, AS⁺ Alpha Steppe with steep slope

Vegetation was surveyed in April 2001 in OS, and in April 2003 in AS. At each site, data were collected using the Point-Intercept Method every 20 cm (Goodall 1952) along 500-m-long linear transects running parallel to the slope (i.e., the slope remained constant in each transect). For each transect, the species present at each point were recorded. The abundance for a species *i* (N_i) was the number of points along the transect at which the species appears. In OS, three transects were established at each site, and in AS, there were eight transects per site (four for AS⁻ and four for AS⁺, Table 1).

A plant–plant co-occurrence network was created for each transect. In those networks, species are treated as nodes, which are considered linked if they occur at least once at the same intercept point on a given transect. Networks were derived from the adjacency matrix **R** (Boccaletti et al. 2006) with size $S \times S$, where S is the total number of species that occurred in the transect.

$$R = [a_{ij}]_{S \times S} = [a_{ji}]_{S \times S}$$

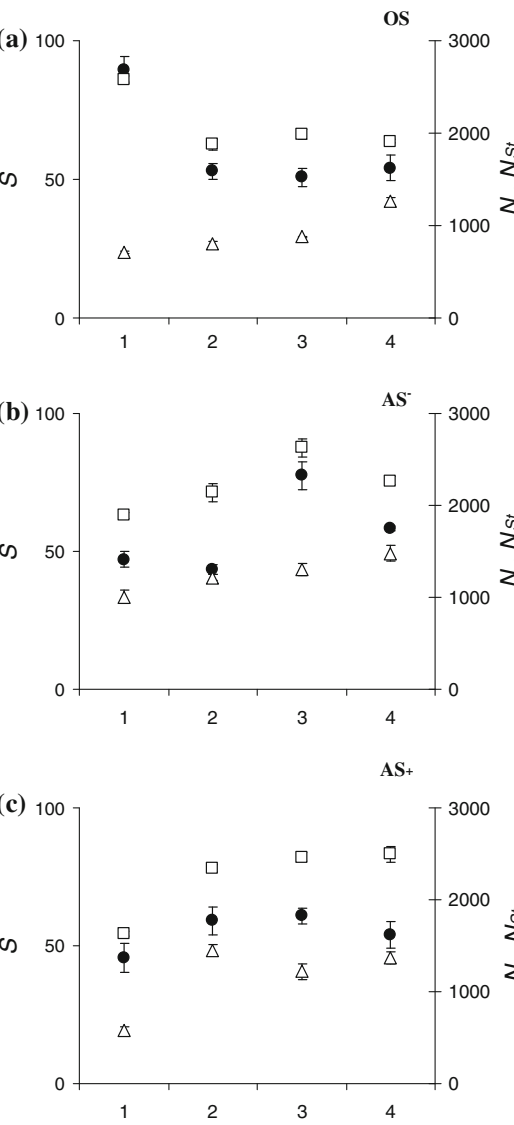
$$\text{where } a_{ij} \begin{cases} 1, & \text{if } S_i \text{ and } S_j \text{ co-occur} \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases}$$

The number of links (K) in a network was the sum of the elements of the matrix divided by 2 (because the co-occurrence A–B is the same as B–A). The three habitats were characterized using their values of S and Evenness [$E' = \text{Shannon index}/\text{Ln}(S)$] of transects, and K in the networks. To identify the associations between *S. tenacissima* and the remaining species of the plant community, in each habitat the correlation between *S. tenacissima* abundance (N_{St}) and number of links (k_{St}) was calculated for each transect. For comparative purposes, we evaluated the relationship between the total abundance of all species ($N = \sum N_i$) and the number of connections (K) within each network. Networks were generated using Matlab R2009 (MathWorks; <http://www.mathworks.com>) and Netdraw (Analytic Technologies; <http://www.analytictech.com/netdraw/netdraw.htm>).

The organization of each of the networks was analyzed using the cumulative distribution, $p(k)$; of the number of links per species. This distribution reflects the probability that a node chosen randomly in a network

least k links (Boccaletti et al. 2006). The cumulative distributions were fitted to a power law distribution $p(k) = k^{-\gamma}$, and the value of γ was used as a

measure of the degree of organization of the networks. This cumulative distribution has been used to study the structure of interactions in ecological communities (Jordano et al. 2003; Montoya et al. 2006), and provides valuable information about the processes that organize the network and the resistance to catastrophic events (e.g., species removal, Sole and Montoya 2001). Networks with a degree distribution that decays with a power law tail are scale-free networks. Scale-free networks emerge in the context of a growing network in which new nodes connect preferentially to the more



Variation of plant communities along *Stipa tenacissima* abundance gradient in **a** open shrub land (OS), **b** alpha steppe with slope (AS⁻), **c** alpha steppe with steep slope (AS⁺). Black circles, Number of species (S), white squares total abundance (N), white triangles abundance of *S. tenacissima* (N_{St}). Numbers 1–4 represent an increase in *S. tenacissima* abundance (N_{St}). In AS⁺, sites were ranked according to AS⁻. Values are expressed as mean \pm SE of transects

2 Results for each of the habitats examined in Cabo de Gata Natural Park

S	K	E'
61.83 ± 5.13 (0.288)	163.08 ± 60.71 (0.645)	0.558 ± 0.029 (0.182)
56.5 ± 3.71 (0.263)	133.31 ± 30.45 (0.457)	0.506 ± 0.018 (0.142)
54.81 ± 2.55 (0.186)	134.81 ± 22.38 (0.332)	0.531 ± 0.015 (0.11)

Values are expressed as mean \pm SE (CV) of all transects in each habitat. S number of species, K number of links, E' evenness (Shannon $-\ln S$)

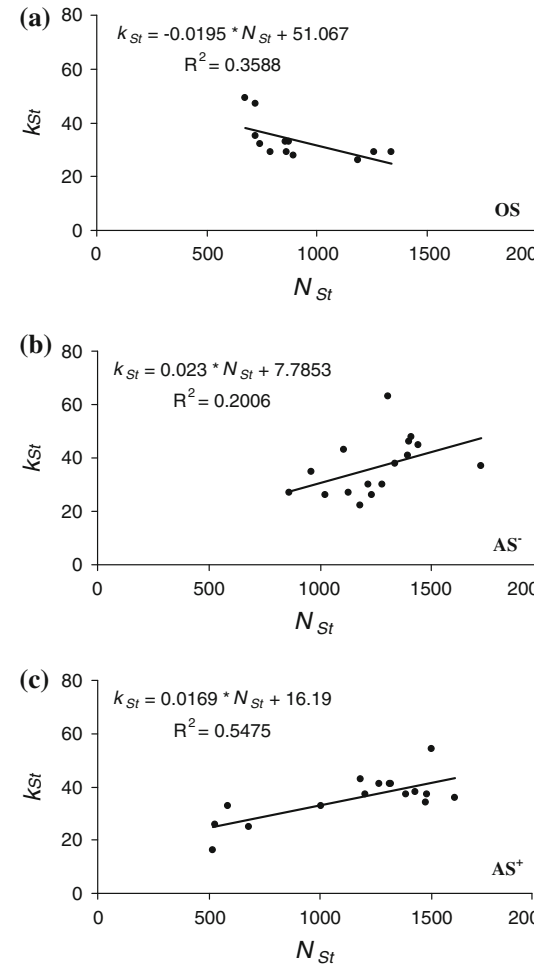


Fig. 3 Abundance and connectivity of *S. tenacissima* for **a** OS, **b** AS⁻, **c** AS⁺ in Cabo de Gata Natural Park. N_{St} Abundance of *S. tenacissima*, k_{St} number of links of *S. tenacissima*. At AS⁺, correlation was statistically significant ($P < 0.05$)

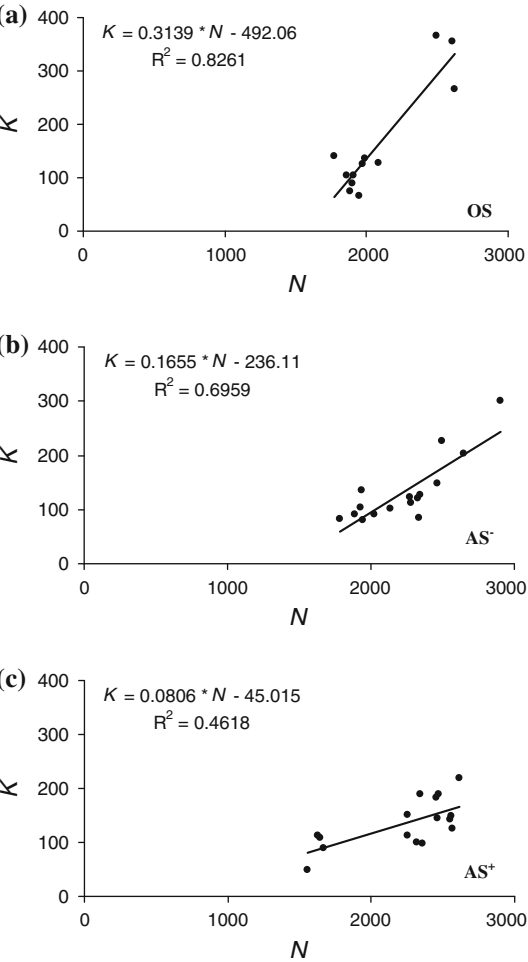


Fig. 2 Total abundance and connectivity for **a** OS, **b** AS⁻, **c** AS⁺ in Cabo de Gata Natural Park. *N* Total abundance, *K* total number of links. At all habitats, correlations were statistically significant ($P < 0.05$).

connected nodes in the network (Amaral et al. 2000). This scale may be broken by constraints limiting the addition of new links and driving to different distributions (e.g., exponential if vertices connect randomly). Analyses were performed using SPSS 17 (SPSS Inc., Chicago, IL).

Results

In Cabo de Gata Natural-Níjar Park, a total of 272 species were documented, with *S. tenacissima* the most abundant in all transects. In each location, sites were ranked from 1 to 4 based on the abundance of *S. tenacissima*, and sites in AS were ranked based on the abundance of *S. tenacissima* at gentle slope, which is the preferred topography for *S. tenacissima* as rhizomes are able to become more strongly established. For OS, with the increase of *S. tenacissima* abundance in the plant community the number of species and overall abundance decreased (Fig. 2a). In AS the reverse was true; the

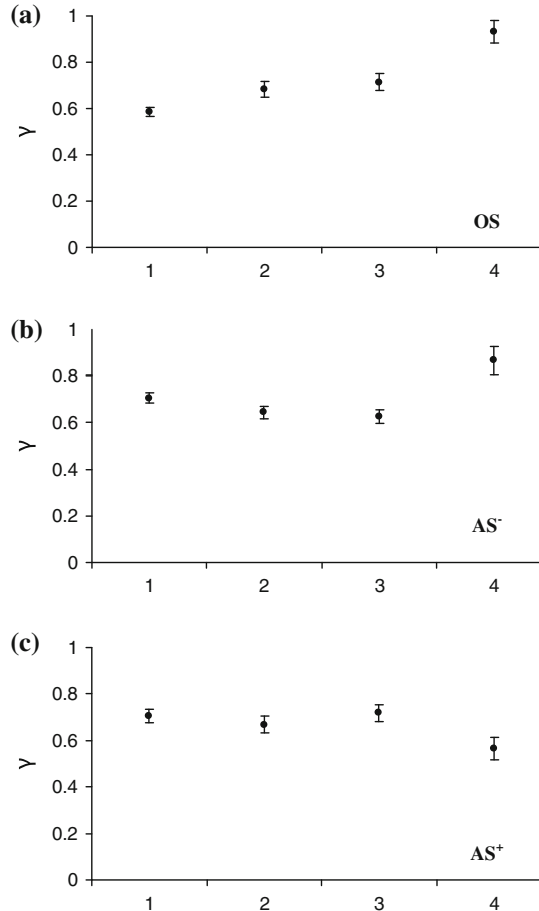


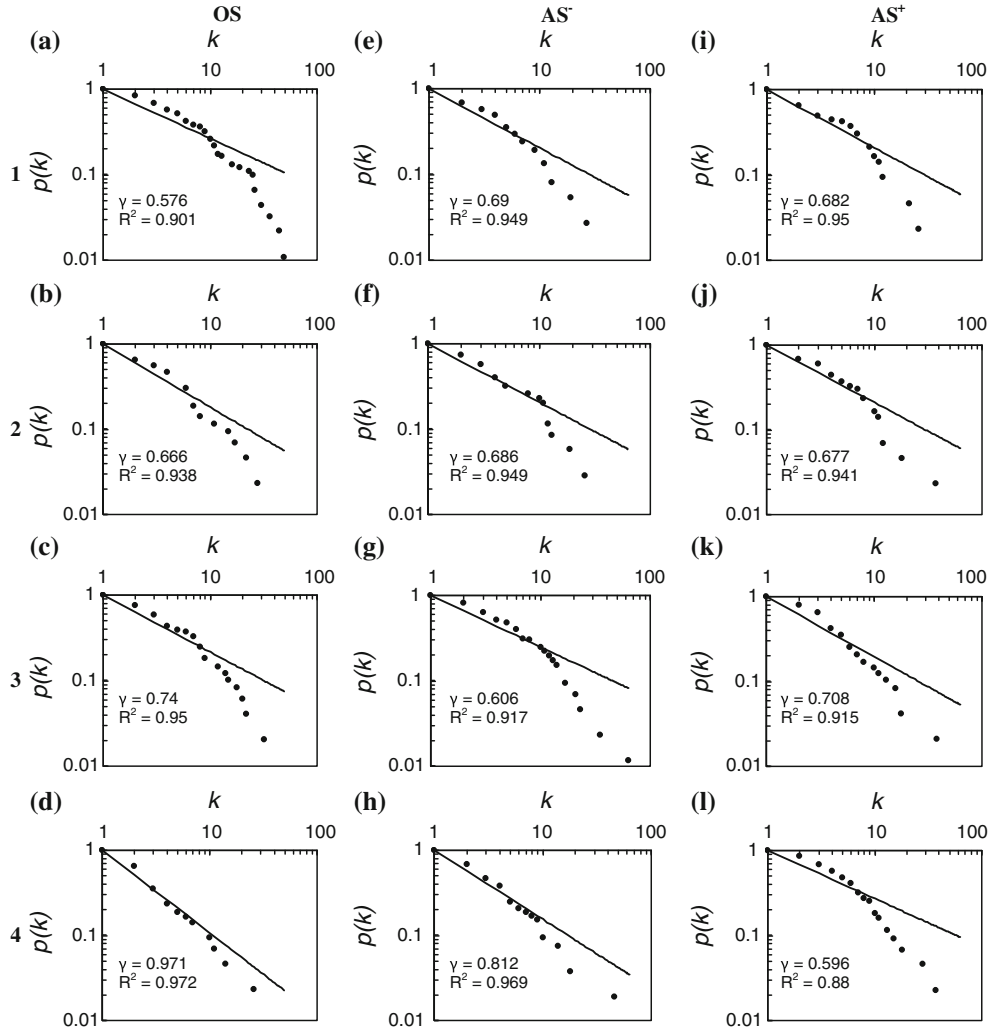
Fig. 5 Gamma values for **a** OS, **b** AS⁻, **c** AS⁺ in Cabo de Gata Natural Park. Mean γ value of the cumulative node degree distribution for each site of the study areas. Numbers 1–4 reflect an increase in *S. tenacissima* abundance (N_{St}). In AS⁺ sites are ranked according to AS⁻. Values are expressed as mean \pm SE.

abundance of *S. tenacissima* was related positively with overall abundance, except at one site (Fig. 2b, AS⁻4). With the exception of sites that had the highest abundance of *S. tenacissima*, the number of species increased with the increase in *S. tenacissima* abundance (Fig. 2b, c; AS⁻4 and AS⁺4, respectively).

The coefficients of variation (CV) of the species number and Evenness of transects, and links in the networks of the three habitats indicated that OS exhibited the highest variability (Table 2). In AS habitats, the plant community was relatively more homogeneous, as reflected in their relatively small CVs (see electronic supplementary material for complete information about transects).

The relationship between the abundance of *S. tenacissima* and the number of links that occurred differed among locations. In OS, the abundance of *S. tenacissima* and the number of links established were negatively correlated (Fig. 3a), but in AS, the correlation was positive (Fig. 3b,c). For gentle slope transects in AS, the relationship between the abundance of *S. tenacissima* and the number of links was weaker than for steep slope

cumulative node degree distribution for **a-d** OS, **e-h** AS⁻, **i-l** AS⁺ in Cabo de Gata-Níjar Natural Park. k Number of links, $p(k)$ cumulative distribution of links in the network. Numbers 1–4 reflect different transects. Increase in *S. tenacissima* abundance (N_{St}). In AS⁺ sites, γ values increased according to the increase in N_{St} . At all sites, R^2 values were statistically significant ($P < 0.05$).



($R_{AS-}^2 < R_{AS+}^2$, Fig. 3b,c). The relationship between the overall plant abundance and the total number of links was positive in all three habitats (Fig 4a–c).

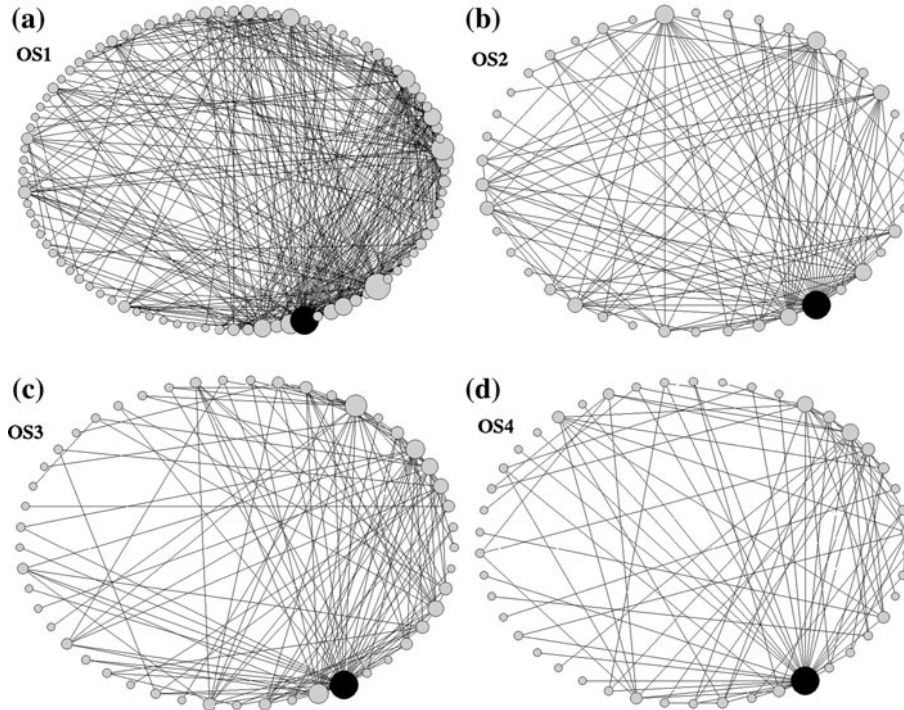
In all the three habitats studied, all the plant co-occurrence networks exhibited a close fit to the power law distribution ($R^2 > 0.75$ for all networks and $R^2 > 0.9$ for 39 networks). The γ parameter of the fitted distribution varied differently in each habitat together with *S. tenacissima* abundance. At open shrub land sites, γ values increased with *S. tenacissima* abundance, whereas for transects at alpha steppe with steep slope, opposite trend was apparent (Fig. 5a,c). For gentle slope transects, γ values followed the same trend as steep slope transects, except at the site with the highest *S. tenacissima* abundance, where the γ value was the highest (Fig. 5b). The cumulative distributions showed that increasing the γ value improved the fit of the distribution to the power law (Fig. 6d,h,i). Networks that best fitted the power law distribution had most of their links around only a few species (Fig. 7).

Discussion

Effect of *S. tenacissima* on its association patterns with other plant species

The different behavior that *S. tenacissima* displays in the analyzed habitats of Cabo de Gata-Níjar Natural Park affects both network properties (number of links) and other characteristics of plant community (number of species and evenness). In open shrub land, *S. tenacissima* enters as a colonizer in the shrub community, filling gaps that occur in the vegetation matrix (caused typically by anthropogenic factors, e.g., grazing; Alados et al. 2003). The high survivability that the tussock grass presents in this location allows its competitive dominance, reducing the self-organization of shrub patches and the number of species in the community (Cale et al. 1989). Ultimately, the plant community changes from tall arid brushes to *S. tenacissima* steppe (Tomaselli 1981). This change was reflected in the high coefficient of variation in the

Plant co-occurrence
 links in Cabo de Gata
 National Park through an
 increase in *S. tenacissima*
 abundance. OS1–OS4
 reflect an increase in
S. tenacissima abundance.
 Node size is proportional to the
 number of links, and black
 nodes represent *S. tenacissima*.
S. tenacissima increases in
 abundance, species and links
 disappear and links are spread
 heterogeneously in the
 network



characteristics of open shrub land, which indicated a
 stable plant community (Table 2).

Looking into account the links that *S. tenacissima*
 developed, as the tussock grass became more abundant,
 species disappeared (Fig. 2a), and so the number
 of possible links is reduced (Fig. 3a). Usually, in ecol-
 ogical networks, an increase in the abundance of a
 species is associated with an increase in the num-
 ber of links that that species develops within the net-
 work (Montoya et al. 2006; Vázquez et al. 2009).
 For our whole communities this seems true, the
 same might not be true for an individual species because
 species within a community can differ in the way their
 abundance changes (Debinski and Holt 2000).

In the alpha steppe the results differed. In this location,
S. tenacissima is one of the species that appears in the
 community, and a reduction in species richness and
 total abundance is accompanied by a reduction in
 tussock grass (Fig. 2b,c). Moreover, the plant community
 presented less variability in response to changes in
S. tenacissima abundance because this tussock grass does
 not lead to another community (Table 2). In steep slope,
S. tenacissima is able to retain soil and minimize water
 runoff, facilitating the establishment of other species
 (Meraat et al. 2002). Therefore, as it became more
 abundant, it established more links with the other species
 (Fig. 3b,c). In gentle slope, *S. tenacissima* becomes
 dominant when its abundance is maximal due to the
 abundance conferred by its rhizomes, while other
 species disappear (Alados et al. 2003, 2006). This led
 to a reduction in species number and abundance in
 the site (Fig. 2b), and a weaker relationship between

S. tenacissima abundance and number of links (Fig. 3b).
 These results coincide with those of previous works on the
 variable facilitation capacity of *S. tenacissima* in the area
 (Maestre and Cortina 2004; Alados et al. 2006).

Influence of *S. tenacissima* in the organization of the associations in the networks

In the three semi-arid habitats analyzed here, the
 cumulative distribution presented a higher γ value and
 better fitness to a power-law in the sites with fewer spe-
 cies and total abundance, independently of the behavior
 that *S. tenacissima* developed in the habitat (Fig. 6d,h,i).
 A strong fit to power-law distribution indicates that the
 network behaves as a free scale system, where most
 species connect preferentially to a few others (Amaral
 et al. 2000). In ecological networks, this high connectivity
 of some species is associated with the high abundances of
 these species (Vázquez et al. 2009) or their key impor-
 tance in the community (Jordán 2009). In our two loca-
 tions, *S. tenacissima* meets both conditions, as it is both
 the most abundant species, and develops a key role in the
 formation and destruction of vegetation patches.

In semi-arid ecosystems, plant species must face harsh
 conditions and, in order to increase their survival ability,
 they usually establish in vegetation patches (Soriano
 et al. 1994). Normally, these patches are formed by spe-
 cies that are resistant to harsh conditions and plants that
 refuge under their canopy, being facilitated by the former
 (Pugnaire et al. 1996). As stress increases in the com-
 munity, species become distributed randomly (Alados

(2003), patches become smaller (Kefi et al. 2007) and species are able to enter the community, which leads to a smaller number of species (Tilman et al. 1997). In open shrub land and gentle slope zones of alpha diversity, *S. tenacissima* reduces the organization of vegetation patches, while in steep slopes the opposite occurs (Barroso et al. 2006). The loss of patch organization results in a reduction of the number of species associations. In sites that fit best to power law, links are concentrated in the most abundant species, which establishes a higher number of associations (particularly with *S. tenacissima*).

Community structure results from the interactions of components acting at the same time, and each has its own particular dynamic (Pascual and Dunne 2006). Our results show that the spatial organization of plant communities can be studied by employing a network approach. Networks have the advantage of informing us about the mechanisms operating at community level more fully than a species pair based approach (i.e., the organization of the interactions in the community; Jordán and Valiente-Banuet 2008) while simultaneously providing information on the dynamics of a particular species (i.e., importance of a particular species in the community; Jordán 2009). In Cabo de Gata-Níjar National Park, the different behavior developed by *S. tenacissima* affected the association pattern of the plant with other species, while the community response remained unchanged. This result has been observed for pollination networks, where species associations vary from one year to another, while network properties, as connectance or average linkage, did not change (Olesen et al. 2008).

This plant co-occurrence network is created from easy-to-obtain and accurate data, which may help to test different hypotheses about the organization of ecological communities and their evolution (Bascompte 2007). Future directions are focused on improving the network by adding weighted links and plant species functional traits, extending the approach to non semi-arid communities in order to confirm the generality of the results. A better understanding of the mechanisms involved in the interactions among species and their organization within communities will improve our capability to develop better conservation and restoration plans.

Acknowledgments The research was made possible by the financial support of CEBCE project Ref. CGL 2008-0065 of the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación. H.S. was supported by a grant from the Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). We thank Bruce MacWhirter for critically reading and providing helpful suggestions on the manuscript, and Angel de Soto, Yamir Moreno, Yolanda Pueyo and two anonymous referees for their helpful suggestions.

References

Alados CL, Pueyo Y, Giner ML, Navarro T, Escos J, Barroso F, Cabezudo B, Emlen JM (2003) Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecol Model* 163:1–17

- Alados CL, Pueyo Y, Barrantes O, Escos J, Giner L, Robles AB (2004) Variations in landscape patterns and vegetation cover between 1957 and 1994 in a semiarid Mediterranean ecosystem. *Landsc Ecol* 19:543–559
- Alados CL, Gotor P, Ballester P, Navas D, Escos JM, Navarro T, Cabezudo B (2006) Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biol J Linn Soc* 87:103–113
- Amaral LAN, Scala A, Barthélémy M, Stanley HE (2000) Classes of small-world networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:11149–11152
- Armas C, Kikvidze Z, Pugnaire FI (2009) Abiotic conditions, neighbour interactions, and the distribution of *Stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. *J Arid Environ* 73:1084–1089
- Bascompte J (2007) Networks in ecology. *Basic Appl Ecol* 8:485–490
- Boccaletti S, Latora V, Moreno Y, Chavez M, Hwang DU (2006) Complex networks: structure and dynamics. *Phys Rep* 424:175–308
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18:119–125
- Burkle L, Irwin R (2009) The importance of interannual variation and bottom-up nitrogen enrichment for plant-pollinator networks. *Oikos* 118:1816–1829
- Cale WG, Henebry GM, Yeakley JA (1989) Inferring process from pattern in natural communities. *Bioscience* 39:600–605
- Callaway RM, Delucia EH, Moore D, Nowak R, Schlesinger WH (1996) Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77:2130–2141
- Cammeraat LH, Willott SJ, Compton SG, Incoll LD (2002) The effects of ants' nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma* 105:1–20
- Cohen JE (1993) Improving food webs. *Ecology* 74:252–258
- Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv Biol* 14:342–355
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:12917–12922
- Erds P (1959) Graph theory and probability. *Can J Math* 11:34–38
- Escudero A, Albert MJ, Pita JM, Perez-Garcia F (2000) Inhibitory effects of *Artemisia herba-alba* on the germination of the gypsophyte *Helianthemum squamatum*. *Plant Ecol* 148:71–80
- Goodall DW (1952) Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Aust J Sci Res Bull* 5:1–41
- Greenlee JT, Callaway RM (1996) Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in Montane bunchgrass communities in Western Montana. *Am Nat* 148:386–396
- Haase P, Pugnaire FI, Incoll LD (1995) Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass *Stipa tenacissima* L during masting. *J Arid Environ* 31:55–65
- Hall SJ, Raffaelli D (1993) Food webs: theory and reality. *Adv Ecol Res* 24:187–239
- Holzappel CA, Mahall BE (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80:1747–1761
- Johnson JC, Luczkovich JJ, Borgatti SP, Sniijders TAB (2009) Using social network analysis tools in ecology: Markov process transition models applied to the seasonal trophic network dynamics of the Chesapeake Bay. *Ecol Model* 220:3133–3140
- Jordán F (2009) Keystone species and food webs. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:1733–1741
- Jordán F, Osvath G (2009) The sensitivity of food web topology to temporal data aggregation. *Ecol Model* 220:3141–3146
- Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Nat* 129:657–677
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol Lett* 6:69–81

- Rietkerk M, Alados CL, Pueyo Y, Papanastasis VP, ElAich De Ruiter PC (2007) Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 448:213–217
- Rees FT, Cortina J (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271:S331–S333
- Rees FT, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2001) Potential for grass facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol Appl* 11:1641–1655
- Rees FT, Bautista S, Cortina J (2003) Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84:3186–3197
- Rosenzweig RM (1974) Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton
- Stouffer JM, Pimm SL, Sole RV (2006) Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259–264
- Stouffer JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2006) The smallest of all worlds: pollination networks. *J Theor Biol* 242:270–276
- Stouffer JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89:1573–1582
- Trujillo C, Perez-Pujalte A, Gil C, Sanchez G (1999) Cartografía y delimitación de unidades geomorfoedáficas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Junta de Andalucía, Sevilla
- Ulanowicz RT (1966) Food web complexity and species diversity. *Am Nat* 100:65–75
- Ulanowicz M, Dunne JA (2006) Ecological networks: linking structure and dynamics in food webs. Oxford University Press, Oxford
- Valiente-Banuet A (1999) Propuestas metodológicas para la gestión de ambientes forrajeros naturales de zonas áridas y semiáridas. Universidad de Granada
- Valiente-Banuet A, Alcaraz F, Martínez-Parras JM (1992) Vegetation of the southeastern Spain. Cramer, Berlin
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature* 350:669–674
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefàbregas J (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420–1426
- Rietkerk M, Boerlijst MC, Van Langevelde F, HilleRisLambers R, Van de Koppel J, Kumar L, Prins HHT, De Roos AM (2002) Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *Am Nat* 160:524–530
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596
- Sole RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268:2039–2045
- Soriano A, Sala OE, Perelman SB (1994) Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Plant Ecol* 111:127–135
- Tielborger K, Kadmon R (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544–1553
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75:2–16
- Tilman D, Lehman CL, Yin C (1997) Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am Nat* 149:407–435
- Tomaselli R (1981) Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to Mediterranean climates. In: di Castri F, Goodall DW, Specht RL (eds) Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam, pp 123–130
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Ann Bot* 103:1445–1457
- Verdu M, Valiente-Banuet A (2008) The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *Am Nat* 172:751–760

Changes in Semi-Arid Plant
Species Associations along a
Livestock Grazing Gradient

Changes in Semi-Arid Plant Species Associations along a Livestock Grazing Gradient

Go Saiz*, Concepción L. Alados

Centro de Conservación de la biodiversidad, Departamento de Biodiversidad y Restauración, Instituto Pirenaico de Ecología, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Zaragoza, Spain

Abstract

In semi-arid ecosystems, vegetation is heterogeneously distributed, with plant species often associating in patches. These associations between species are not constant, but depend on the particular response of each species to environmental factors. Here, we investigated how plant species associations change in response to livestock grazing in a semi-arid ecosystem, Cabo de Gata-Níjar Natural Park in South East Spain. We established linear point-intercept transects at four sites with different grazing intensity, and recorded all species at each point. We investigated plant associations by comparing the number of times that each pair of species occurred at the same spatial point (co-occurrences), with the expected number of times based on species abundances. We also assessed associations for each shrub and grass species by considering all their pairs of associations and for the whole plant community by considering all pairs of associations on each site. At all sites, the plant community had a negative pattern of association, with fewer co-occurrences than expected. Negative association in the plant community increased at maximum grazing intensity. Most species associated as expected, particularly grass species, and positive associations were most important at intermediate grazing intensities. No species changed its type of association along the grazing gradient. We conclude that in the present plant community, grazing-resistant species compete among themselves and segregate in space. Some shrub species act as refuges for grazing-sensitive species that benefit from being spatially associated with shrub species, particularly at intermediate grazing intensities where positive associations were highest. At high grazing intensity, these shrubs can no longer persist and positive associations decrease due to the disappearance of refuges. Spatial associations between plant species and their response to grazing help identify the factors that organize plant communities, and may contribute to improving management of semi-arid ecosystems.

Citation: Saiz H, Alados CL (2012) Changes in Semi-Arid Plant Species Associations along a Livestock Grazing Gradient. PLoS ONE 7(7): e40551. doi:10.1371/journal.pone.0040551

Editor: Kurt O. Reinhart, USDA-ARS, United States of America

Received: December 15, 2011; **Accepted:** June 8, 2012; **Published:** July 9, 2012

Copyright: © 2012 Saiz, Alados. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The study was made possible by the financial support of CEBCE project Ref. CGL2008-0065 of the Spanish Ministry of Science and Innovation, and grant DEP2008-06065 from the National Research Council of Spain. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

*E-mail: hsaiz@ipe.csic.es

Introduction

Plant species associations are a fundamental aspect of plant community ecology [1–3]. Analyses of plant species associations provide information about environmental heterogeneity, biotic interactions and patterns of seed dispersal [4–7]. This information is of particular interest in semi-arid plant communities where vegetation often occurs in patches. Usually, vegetation patches are composed of shrubs that can act as shelter against harsh environmental conditions. These shrubs are called ‘nurse plants’, they appear to provide microhabitats that enhance survival for other plant species [2,8]. Theoretical models based on empirical studies suggest that these positive interactions between plant species are one of the main drivers for the formation of these patches [8–10].

Since the article by Callaway and colleagues [11], additional studies have proliferated showing the presence and importance of positive interactions in plant communities [6,7,10]. It has been suggested that positive interactions should be particularly common in communities developing under high stress conditions and in those exposed to high consumer pressure [2,11]. This theory has been referred to as the ‘Stress Gradient Hypothesis’ (SGH) and

can explain some of the patterns in plant species interactions occurring in stressed ecosystems (but see [12,13]). However, most studies have focused on a limited number of species within a community [14], and analyses at the community level have not provided unequivocal support for SGH [15–17]. Experiments at this scale are complicated because each species responds in a particular way to each stress, and, typically, those responses can change depending on the species’ ontogeny, habitat, and type of stress considered [17–19]. Usually, the response of a community is viewed as the net importance of positive and negative interactions in the community (*sensu*, the proportion of the total interactions in the community that are positive or negative [20]).

One alternative to studying interactions at the community level has been using spatial association between plant species as a surrogate for quantifying interactions [7,15,16]. This correlative approach assumes spatially associated species result from positive interactions, and species that are negatively associated are segregated by competitive interactions [7]. When interactions between species are weak, plant species will associate at random. Spatial association has been employed for studying plant species interactions in arid communities. For example, Verdú and Valiente-Banuet studied positive spatial associations between

bs and seedlings in the Sonoran Desert, and found that there is a relationship between positive interactions and co-evolutionary processes in that plant community [21].

Grazing is one of the most important biotic factors shaping plant communities. Biomass consumption by herbivores affects plant species composition and community spatial structure [25]. In arid and semi-arid ecosystems, grazing reduces total plant cover, increases abundance of certain life forms such as annual plants, and changes the identity of dominant species [26]. Moreover, grazing may lead to increased positive interactions between plants as a result of associational defense; for example, some plant species protect themselves from herbivores by spatially associating with unpalatable plants [27–28]. Previous works testing SGH in ecosystems under grazing stress have found an increase in the importance of positive interactions at low grazing levels, but not at high grazing levels where negative interactions predominate [13,29]. Assessing the effects of grazing on plant interactions provides valuable information for ecosystem management (e.g. which species act as refuge for grazing-sensitive species; which species need a refuge to survive). Changes in community structure are central to detecting when an ecosystem is overgrazed [24].

In the present work, we analyze the spatial associations among plant species in a semi-arid community occurring along a gradient of livestock grazing. We evaluate associations for each individual species, between all pairs of species, and in the whole plant community, and how these associations change due to grazing. We estimate all associations by comparing real spatial co-occurrences between plant species with expected co-occurrences based on species abundances. Specifically, we hypothesize that the whole plant community will become more positively associated at intermediate grazing intensities, and that associations of each plant species and between pairs of species will depend on species life histories. We distinguish among associations between shrubs (those species responsible for patch formation), between grasses, and between shrubs and grasses.

Materials and Methods

Study Area and Data Collection

The study was conducted in Cabo de Gata-Níjar Natural Park, which lies along the Mediterranean coast in Southeastern Spain (36° 46' N, 2° 09' W). The park occupies 37,570-ha park, with a maximum elevation of 493 m (El Fraile Peak). The climate is semi-Mediterranean (marked seasonality, drought in summer and high rainfall in spring and autumn. Average annual rainfall = 193.9 mm, Average annual temperature = 19.4 C [30]). Historically, the area has been used as an agro-pastoral system, with cereal cropping on floodplains and livestock (sheep and goat) grazing on slopes all the year. The plant community is characterized by *Chamaerops humilis* L., and other common species include *Rhamnus lycioides* L., *Pistacia lentiscus* L., *Periploca laevigata* L., and *Stipa tenacissima* L. [31].

Vegetation data were collected from the Southern section of the park, a volcanic area where highly stony soils predominate [32]. Permits required to carry out the field studies were obtained from the Natural Park authorities. In that region, vegetation is characterized by open shrubland with shrubs organized in patches, which are embedded in a matrix of a large tussock grass, *Stipa tenacissima* L. *S. tenacissima* is a very strong competitor that colonizes the gaps within patches caused by livestock and aridity, and can exclude other species once it becomes the dominant species [10,33].

Within the area, four sites at different distances from El Romeral farm were selected. Movements of animals (sheep and goats) were monitored for one week per season with a GPS device. Effective stocking rate was calculated from the average stocking rate of the farm ($\text{ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) multiplied by a correction factor based on the percentage of time each grazing site was used. Sites were ranked based on the amount of grazing pressure to which they had been exposed ($G1 = 0 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$; $G2 = 0.27 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$; $G3 = 0.46 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$; and $G4 = 0.65 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$). Grazing carrying capacity for this plant community is $0.39\text{--}0.57 \text{ ind}\cdot\text{ha}^{-1}$, so we considered G2 as low grazing intensity, G3 as intermediate grazing intensity and G4 as high grazing intensity [34]. In April, 2001, three 500-m-long linear transects were established at each site, and the Point-Intercept Method [35] was used to quantify vegetation. On each transect, the species occurring at each point were recorded every 20 cm. Presence and life form (shrub or grass) of all species were recorded and no distinction was made between the ontogenetic stages of individuals. All transects were run parallel to the slope, separated by 50 m and established at the same altitude, orientation and soil parent material.

Association Measurements

A plant-plant association matrix $A_{S\times S}$ was built for each site, based on the data pooled from the three transects. S is the number of species present at the site. In the matrix, a_{ij} is the number of times that species i and j co-occurred at the same sampling point (with $a_{ij} = a_{ji}$). The matrix was used to calculate the total number of co-occurrences for a given species i ($a_i = \sum_{j=1}^S a_{ij}$) and the total number of co-occurrences at a site ($A = \sum_{i=1}^S a_i/2$). The diagonal terms of the matrix were set to 0 because it was not possible to estimate the co-occurrence of a species with itself from the presence data.

To test the deviation from the expected patterns of plant species associations, an $E_{S\times S}$ matrix was calculated for each site. This matrix includes the expected number of co-occurrences between species based on their abundances. For each species i , its relative cover was calculated as $p_i = n_i/T$, where n_i is the number of points where species i occurred at each site, and T is the total number of points sampled ($2501 \text{ sampling points} \times 3 \text{ transects} = 7503$). In that context, p_i is the probability of finding the species i at one randomly selected point at a site. Using those data for all of the plant species, a $P_{S\times S}$ matrix was computed, where $p_{ij} = p_i \cdot p_j$. Therefore, p_{ij} is the probability of finding the species i and j at the same sampling point on the site. The expected co-occurrences matrix $E_{S\times S}$ was computed as $E_{S\times S} = P_{S\times S} \cdot T$ (with $e_{ij} = p_{ij} \cdot T$), and total expected co-occurrences for each species i ($e_i = \sum_{j=1}^S e_{ij}$) and each site ($E = \sum_{j=1}^S e_{ij}/2$) were calculated similarly as for a_i and A .

A Poisson distribution was employed to compare $A_{S\times S}$ and $E_{S\times S}$. The Poisson distribution is a statistical distribution widely used for analyzing count data. Furthermore, it has long been used in ecological analyses [36], particularly with vegetation data collected using the Point-Intercept Method (i.e. the number of contacts of a given species fits a Poisson distribution if individuals are distributed randomly and the probability of more than one contact for the same individual is negligible [35]). The Poisson distribution is characterized by one parameter, λ , which determines the mean and variance of the distribution. Thus, each value of A , a_i and a_{ij} was compared to a Poisson distribution fitted with its corresponding value, E , e_i and e_{ij} , as the λ parameter. To

to determine whether observed co-occurrences (A , a_i and a_{ij}) differed significantly from the co-occurrences expected based on species abundances (E , e_i and e_{ij}), 95% confidence intervals were calculated for each distribution. The comparison between A and E is the general association pattern present in the plant community (plant community presents more, less or the expected total number of co-occurrences). The comparison between a_i and e_i is the general type of association of species i (species i presents more, less or the expected total co-occurrences with all other species), while the comparison between a_{ij} and e_{ij} is the particular association between species i and j (species i co-occurs more, less or as expected with species j). Plant species were believed to be positively associated when they co-occurred at a level greater than that expected by chance. Negative associations between plants were inferred when co-occurrences were less frequent than expected by chance. If all co-occurrence values fell within the confidence interval, the values did not differ significantly from those expected based on species abundance and were considered a neutral association.

To assess possible changes in community associations along the grazing gradient, the importance of positive/negative associations at each site was measured as the relative increase/decrease in total co-occurrences with respect to expectations ($R = (A - E)/E$). The positive association dominates the plant community if $R > 0$, whereas if $R < 0$, the negative association is more dominant. If R is neither association dominates. Total co-occurrences (A) and include all species in the plant community, but do not provide information about the number of species or pairs of species exhibiting each particular type of association. Therefore, we calculated the proportion of species and pairs of species that exhibited positive, negative and neutral associations. However, when species are uncommon it is not possible to detect a negative association because 0, the minimum observable value for a_i and a_{ij} , is within the 95% confidence interval of the expected distribution. Therefore, we only considered species and pairs of species that were sufficiently abundant so that we could distinguish between positive, negative and neutral associations. For a_i , the proportions of species considered at each site were G1 = 70%, G2 = 69%, G3 = 57%, and G4 = 64%; and for a_{ij} the proportions of pairs of species considered were G1 = 3.3%, G2 = 4.1%, G3 = 3.3%, and G4 = 3%. Because it was possible to distinguish between neutral and positive associations among all species and pairs of species, we calculated the importance of positively associated species and pairs of species as the proportion of positive associations in relation to all possible associations (species, $R_s = s+/S$; and pairs of species, $R_{ss} = ss+/S(S - 1)$; where $s+$ is the number of species showing a positive association, and $ss+$ is the number of pairs of species that are positively associated with each other). As R_s and R_{ss} increase, more plant species represent a positive association, and more pairs of species are positively associated. R_s was calculated for both life forms and for all species, and R_{ss} was calculated for associations between species with the same life form, between different life forms and between all species. All analyses were performed using R (<http://www.R-project.org>). The variables and parameters used in the analyses are presented in table 1.

Results

Grazing modified the plant community in Cabo de Gata-Níjar Natural Park. Species richness was 70% greater at the ungrazed sites, particularly due to the large number of grass species, and biodiversity decreased as grazing became more intense (Table 2). The mean number of species recorded per point

Table 1. Variable and parameter codes employed in the study.

Code	Description
T	Total number of surveyed points
S	Number of species recorded
n_i	Abundance of species i
p_i	Relative abundance of species i
a_{ij}	Co-occurrences between species i and j
a_i	Total co-occurrences of species i
A	Total co-occurrences at the site
$A_{S \times S}$	Matrix with a_{ij} values
p_{ij}	Co-occurrence probability of species i and j
$P_{S \times S}$	Matrix with p_{ij} values
e_{ij}	Expected co-occurrences between species i and j
e_i	Expected total co-occurrences of species i
E	Expected total co-occurrences
$E_{S \times S}$	Matrix with e_{ij} values
$s+$	Species with positive associations*
$ss+$	Pairs of species with positive associations*
R	Deviation from total co-occurrences at the site
R_s	Proportion of species with positive associations at the site*
R_{ss}	Proportion of pairs of species with positive associations at the site*

Each value was calculated for each of four sampling sites within the study area. *When a_i and a_{ij} are higher than e_i and e_{ij} and fall out of their confidence intervals.

doi:10.1371/journal.pone.0040551.t001

was largest at G1 and the number of points with no records (Bare soil) was largest at low and intermediate grazing values (G2 and G3). Mean number of co-occurrences per point decreased with grazing. Abundance (n_i) and co-occurrences (a_i) of each species at each grazing intensity are included as support information (Table S1).

At all four sampling sites, plant communities exhibited fewer total co-occurrences (A) than were expected by chance (E), which indicated that plants were more likely to be alone in this community, rather than in association (Fig. 1). Negative association was most important at the highest grazing intensity ($R_{G1} = -0.233$, $R_{G2} = -0.262$, $R_{G3} = -0.269$, $R_{G4} = -0.476$).

Regarding the general type of association of species (a_i), at all sampling sites there were species which associated positively,

Table 2. Characteristics of study sites in Cabo de Gata-Níjar Natural Park.

Site	Latitude	Longitude	BS	S	S/point	Ev	A/point
G1	36° 46' 6" N	2° 10' 37" W	2050	119 (24/95)	1.03	0.645	0.363
G2	36° 44' 45" N	2° 8' 45" W	2982	70 (22/48)	0.75	0.559	0.163
G3	36° 45' 24" N	2° 8' 12" W	2750	74 (26/48)	0.787	0.515	0.177
G4	36° 45' 5" N	2° 7' 52" W	2360	72 (18/56)	0.764	0.39	0.084

BS, Bare soil, number of points with no species; S, species richness (Shrub species/Grass species); S/point, mean number of species at each point; Ev, evenness (Shannon diversity/log(S)); A/point, mean number of co-occurrences per point (A/7503).

doi:10.1371/journal.pone.0040551.t002

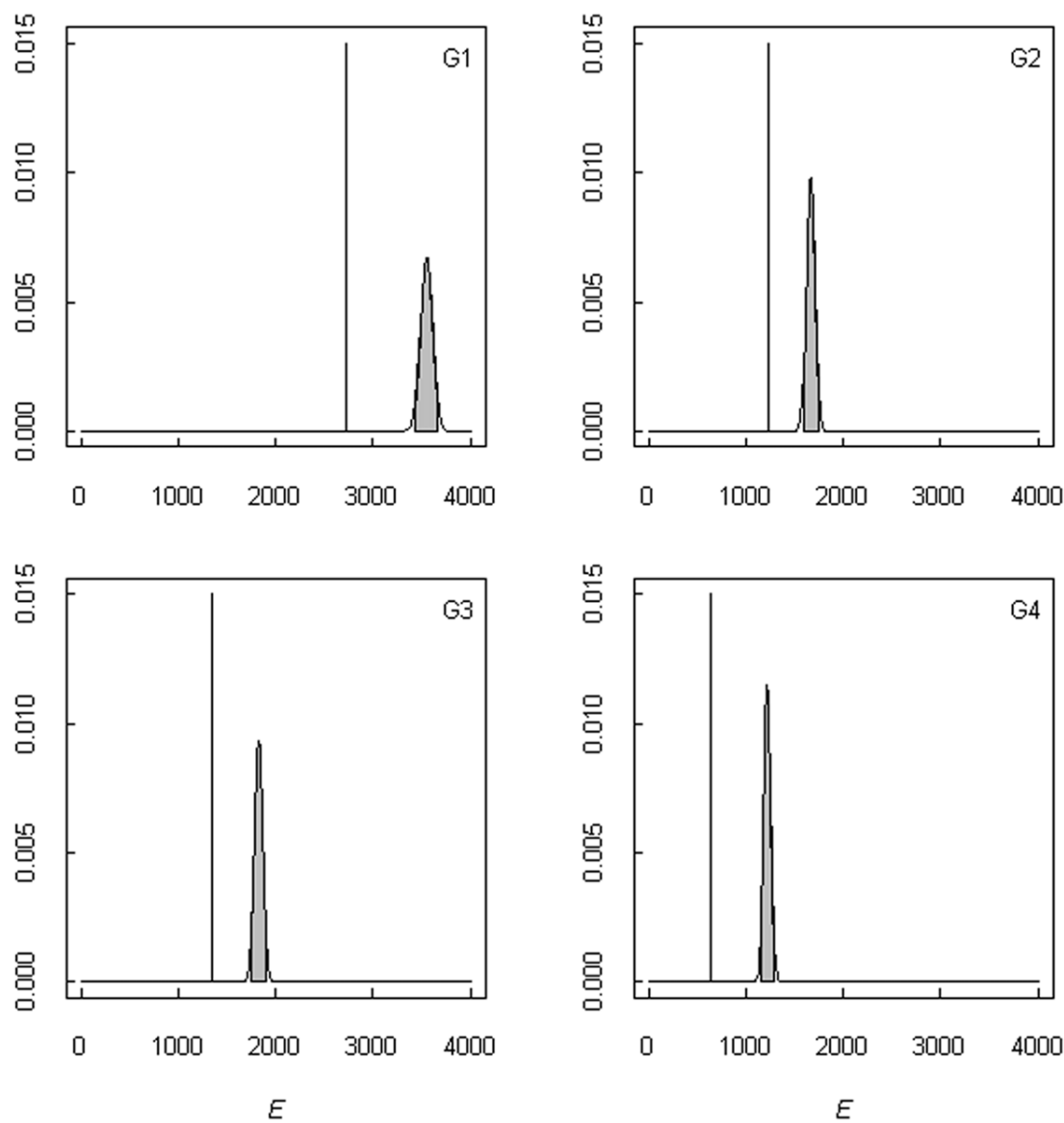


Figure 1. Distribution of expected total co-occurrences for the entire plant community in Cabo de Gata-Níjar. E , plant community total co-occurrences; $p(E)$, probability distribution of expected total co-occurrences $p(N/E) = (1/N!) * e^{-A} * A^N$, where N is the number of surveyed points (3). G1 to G4 are the sampling sites and are sorted by grazing intensity (G1=0 ind·ha⁻¹; G2=0.27 ind·ha⁻¹; G3=0.46 ind·ha⁻¹; and G4=0.65 ind·ha⁻¹). Vertical lines represent A . Because the observed values are smaller and fall outside the 95% confidence interval (grey area), the community is considered to be dominated by negative associations. doi:10.1371/journal.pone.0040551.g001

trally or negatively, but species that associated neutrally were most common. Besides neutrally associated species, those positively associated were more frequent than positively associated ones (Fig. 2a). No species presented a shift in its type of association along the grazing gradient (i.e. no species exhibited a positive and a negative type of association along the gradient, Table 3). Negatively associated shrubs were common, particularly at the non-grazed site (Fig. 2b), while negatively associated grasses increased at sites with highest grazing (Fig. 2c). Positive associations between pairs of species (a_{ij}), all three types of association were also detected. Neutral associations were the most common, and negative associations were more common than positive ones (Fig. 3a). Negative associations between shrubs were most frequent in areas with low and intermediate grazing intensities

(Fig. 3b), whereas negative associations between grasses and shrubs were highest at high grazing intensity (Fig. 3c-d). Individually, each species could associate positively with some species, and neutrally or negatively with the rest.

The importance of species with positive association (R_s) was highest at low grazing levels for both life forms and for all species (Fig. 4a). The importance of positive associations between all pairs of species (R_{ss}) remained nearly constant, but they decreased at the site with the highest level of grazing (Fig. 4b). The importance of positive associations between shrubs was highest at low grazing intensities, whereas between grasses and between shrubs and grasses it was highest at the non-grazed site.

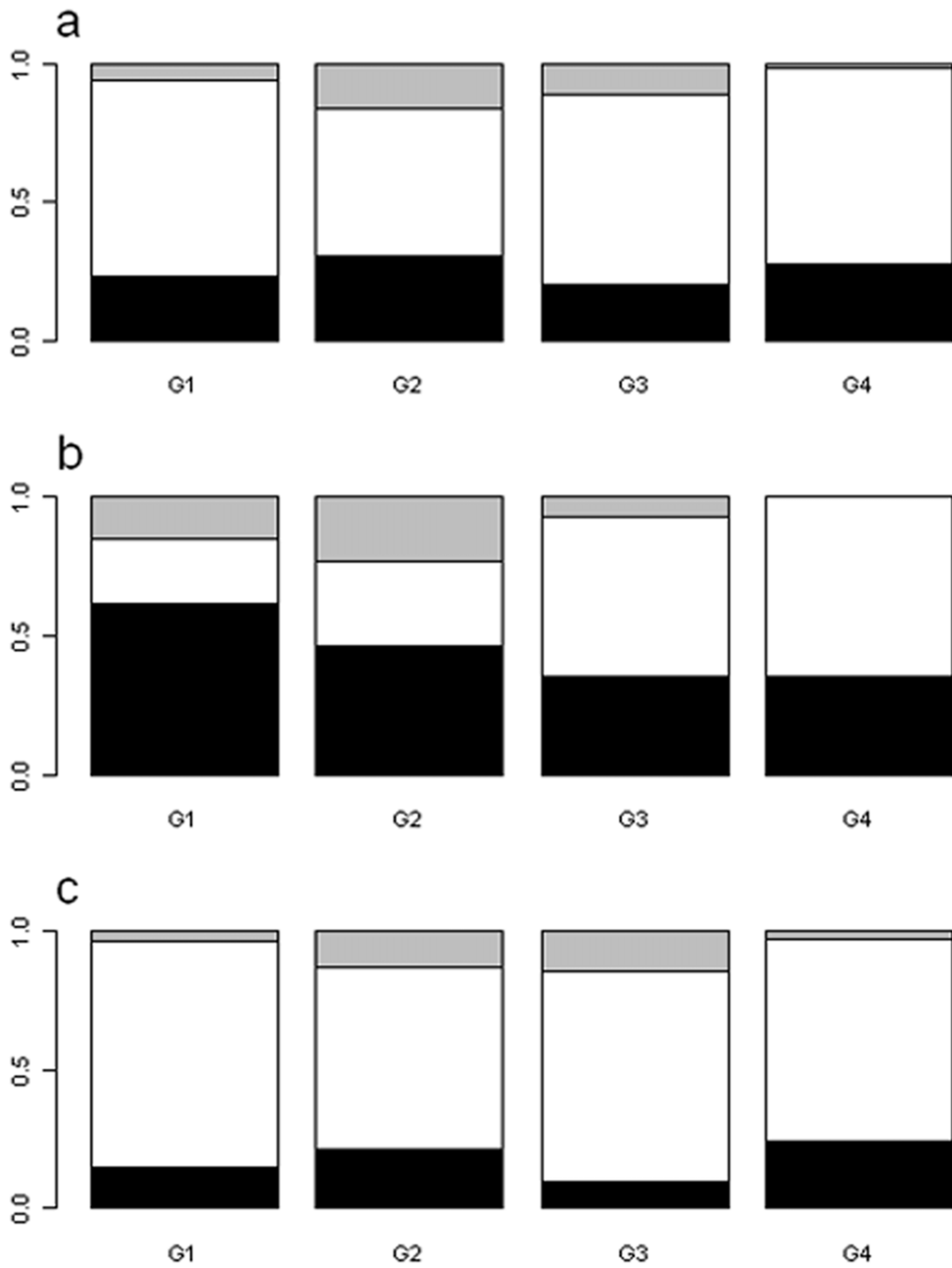


Figure 2. Relative number of species for each type of association. a, proportion of species with each type of association; b, proportion of grasses with each type of association; c, proportion of grasses with each type of association; G1 to G4 are the sampling sites. Associations are classified as negative (black area), neutral (white area) or positive (grey area) depending on the relationship between a_i value and the expected distribution. Species that could allow distinguishing negative from neutral associations were employed. doi:10.1371/journal.pone.0040551.g002

Discussion

In Cabo de Gata-Níjar Natural Park, plant community composition responded to grazing intensity. Grazing reduced community

biodiversity, and increased bare soil except at the site with highest grazing intensity (Table 2). Grazers preferentially feed on palatable species, favoring the persistence of non-palatable species [24]. This selective removal modifies the abundance of

Table 3. Plant species association type along a grazing gradient in Cabo de Gata-Níjar.

Life form	Species	G1	G2	G3	G4	
Shrubs	<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	0	+	0	0	
	<i>Ballota hirsuta</i> Benth	0	+	0	0	
	<i>Chamaerops humilis</i> * L.	–	–	–	–	
	<i>Dianthus charidemi</i> Pau.	0	0	+	0	
	<i>Genista ramosissima</i> * (Desf.) Poir.	–	–	–	0	
	<i>Genista spartoides</i> Spach	–	0	0	0	
	<i>Genista umbellata</i> * Poiret	0	0	–	0	
	<i>Launaea lanifera</i> * Pau.	–	–	–	–	
	<i>Lavandula multifida</i> * L.	0	0	–	0	
	<i>Lycium intricatum</i> Boiss	0	0	0	–	
	<i>Periploca laevigata</i> * Aiton.	–	–	0	0	
	<i>Phagnalon saxatile</i> L.	0	+	0	0	
	<i>Phlomis lychnitis</i> L.	–	0	0	0	
	<i>Phlomis purpurea</i> * L.	+	0	0	0	
	<i>Salsola genistoides</i> * Juss. ex Poiret	–	–	0	–	
	<i>Teucrium charidemi</i> * Sandw.	+	0	0	0	
	<i>Thymus hyemalis</i> * Lange	–	–	–	–	
	Grasses	<i>Asparagus albus</i> L.	0	+	+	0
		<i>Asphodelus</i> sp. L.	–	0	0	0
		<i>Asphodelus tenuifolius</i> * Cav.	0	0	0	–
<i>Avena sterilis</i> sp. L.		0	–	0	0	
<i>Brachypodium distachyon</i> * L.		0	0	0	–	
<i>Brachypodium retussum</i> * (Pers.) Beauv		0	+	+	+	
<i>Euphorbia segetalis</i> L.		0	+	+	0	
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd.		–	0	0	0	
<i>Leontodon longirostris</i> (Finch and Sell) Talavera.		0	–	0	0	
<i>Lygeum spartium</i> * L.		–	0	0	0	
<i>Medicago truncatula</i> Gaertner		0	0	0	–	
<i>Melica minuta</i> * L.		0	+	0	0	
<i>Plantago afra</i> L.		0	–	0	–	
<i>Plantago albican</i> L.		0	–	0	0	
<i>Plantago amplexicaulis</i> Cav.		0	0	0	–	
<i>Plantago bellardi</i> * Ail.		–	0	–	–	
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth		+	0	0	0	
<i>Sonchus tenerimus</i> L.		+	0	0	0	
<i>Stipa capensis</i> Thunb		–	0	0	0	
<i>Stipa tenacissima</i> * L.		–	–	–	–	
<i>Viola arborescens</i> L.	0	–	0	0		

G1, G2, G3, G4, study sampling sites; +, $a_i > e_i$; –, $a_i < e_i$ (a_i must fall outside the 95% confidence interval of e_i).

* Species that had $p_i > 0.01$. Only those species that differed significantly from vegetation on at least one site were included in the table.

doi:10.1371/journal.pone.0040551.t003

... species, with some species becoming dominant while others disappear from the community [26]. The effect of grazing was particularly remarkable for grasses, which lost half of their species. When grazing became very intense, the plant community was dominated by one very abundant species (*S. tenacissima*). These changes in species composition and abun-

dance also modified the associations between species in the plant community.

Regarding the general association pattern in the community, there were fewer co-occurrences than expected by chance. At all sites, irrespective of grazing intensity, plants showed a tendency to segregate rather than associate. Thus, it seemed that negative associations dominated the community, particularly at maximum grazing intensity. In recent works in the Spanish Mediterranean region, positive interactions between plant species have been presented as a main determinant of the plant community [37]. Here the predominant interaction across all grazing intensities was negative. Furthermore, associations among abundant species were predominantly negative. Grasses such as *S. tenacissima*, and shrubs like *Launaea lanifera* and *Thymus hyemalis* generally associated negatively with other species independently of grazing level. These species are common in degraded habitats and, through competitive exclusion (*S. tenacissima* [33]) or allelopathy (*T. hyemalis* [38]), they usually occur alone in the area rather than in association. In this area, abundant plant species are adapted to the harsh semi-arid environment and grazing, and they compete with other well-adapted species for space and other resources [39]. On the other hand, some abundant species benefit from the association with other plant species. For example, the grass *Brachypodium retussum* preferentially develops under the canopy of other species [33] and the shrub *Phlomis purpurea* presents low-density branching, which allows it to enter vegetation patches [40]. Although some plant taxa exhibited positive associational patterns, neutral and negative associational patterns were most common across all species in the communities.

Large shrubs such as *Chamaerops humilis*, *Genista ramosissima* and *Periploca laevigata* are responsible for the development of vegetation patches in the area [31]. Often, in semi-arid environments, these shrub species act as ‘nurse plants’ because they facilitate establishment and development of species under their canopy [21,41,42]. In our study, several positive associations between shrubs or between shrubs and grasses reflect this nursery effect. However, negative associations between these shrubs and the competitive abundant species overcame the positive association that shrubs established with other species. There are some examples of the facilitative effect of grasses on the establishment of other species in semi-arid ecosystems [43], but in our case most of the positive associations included at least one shrub, suggesting the role shrubs have as ‘nurse plants’ in the community.

In order to analyze associations of species and pairs of species, we considered only those species abundant enough to allow distinguishing negative from neutral associations. Typically, in plant community studies uncommon species are excluded from the analyses because they do not provide robust results [7,44]. In our case, despite the low likelihood of detecting negative associations in uncommon species, we found many positive associations between these species. Others have suggested that rare species are more likely to be facilitated than abundant ones [44]. Our results also suggest that rare species are likely to be associated with other species in semi-arid plant communities.

In our study, the proportion of positive species associations increased at low and intermediate grazing intensities (G2–3) and was lowest at the highest intensity (G4). This result has been reported in other studies dealing with changes in the interactions between plant species along grazing gradients, but to our knowledge this is the first time that this result is evaluated at community level [13,26,29]. As grazing increases, associations between plant species become more frequent, particularly those associations with shrub species that act as refuges against grazers. However, once a particular threshold is reached, grazing intensity

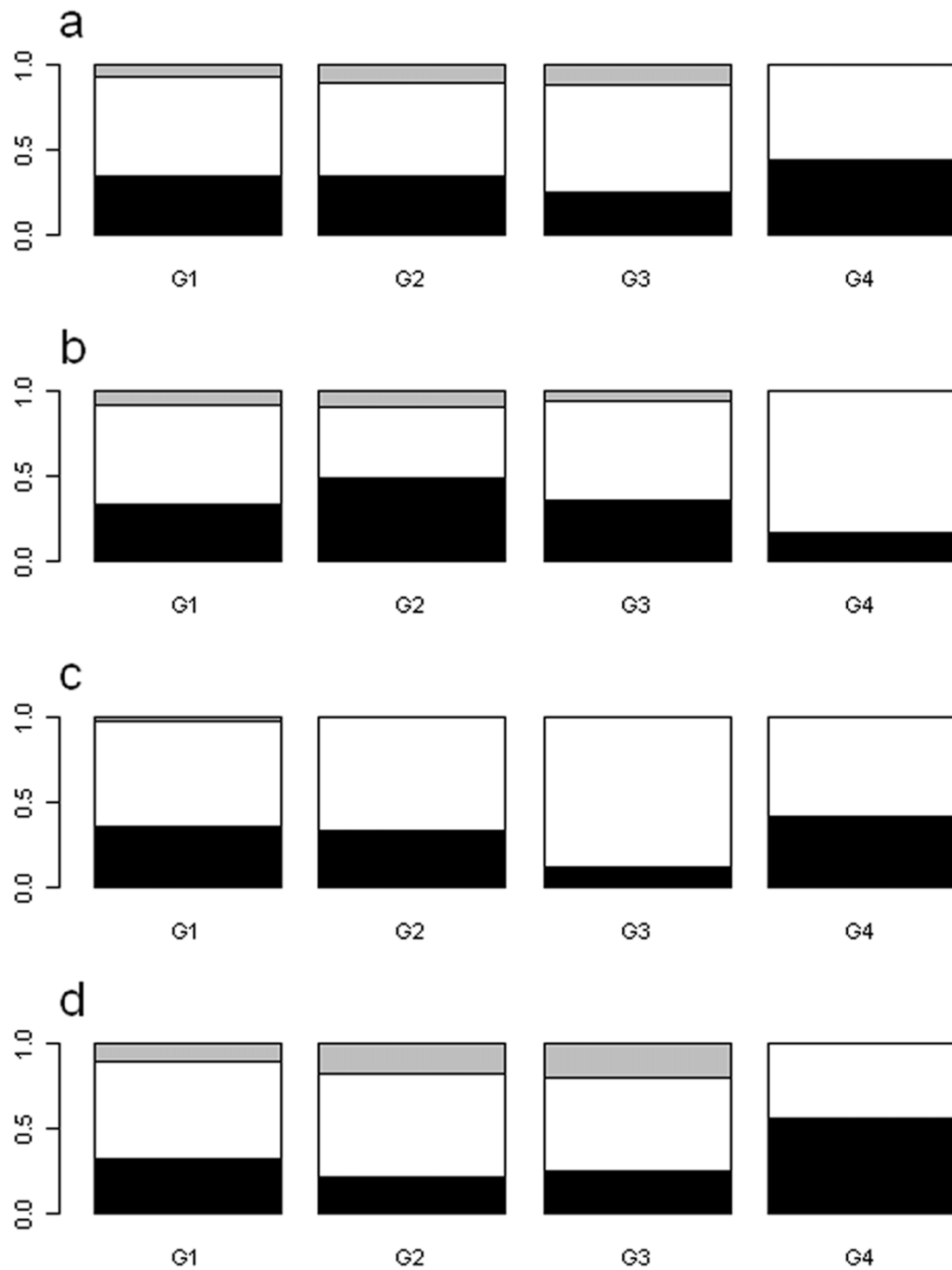


Figure 3. Relative number of pairs of species for each type of association. a, proportion of pairs of species with each type of association; b, proportion of types of association between pairs of shrubs; c, proportion of types of association between pairs of grasses; d, proportion of types of association between pairs of shrubs and grasses. G1 to G4 are the sampling sites. Associations are classified as negative (black area), neutral (white area) or positive (grey area) depending on the relation between a_{ij} value and the expected distribution. Only pairs of species that could allow distinguishing negative associations were employed. doi:10.1371/journal.pone.0040551.g003

such that facilitative species cannot provide protection and positive associations decrease [29]. Interestingly, the particular type of association of each species remained consistent across the

grazing gradient. One possible explanation is that each species exhibits a predominant associative type in the community, regardless of grazing intensity (i.e., competitive species never

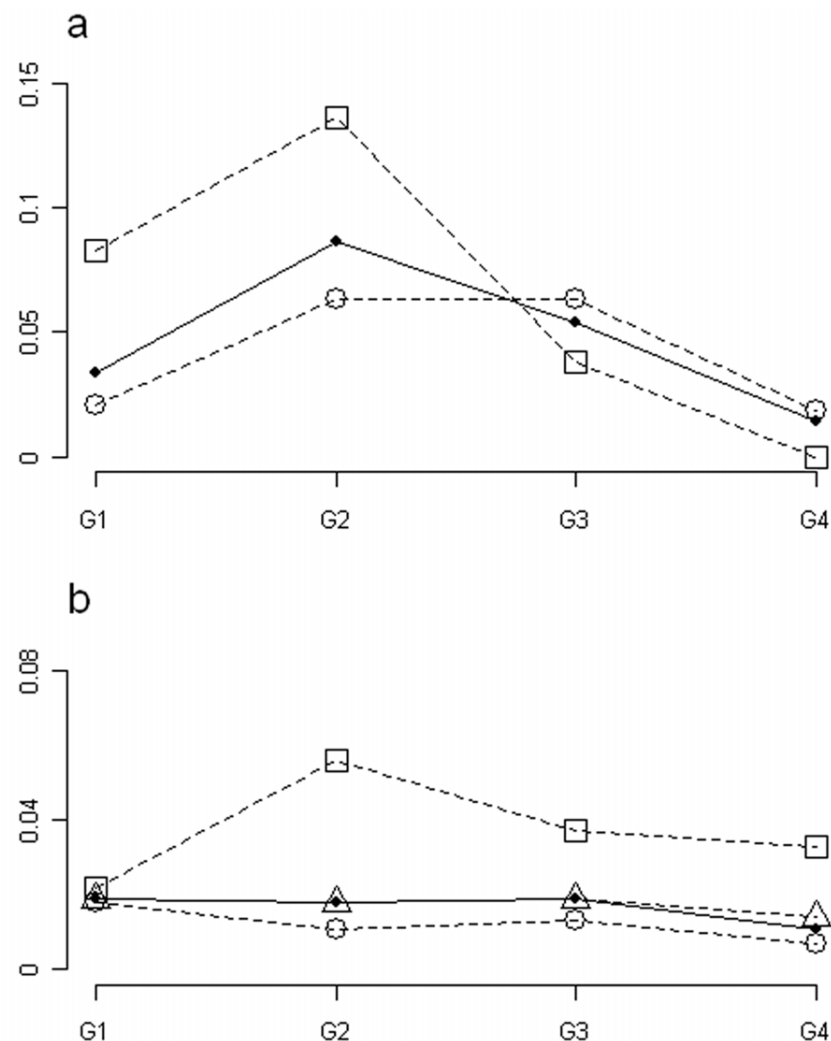


Figure 4. Importance of positive associations along grazing gradient. a, *R_s*, importance of positively associated species for each life form. b, importance of positively associated pairs of species importance for each life form. G1 to G4 are the sampling sites. In a, importance of positive associations for each life form is evaluated for shrubs (open circles), grasses (open squares) and all species (black circles). In b, importance of positive associations for pairs of species is evaluated for shrub-shrub (open circles), grass-grass (open squares), shrub-grass (open triangles) and for all associations of pairs of species (black circles).

doi:10.1371/journal.pone.0040551.g004

some associative [25]). Others have documented associational changes across different stages of plant ontogeny [19], but here the observed associations reflect the general type of association of the species in the area.

Spatial associations between species have been presented as an indirect measure of species interactions, but this approach has limitations. The spatial association of species is the net result of direct interactions, seed dispersal and environmental heterogeneity. The present study has additional limitations. For example, species-specific associations are not measured, all individuals of each species are considered ecologically identical (e.g. different life forms may interact differently [19,46]) and other effects of grazing are ignored (e.g changes in species biomass [14]). Nevertheless, our results are consistent with those reported by others about SGH including a limited number of species [13,27]. Identifying the processes that drive the organization of natural communities under grazing and the role that each species plays in community organization provides valuable information about which

species maintain the structure of grazed ecosystems. This information is central to detect overgrazing events in grazed ecosystems [24].

In conclusion, most species were not associated with other species and the most common association among plants in this semi-arid plant community was negative, especially associations with dominant species. This suggests that either neutral processes and/or competitive interactions are structuring these plant communities. The associational patterns of most species did not vary with grazing intensity; however, there was a tendency for positive associations among species to become less frequent at high levels of grazing. Positive associations among plants appeared to be most important at low and intermediate grazing intensities. Identifying non-neutral species associations provide information about the processes and species driving the organization of natural communities and helps further the development of conservation and restoration plans.

Supporting Information

Table S1 Life form, abundance (n_i), co-occurrences (a_i) association type (ass) of plant species in Cabo de Gata-Níjar Natural Park along grazing gradient. Association values are presented for species that could distinguish between neutral and negative associations.

Acknowledgments

We especially thank the authorities of Cabo de Gata-Níjar Natural Park for their collaboration in the development of the study. We thank Bruce

References

Ripley BD (1977) Modelling spatial patterns. *J Roy Stat Soc B Met* 39: 172–212.

Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9: 191–193.

Maestre FT, Rodríguez F, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2005) Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecol* 179: 133–147.

Casper BB (1996) Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: Effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia* 106: 144–152.

Rees M, Grubb PJ, Kelly D (1996) Quantifying the impacts of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *Am Nat* 147: 1–32.

Escudero A, Romão RL, de la Cruz M, Maestre FT (2005) Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *J Veg Sci* 16: 383–390.

Virado R, Pugnaire F (2005) Community structure and positive interactions in unstraining environments. *Oikos* 111: 437–444.

Pugnaire FI, Haase P, Puigdefabregas J (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420–1426.

Aguiar MR, Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14: 273–277.

Alados CL, Gotor P, Ballester P, Navas D, Escós JM, et al. (2006) Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biol J Linn Soc* 87: 103–113.

Callaway RM, DeLucia EH, Moore D, Nowak R, Schlesinger WH (1996) Competition and facilitation: Contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77: 2130–2141.

Maestre FT, Cortina J (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? a test from a semi-arid steppe. *P Roy Soc Lond B Bio* 271: 331–333.

Smit C, Rietkerk M, Wassen MJ (2009) Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *J Ecol* 97: 1215–1219.

Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Caviries LA, et al. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *J Ecol* 96: 18–34.

Caviries LA, Arroyo MTK, Penalzoa A, Molina-Montenegro MA, Torres C (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J Veg Sci* 13: 547–554.

Caviries LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gómez-González S, Molina-Montenegro MA (2006) Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytol* 169: 59–69.

Engel EC, Weltzin JF (2008) Can community composition be predicted from pairwise species interactions? *Plant Ecol* 195: 77–85.

Fielborger K, Kadmon R (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544–1553.

Miriti MN (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *J Ecol* 94: 973–979.

Brooker RW, Kikvidze Z, Pugnaire FI, Callaway RM, Choler P, et al. (2005) The importance of importance. *Oikos* 109: 63–70.

Verdú M, Valiente-Banuet A (2008) The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *Am Nat* 172: 751–760.

Belsky AJ (1986) Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *Am Nat* 6: 870–892.

McNaughton SJ (1986) On plants and herbivores. *Am Nat* 128: 765–770.

MacWhirter and Nelly Horak for critically reading on the manuscript, and Jaime Iranzo, Yamir Moreno, Stefano Allesina's lab and colleagues from the Pyrenean Institute of Ecology for their helpful suggestions on the manuscript.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CLA. Performed the experiments: HS CLA. Analyzed the data: HS. Contributed reagents/materials/analysis tools: HS CLA. Wrote the paper: HS CLA.

24. Milchunas DG, Lauenroth WK (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol Monogr* 63: 327–366.

25. Ollif H, Ritchie ME (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol Evol* 13: 261–265.

26. Bisigato AJ, Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *J Arid Environ* 36: 639–653.

27. Graff P, Aguiar MR, Chaneton EJ (2007) Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188–199.

28. Baraza E, Zamora R, Hódar JA (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matters. *Oikos* 113: 148–156.

29. Smit C, Vandenberghe C, den Ouden E, Muller-Scharer H (2007) Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265–273.

30. Passera C (1999) Propuestas metodológicas para la gestión de ambientes forrajeros naturales de zonas áridas y semiáridas. Ph.D. thesis, Universidad de Granada, Granada.

31. Peinado M, Alcaraz F, Martínez-Parras JM (1992) Vegetation of southeastern Spain, volume X of *Flora et Vegetatio Mundi*. Berlin: J. Cramer.

32. Oyonarte C, Pérez-Pujalte A, Gil C, Sánchez G (1999) Cartografía y delimitación de unidades geomorfoedáficas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Sevilla: Junta de Andalucía.

33. Alados CL, Pueyo Y, Giner ML, Navarro T, Escós J, et al. (2003) Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecol Model* 163: 1–17.

34. Robles AB, Passera CB (1995) Native forage shrub-species in south-eastern Spain: forage species, forage phytomass, nutritive value and carrying capacity. *J Arid Environ* 30: 191–196.

35. Goodall DW (1952) Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Aust J Biol Sci* 5: 1–41.

36. Holt AR, Gaston KJ, He F (2002) Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: a review. *Basic Appl Ecol* 3: 1–13.

37. Pugnaire F, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plants interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *J Arid Environ* 75: 1310–1320.

38. Pugnaire F, Armas C, Valladares F (2004) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *J Veg Sci* 15: 85–92.

39. Fowler N (1986) The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annu Rev Ecol Syst* 17: 89–110.

40. Navarro T, Pascual V, Cabezudo B, Alados CL (2009) Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain. *Candollea* 64: 69–84.

41. Verdú M, Valiente-Banuet A (2011) The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos* 120: 1351–1356.

42. Niering WA, Whittaker RH, Lowe CH (1963) The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15–23.

43. Maestre FT, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degrade steppe. *Ecol Appl* 11: 1641–1655.

44. Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295–3308.

45. Barot S, Gignoux J, Menaut JC (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987–2005.

46. McAuliffe JR (1988) Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *Am Nat* 131: 459–490.

The role of gypsophytes in the
organization of plant spatial
association networks in a
gypsum community: The
influence of aridity and grazing
intensity

The role of gypsophytes in the organization of plant spatial association networks in a gypsum community: The influence of aridity and grazing intensity

Abstract.

In stressful environments several plant species are only able to survive if they benefit from facilitative interactions exerted by ‘nurse’ species. Usually, these ‘nurses’ are species adapted to the stressful environmental conditions and act as ‘ecosystem engineers’, creating vegetation patches where stress is ameliorated and other species are able to establish. However, this ‘nursery’ effect can be modulated by abiotic and biotic factors. In the present work we analyze the effect of grazing and aridity in the patch structure of gypsophilous plant communities and the role that species adapted to gypsum soils, gypsophytes, plays in that structure. Specifically, we study the modular organization of the plant association network and the intramodule degree and participation of gypsophytes in two plant communities with different aridity in middle Ebro Valley, Spain. Within each community sites with different livestock grazing intensity were also analyzed. We created the networks employing the spatial association between species. We found that plant species were more aggregated in patches in higher aridity and grazed sites. In these sites environmental conditions were more stressful and many species associated to ‘nurse’ species to be able to survive. Gypsophytes played a similar role structuring the plant community as other species, except in higher arid ungrazed site where they played a major

role. However, this role depended on the gypsophyte considered. While gypsophyte shrubs acted as ‘nurses’, smaller gypsophytes compete against other species and formed monospecific patches. Grazing reduced the importance of gypsophytes in higher aridity sites as it facilitated the establishment of plant seedlings by breaking the soil crust. On the other hand, in lower aridity sites the contrary occurred as grazing allowed the establishment of gypsophytes by reducing the dominance of community dominant species. In conclusion, grazing and aridity modified the patch structure of gypsophilous plant communities. Gypsophytes played an important role structuring the vegetation patch organization, but this importance depended on environmental conditions and species’ identity. Moreover, gypsophytes were not the only species that played an important role structuring the plant community. In order to understand the mechanisms that drive the organization of gypsophilous communities seems important but not sufficient to understand the role of gypsophytes.

Keywords: Aridity; Competition; Ecological Networks; Ecosystem engineers; Facilitation; Grazing; Gypsophytes.

Introduction.

The distribution of living organisms in ecosystems is not a random process but it is related with their capacity to survive the environmental conditions present on those ecosystems [37]. This capacity depends on both abiotic and biotic factors that determine the presence or absence of each species in a certain habitat. Usually, where environmental conditions are very stressful, only species resistant to those conditions are able to survive [81]. This specialization occurs due to the selection over time of the most successful phenotypic characters to survive in that environmental conditions [35, 285].

Arid and semi-arid regions suppose a perfect example of places with stressful environmental conditions due to the irregular distribution of precipitation over the space and time and the high temperatures, which result in periods of water deficit over the year [78]. In these regions plant species have developed particular strategies in order to survive, such as the development of specific traits to resist the drought (*e.g.* high proportion of roots biomass, and hairy, thorny or gross leaves, [282]) or the establishment of biotic interactions with other species [116].

These biotic interactions usually operate through the creation of microhabitats where environmental conditions become less stressful. Certain species can survive in these regions if they establish in these microhabitats, being able to persist in ecosystems where in normal conditions it would not be possible [58]. In arid and semi-arid regions, typically, these microhabitats are vegetation patches composed by perennial plants that act as ‘nurses’ and several

plants that establish under their canopies [116, 237]. These perennial species are the responsible of creating those microhabitats and are called ‘ecosystem engineers’ [152]. ‘Ecosystem engineers’ are commonly species adapted to the environmental conditions of an ecosystem that arrive to the community in the first stages of the succession and enable the entrance of other less adapted species in the community by modifying the microenvironmental conditions.

In arid and semi-arid regions soils with high gypsum content occupy large areas [200, 218]. On gypsum soils environmental conditions are very stressful for vegetation as these soils impose severe limitations to plants survival. First, top soil layer supposes a physical barrier to plant species establishment as the soil is covered by physical and biological crusts that difficult seed anchorage and root penetration [22]. Second, gypsum soils present low content of some nutrients such, as P, K, Mg and N, and at the same time present high levels of Ca^{+2} that can be toxic to numerous plant species [54, 200]. However, these stressful conditions can be ameliorated by different abiotic and biotic factors. For example, precipitation can dissolve surface crust and washes the exceed of Ca^{+2} from the soil, and low grazing intensity can break soil crust and increases the N content in the soil, which facilitate seeds establishment and survival in these regions [96, 167].

The extreme conditions of gypsum soils have encouraged the development of specialized flora in these environments: the gypsophytes [218]. Gypsophytes present specific mechanisms to resist the stressful conditions of gypsum soils, as the production of mucilaginous seeds to increase the humidity during the germination [108], or the accumulation of soil toxic ions in their structures [217]. The high specialization of gypsophytes to gypsum soils makes these species rare and usually protected. In the Iberian Peninsula there are several communities associated to gypsum soils as the middle Ebro valley shrubland of *Gypsophila struthium* Loefl. ssp *hispanica* (Willk.) G. López, the Castilian plateau shrubland of *Gypsophila struthium* ssp *struthium* L., the Levantian shrubland of *Teucrium lepicephalum* Pau and the Duero valley shrubland of *Hedysarum boveanum* Bunge ex Basiner ssp *palentinum* Valdés [200]. These plant communities present numerous endemic species, and thus, European Union considers gypsum habitats as Priority Habitats [75]. However, although the study of gypsum communities is well developed there are still several questions to respond. For example, there is no information about the general interaction type that gypsophytes establish with the rest of the species in the community. The nature of the interactions between plant species is very important for the conservation of natural communities, since facilitation has been successfully applied in several restoration and conservation experiments [71, 230]. As gypsophytes are adapted to the stressful conditions of gypsum soils, they are good candidates to act as ‘ecosystem engineers’ and facilitate the establishment of other less adapted species.

In this study we analyze the structure of the interspecific interactions present in gypsophilous plant communities and the role that gypsophytes play in that structure. This is the first time that plant-plant interactions in a gypsicole community are studied at community level. We analyzed the modular structure of the plant-plant spatial association networks of a gypsicole community and how they changed with different aridity and livestock grazing intensities. Aridity is a key factor for vegetation in gypsum soils as it increases soil gypsum content, which difficult the establishment and survival of plant species [167]. Grazing also supposes an important factor for vegetation as livestock trampling can break soil crust facilitating the establishment of less adapted plant seeds. Working hypothesis is that gypsophytes act as ‘ecosystem engineers’, forming vegetation patches where environmental stress is ameliorated and enhancing the survival capacity of the rest of species. Specifically, we propose that a) gypsicole plant community in high arid and ungrazed sites presents a more defined structure in patches due to the key role that gypsophytes play in the structure of the interactions of the plant community; b) gypsophytes play a major role structuring the plant community in high arid sites as aridity increased soil gypsum content; and c) gypsophytes play a minor role structuring the community in grazed sites as grazing breaks soil crust. We predict that gypsophytes, as ‘ecosystem engineers’, play a major role structuring vegetation patches in the sites where non-gypsophytes find more restrictions (high arid and ungrazed sites) and that more defined vegetation patches result in a more balanced modular organization of the plant community, particularly in those sites.

Methods.

Study area.

The study was developed in the Middle Ebro valley in two sites, the wildlife refuge of La Lomaza (municipality of Belchite) and in Alcubierre mountain range (municipality of Leciñena) in Zaragoza, Spain. Both places have gypsum soils, with high gypsum content but with different aridity values, with higher aridity in La Lomaza than in Leciñena site [183]. Several gypsophyte species appear in both places as *Helianthemum squamatum* (L.) Pers., *Gypsophylla struthium* ssp *hispanica* and *Ononis tridentata* L., but they differ in the rest of species. Vegetation in La Lomaza is characterized by low shrubs such as *Thymus vulgaris* L. and grasses as *Lygeum spartum* (L.) Kunth., while in Leciñena bigger shrubs as *Rosmarinus officinalis* L. and *Cistus clusii* Dunal are common [53]. In each place a grazed and an ungrazed site were selected, so in the study 4 sites were considered: in the highest arid place of La Lomaza one ungrazed

(HU) and one grazed (HG) sites, and in the lowest arid place of Leciñena one ungrazed (LU) and one grazed (LG) sites. Information of the 4 study sites are gathered in Table 1.

Tabla 1: Characteristics of the study sites in the middle Ebro Valley.

Code	Site	Coordinates	Aridity index ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{mm}^{-1}$)	Stocking rate ($\text{head} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$)	Gypsum content (%)
HU	La Lomaza	41 $^{\circ}$ 23' N, 0 $^{\circ}$ 42' W	4.37	0	62.39
HG	La Lomaza	41 $^{\circ}$ 24' N, 0 $^{\circ}$ 41' W	4.27	0.35	43.17
LU	Leciñena	41 $^{\circ}$ 46' N, 0 $^{\circ}$ 35' W	2.94	0	49.32
LG	Leciñena	41 $^{\circ}$ 46' N, 0 $^{\circ}$ 34' W	2.87	0.66	45.83

Code refers to the sites with highest (H) and lowest (L) aridity index values and with (G) or without (N) stocking rate.

Data survey and analysis.

In all 4 study sites vegetation was surveyed with point-intercept linear transects [121]. In these transects all the plant species that appear in every point separated by a certain distance along a straight line are recorded. In each study site 6 250-m long transects were carried to survey vegetation on 2010 spring (May-June). Plant species were registered every 20 cm interval for a total of $T = 1251$ points per transect. The presence of all the species that appeared in every point of transects was registered and no distinction was made between the different life stages of the plants. On each transect the abundance of each species i (n_i), total species richness (S), biodiversity ($E = H' / \ln(S)$, where H' Shannon diversity index, $H' = \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$, where p_i is the proportion of n_i respect the sum of the abundances of all the species in each transect), abundance of gypsophytes (*Gypso*, sum of the abundances of all gypsophytes in the transect) and the bare soil cover (*BS*, number of points in the transect with no registers/ T). The differences between sites characteristics were tested with Generalized Linear Models with aridity and grazing intensity as fixed factors.

Network properties can vary a lot between samples taken from a network and the complete network *per se* ([267]). Thus, on each site one plant-plant spatial association network was built with the pooled data of the 6 transect as it best represented plant community organization. In this network nodes (i, j) are plant species and links (s_{ij}) reflect the spatial association between every pair of species in the transect. Spatial association between each pair of species was calculated comparing the number of co-occurrences registered between the

species along the transect with the number of co-occurrences expected only due to their abundances. The number of co-occurrences of a pair of species i and j (a_{ij}) was defined as the number of points in the transect where i and j appeared simultaneously. This a_{ij} value can be compared with the expected number of co-occurrences between i and j if both species associated at random. The expected number of co-occurrences for any pair of species i and j (e_{ij}) is calculated as $e_{ij} = n_i/T * n_j/T * T$, or the probability of finding i and j in the same point of the transect multiplied by the total number of points surveyed. In order to compare e_{ij} and a_{ij} a Poisson distribution was employed. For each pair of species the lower ($e_{ij}^- = e_{ij} - z_{0,025}\sqrt{e_{ij}/T}$) and upper ($e_{ij}^+ = e_{ij} + z_{0,025}\sqrt{e_{ij}/T}$) limits of a 95 % confidence interval were calculated. Thus the spatial association between species i and j was defined as

$$\begin{aligned} s_{ij} &= 1 \text{ si } a_{ij} > e_{ij}^+ \\ s_{ij} &= -1 \text{ si } a_{ij} < e_{ij}^- \\ s_{ij} &= 0 \text{ si } a_{ij} > e_{ij}^- \text{ y } a_{ij} < e_{ij}^+, \end{aligned}$$

There is a positive spatial association between i and j if $a_{ij} > e_{ij}$, while there is a negative spatial association if $a_{ij} < e_{ij}$. The size of the networks is S , the proportion of isolated species is Iso ($Iso = 1 - S'/S$, where S' includes all the species with at least one significant spatial association), and the connectivity is $K = \sum_{i=1}^{S'} \sum_{j=1}^{S'} |s_{ij}|/2$, as $s_{ij} = s_{ji}$. In each network the connectance $C = 2K/S'(S' - 1)$ and the proportion of positive associations ($Ratio^+ = K^+/(K^+ + K^-)$, where K^+ is the total number of positive associations and K^- is the total number of negative associations in the network) were also calculated.

Each network was divided in M modules following the structural balance criterion. A network with positive and negative links is perfectly balanced if all its nodes can be grouped in modules so that, all links between nodes that conform the same module are positive ($s_{ij} = +1$ for every i and j within a module) and all links between nodes that conform different modules are negative ($s_{ij} = -1$ for every i and j in different modules, [95]). In our case modules represent the different vegetation patches that can be found in the ecosystem, separating patches composed by particular plant species from other patches. If there were isolated groups of species (*i.e.*, groups of nodes that do not connect among them), we consider them as different modules (*i.e.*, different vegetation patches).

Following the structural balance criterion, networks could be unbalanced systems, as there can be links that do not fulfill balance conditions (*i.e.* not all the links inside a module are positive nor all the links between different modules are negative). The deviation of a network from a perfectly balance organization can be measured with an index of frustration. In our case, frus-

tration was measured as the proportion of links that do not fulfill the structural balance criterion respect the total number of links present in the network ($F = ((k_{M_x} \neq +1) + ((k_{M_x, M_y} \neq -1)/K$, where k_{M_x} is the number of links within the module M_x , k_{M_x, M_y} is the number of links between modules M_x y M_y , and K is network connectivity). In our case F indicated the specificity of vegetation patches in the community (*i.e.*, same species always appeared associated in the same patch type), with more specificity at lower F values. In a network organized in modules, it is possible to test the role that each node plays in the organization of the network. The role of a node in a network can be measured with its intramodule degree and its participation [128]. Intramodule degree (D_i) determines how connected a node is with the rest of the nodes within its module. Intramodule degree is calculated as

$$D_i = \frac{k_{iM_x} - \bar{k}_{M_x}}{\sigma_{k_{M_x}}},$$

where k_{iM_x} is the number of links of i within the module M_x , \bar{k}_{M_x} is the average number of links per node within M_x , and $\sigma_{k_{M_x}}$ is the standard deviation of the number of links per node within M_x . Positive D_i values indicate that i is more connected to other nodes within M_x than the average connectivity within the module, while negative D_i values indicate that i is less connected to other nodes within M_x than the average connectivity within the module. In our case, D_i shows the capacity of plant species to aggregate other species in the vegetation patches where they appear.

Participation (P_i) determines how connected a node is to all the modules in the network. Participation is calculated as

$$P_i = 1 - \sum_{x=1}^M \left(\frac{k_{iM_x}}{k_i} \right)^2,$$

where k_i is the total number of links of i . Values of P_i similar to 1 indicate that i connects homogeneously to the modules in the network, while values of P_i similar to 0 indicate that most links of i concentrate in a specific module. In our case, P_i showed the importance of plant species differentiating vegetation patches in the plant community. The role of a node i in a network divided in modules can be assessed with its D_i and P_i values (Guimera and Amaral, 2005). Attending to D_i a node can be classified as hub ($D_i > 2,5$, connects many nodes within its module) and non-hub ($D_i < 2,5$, connects few nodes within its module), while attending to P_i a node can be classified as peripheric ($P_i \approx 0$, does not connect modules), connector ($P_i \approx 0,5$, connect modules) and kinless ($P_i \approx 1$, do not belong to a specific module).

Changes in the D_i and P_i values of gypsophytes (D_{gyp} and P_{gyp}) were tested with Generalized Linear Models with aridity and grazing intensity as fixed factors. Also, the importance of the species in the network were assessed with

their D_i and P_i values. The cumulative distributions of D_i and P_i values were built on each site and the importance of a species was defined as the probability of finding another species with less than its D_i and P_i values. Thus, important species will have high D_i and P_i values and their importance will be similar to one. There were two importance values, the importance of a species to aggregate other species in the vegetation patches ($p(D)$) and the importance differentiating vegetation patches ($p(P)$). We considered a species as important if its D_i and P_i values were higher than 0.8 (species presented D_i and P_i values higher than 80 % of the species in the network).

Results.

Attending to the characteristics of the study sites, there was a significant interaction between aridity and grazing for species richness (S), evenness (E) and abundance of gypsophytes ($Gypso$, $p < 0,02$ in all cases). In highest aridity sites grazing did not affect S and E , and reduced $Gypso$. On the contrary, in lowest aridity sites grazing increased S , E and $Gypso$ (Table 1). These results show that the effect of grazing in the plant community can be modulated by aridity. There was a significant effect of aridity and grazing on bare soil cover (BS , $p < 0,001$ and $p = 0,0093$ respectively). In highest aridity sites BS was higher than in lowest aridity sites, and grazing increased BS independently of aridity (Table 1).

Tabla 2: Characteristics of the gypsicole plant community for the different study sites in the middle Ebro Valley.

Study site	S	E	$Gypso$	BS
HU	29.17±2.57	0.71±0.02	182.5±23	0.59±0.02
HG	27.83±1.22	0.74±0.01	77.17±9.82	0.68±0.03
LU	26.33±1.5	0.65±0.02	63±8.39	0.42±0.02
LG	42.83±2.61	0.77±0.01	115±9.17	0.46±0.02

Study site refers to the sites with the highest (H) and lowest (L) aridity index values and with (G) or without (N) stocking rate. S , species richness; E , evenness; $Gypso$, sum of the abundances of all the gypsophytes found in transects; BS , bare soil cover. All values are given as mean \pm standard error.

Comparison between network indexes of spatial association networks also showed the different effect of grazing depending on the aridity. In highest aridity sites grazing did not affect the proportion of isolated species (Iso), connectance (C)

and number of modules (M). On the contrary, in lowest aridity sites grazing reduced Iso (Table 2). Grazing increased the proportion of positive associations independently of the aridity. The higher proportion of positive interactions in grazed sites indicated that plant species aggregated in space when grazers were present. The organization in modules of the networks was more balanced (*i.e.*, F was lower) in highest arid than in lowest arid sites and in ungrazed than in grazed sites (Table 2). This implies that spatial association of plant species in vegetation patches was more specific in highest arid and grazed sites, as plant species preferentially associated to the same species rather than associate to any species present in the community.

Tabla 3: Characteristics of the spatial association networks of the gypsicole plant community of the middle Ebro Valley.

Study site	Iso	C	$Ratio^+$	$M(F)$
HU	0.23	0.08	0.81	5 (0.01)
HG	0.24	0.08	0.92	5 (0.06)
LU	0.44	0.12	0.81	3 (0.07)
LG	0.15	0.08	0.87	4 (0.09)

Study site refers to the sites with the highest (H) and lowest (L) aridity index values and with (G) or without (N) stocking rate. Iso , proportion of species with no significant spatial associations; C , connectance; $Ratio^+$, proportion of positive links; M , number of modules; F , frustration as proportion of links that did not fulfill the structural balance criterion.

In total 5 gypsophytes were found: *Diplotaxis erucooides* (L.) DC, *Helianthemum squamatum*, *Herniaria fruticosa* L., *Gypsophylla struthium* ssp *hispanica* and *Ononis tridentata*. All five species appeared in 4 sites but *D. erucooides* which only appeared in HU. Attending to the role that gypsophytes played in the community, there was no significant effect of aridity or grazing on gypsophytes intramodule degree (Figure 1 left). There was a marginally significant interaction of aridity and grazing on gypsophytes participation ($p = 0,0769$, Figure 1 right). Grazing reduced P_{gyp} in highest aridity sites while increased P_{gyp} in lowest aridity sites. This indicated that grazing reduced the importance of gypsophytes as differentiators of vegetation patches in highest aridity sites, while in lowest aridity sites the contrary occurs.

If the importance of gypsophytes is analyzed separately, there were differences between the species (Figure 2). *Gypsophylla struthium* ssp *hispanica* presented high $p(D)$ and $p(P)$ values in all sites except LU, which indicated that this species played an important role in the network, both gathering species

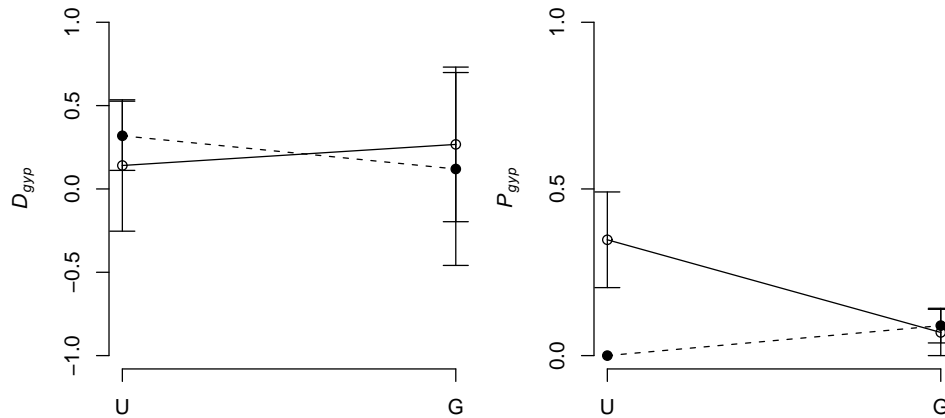


Figura 1: Intramodule degree and Participation of the gypsophytes in spatial association networks of the plant community studied in middle Ebro Valley. Left graph represents intramodule degree (D_i) and right graph participation (P_i). U indicates ungrazed sites and G grazed sites. In continuous line there are represented highest arid sites (H) and in dashed line lowest aridity sites (L). Bars represent \pm one standar errors of the values.

and differentiating vegetation patches. *Ononis tridentata* only presented high $p(D)$ and $p(P)$ values in LG. *Helianthemum squamatum* and *H. Fruticosa* only presented high $p(P)$ values in HU, indicating that both species differentiated vegetation patches in this site. *Helianthemum squamatum* also presented high $p(D)$ in HG, indicating that at least in this site it gathered species within its vegetation patches. A joint representation of D_i and P_i values of all species in the networks is represented in Figure 3.

Discussion.

Modular organization of the plant-plant spatial association networks showed that plant community was more balanced in highest aridity than in lowest aridity sites (HU and HG presented lower frustration than LU and LG), which indicated that same species always appeared associated in the same patch type. In HU and HG higher aridity conditions determined more restrictive soils with higher gypsum content and thicker soil crust [231]. This result in a plant community very specialized to resist this type of stress [105]. In this community gypsum tolerant species can be considered as ‘ecosystem engineers’, as they

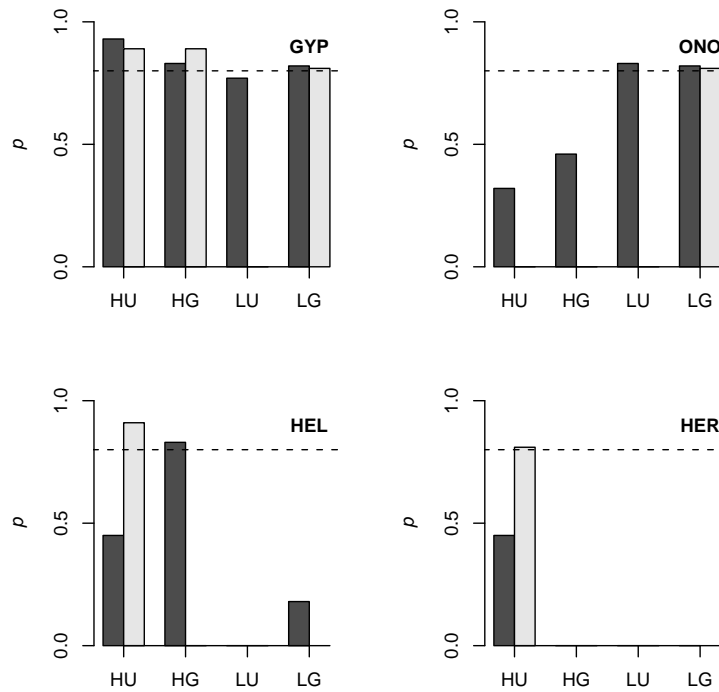


Figura 2: Importance of gypsophytes structuring the spatial association networks of the plant community studied in the middle Ebro Valley. Graphs represent the different species: *G. struthium* ssp *hispanica* (GYP), *O. tridentata* (ONO), *H. squamatum* (HEL) and *H. Fruticosa* (HER). Black bars represent the importance of a species to aggregate other species ($p(D)$), and white bars represent the importance differentiating vegetation patches ($p(P)$). Species with values higher than 0.8 (dashed line) are considered as important. *Diptotaxis erucooides* is not included as it only appeared in one site.

establish conforming vegetation patches which become fertility islands for the rest of plant species. Species that form these islands are capable to break soil crust with their roots [248], enabling the establishment of other species and increasing the water content in the soil under their canopy [230]. Moreover, the additional water content in the soil could favor the washing of ions as Ca^{+2} , reducing the excessive content of these ions within vegetation patches [127]. On the other side, in LU and LG community was less balanced, which indicated that more species appeared associated interchangeably in different vegetation patches. In LU and LG higher precipitation reduces soil crust resistance and enabled a more homogeneous ions washing, which reduces the stress level due to gypsum in the community. Thus, in these sites species spatial organization was less patch-specific because positive interactions are not as decisive to the survival of plant species as in higher aridity sites.

Grazing also affected the properties of the ecosystem and spatial association networks. Grazing increased bare soil surface and the ratio of positive associations in the community. Selective consumption of vegetal biomass by herbivores reduces vegetation cover, which results in more bare soil [188, 191]. Moreover, this selection depends on the palatability and the detectability of plant species [43]. Spatial association between unpalatable and palatable species has been identified as one of the commonest mechanism employed by plants to protect from grazers [214]. Grazing also increased the frustration of the modular structure of the community, turning the network more unbalanced (*i.e.* less specific distribution of plant species in patches). Grazing has been presented as a disruptor factor of plant community structure in arid environments as vegetal consumption by herbivores randomizes vegetation patch organization, resulting in a more homogeneous distribution of plant species between patches [3].

On the other hand, there was a different effect of livestock grazing on plant community depending on the aridity level. In highest aridity site grazing reduced the abundance of gypsophytes and their participation in network organization. In these sites grazing can affect soil hydro-physical properties by the removal of surface soil crust. If this crust is removed, water soil content increases and plants establishment can be enhanced [96]. This change in soil properties would produce more benign environmental conditions and so, less dependence on ‘ecosystem engineers’ represented by gypsophytes. However, in lowest aridity sites the opposite occurs. In these sites livestock grazing increases species richness, community evenness, gypsophytes abundance and reduced the proportion of isolated species in the network. In this case plant community is dominated by *R. officinalis* and grazers could feed on it, because although it is not as nutritious as other species present in the community, it is very common and easy to find [28]. Thus, grazing would reduce the dominance of *R. officinalis* and allows more space where other species (including gypsophytes) are able to establish. Gypsophytes organize in vegetation patches where other species can establish in order to protect from both grazing and the competition with other shrubs, and so the proportion of isolated species decreased. This reduction in the dominance of *R. officinalis* also increased the evenness in the community.

Attending to the role of gypsophytes in the plant community, only their role as differentiators of vegetation patches (P_i) was affected by aridity and grazing. Moreover, there was an interaction in this response. This is due to differences in the vegetation patches formed by gypsovags (regionally common not specialized species that can occur in gypseous soils). In highest aridity sites vegetation patches are formed by gypsophytes and *Lygeum spartum* ($p(D)=0.98$, $p(P)=0.86$). *Lygeum spartum* is a very thick grass capable of survive in gypsum soils, and several small plant species establish in its edge [236]. In these

sites grazing changes soil properties, reducing the importance of gypsophytes as differentiators of vegetation patches. In lowest aridity sites vegetation patches are formed by *R. officinalis* ($p(D) = 0.83$, $p(P) = 0.91$). This species is a shrub of bigger size than gypsophytes and dominates the space in the community, displacing other species to the gaps that it does not occupy. This dominance can be related with an allelopathic strategy, a typical strategy found in several species of the same genus and family [15]. Grazing reduces the dominance of *R. officinalis* and gypsophytes become able to form vegetation patches that differentiate from those of the *R. officinalis*.

It is remarkable to point that the importance of gypsophytes in the networks depended on the identity of the species considered. In general, *G. struthium* ssp *hispanica* was quite important both aggregating and segregating species in all sites. *Gypsophylla struthium* ssp *hispanica* is a shrub, the species usually considered as responsables of vegetation patch formation in semi-arid environments (Sala and Aguiar, 1995). This species presented high D_i and P_i values because it formed vegetation patches within several plant species establish in order to survive. The only exception was in LU, where plant community was dominated by *R. officinalis* and *G. struthium* ssp *hispanica* does not form proper patches. Another shrub gypsophyte was *O. tridentata*, but this species only was important in lowest aridity sites. The difference between this species and *G. struthium* ssp *hispanica* could be related with their specialization level to gypsum soils. While *O. tridentata* is a widely distributed species present in almost all gypsum soils of Iberian Peninsula, *G. struthium* ssp *hispanica* has a more reduced distribution [183]. This difference in their distributions is related with the gypsophilic level of both species. *G. struthium* ssp *hispanica* is restricted to soils with higher gypsum content, so it is associated to habitats in highest aridity sites where conditions are more restrictive [183]. In these sites it plays a more important role aggregating plant species within vegetation patches. In lowest aridity sites environmental conditions are more benign, resulting in more nutrient availability and a weaker soil crust. Thus, in these sites the less specialized shrub *O. tridentata* is able to establish and form vegetation patches.

The other gypsophytes were *H. squamatum* and *H. fruticosa*, which differentiated vegetation patches in HU but did not aggregate other species. These species are camephites that form monospecific vegetation patches. This spatial segregation can be due to different mechanisms. For example, these species are of small size, so it is not likely that they facilitate other species, [249]. Moreover, they are able to establish on bare soil as they are adapted to this semi-arid environment (seeds of *H. squamatum* present, mucilage which improves the anchorage to soil surface, [108]). Lastly, they could exert allelopathic compounds which prevent the establishment of other species (although this mechanism has not already been tested). The relaxing of stress conditions when grazing

is present in highest aridity zone reduced their segregation from the rest of species and even *H. squamatum* became one of the most associated species. In conclusion, gypsophytes played an important role structuring the vegetation patch organization in plant communities of gypsum soils. However, this importance depended on the considered environmental conditions and species. For example, gypsophyte shrubs as *G. struthium* ssp *hispanica* and *O. tridentata* were important conforming vegetation patches in the habitats where they were best adapted to. On the other hand, small gypsophytes as *H. squamatum* and *H. fruticosa* segregated from the rest of species as they are able to establish on the bare soil where there is reduced competition, and also could impede the establishment of other species by releasing allelopathic substances. However, gypsophytes are not the only species that played an important role structuring the plant community as there were other gypsum tolerant species such as *L. spartum* or *R. officinalis* that played a major role in some habitats. The role of gypsophytes was affected by livestock grazing, which increased or reduced the importance of gypsophytes as community structurers depending on the aridity. In order to understand the mechanisms that drive the organization of gypsophilous communities seems important but not sufficient to understand the role of gypsophytes. It is possible that other less specialized species play a key role in the structuring process of the community.

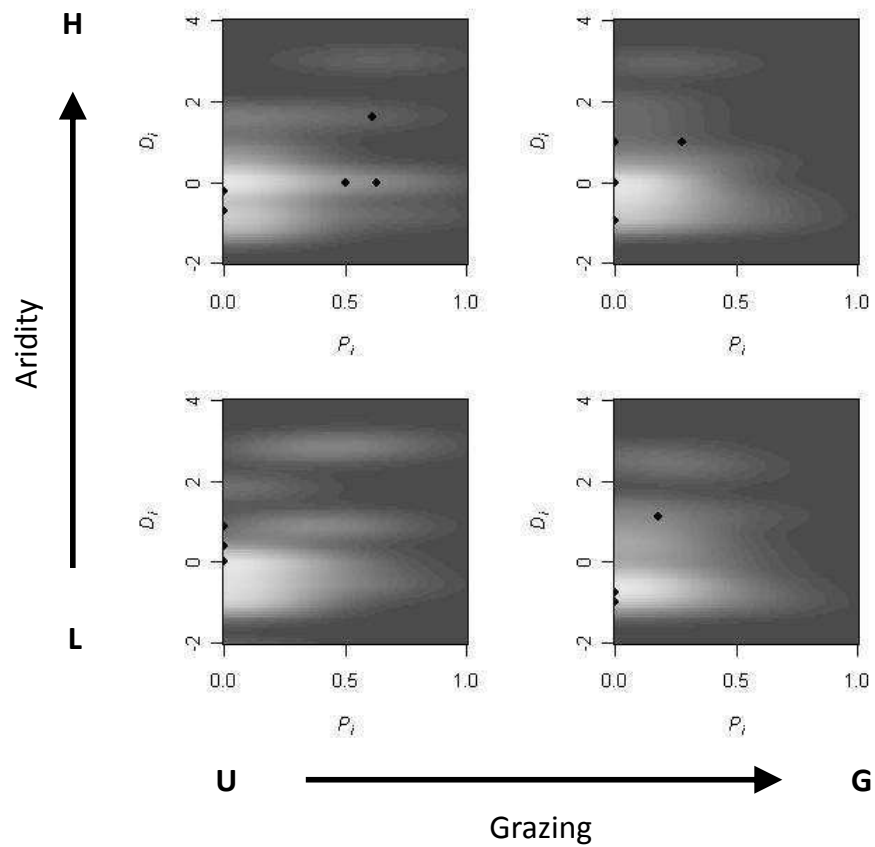


Figura 3: Intramodule degree and Participation of the gypsophytes respect to all species present in the plant community studied in the middle Ebro Valley. H indicates highest arid sites and L lowest aridity sites, and U indicates ungrazed sites and G grazed sites. P_i , Participation; D_i , intramodule degree. Grey scale represents the distribution of D_i and P_i for the species in the community, with white representing most common values and black least common values. Black dots represent the gypsophytes. Take notice that in all sites but HU black dots appear associated with white areas, indicating that gypsophytes presented similar values to those found in the community.

Effect of livestock grazing in the
modular organization of
semiarid plant-plant spatial
association networks

Effect of livestock grazing in the modular organization of semiarid plant-plant spatial association networks

Abstract.

Ecologists have employed networks to study ecological communities. However, typically, these networks have been used to address only a particular kind of interaction. In the present work we extend this approach to a plant community that considers positive and negative interactions simultaneously. We study the organization of the interactions within network modules and its changes due to livestock grazing in the semiarid plant community of Cabo de Gata-Níjar Natural Park, Spain. We created the networks with positive and negative links based on the spatial association between species in 4 sites that differed in grazing intensity. In this networks modules represent different association strategies of the plant species (species that associate or segregate from other species in the plant community). We evaluated the connectivity of the networks, their organization in modules and the distribution of links within each module. Grazing influenced the structure of the interactions in the plant community, particularly by modifying the association strategies. Community presented most modules at the ungrazed site, and they decreased as grazing pressure increased. Grazing favored species with no associations and some species that competed among them for space and formed modules that only had negative links. Many species formed modules that had positive links because they only were able to survive in association. Few species played an important role in maintaining the structure of the plant community because they intervened in most of the positive and negative interactions of the networks. Spatial association networks identified association strategies, plant communi-

tie's key species and the effect of grazing intensity, revealing as a good approach to study the organization of plant communities.

Keywords: Competition; Ecological Networks; Facilitation; Grazing; Plant strategies, Semiarid environments.

Introduction.

Scientists have employed networks to study the interactions within real systems for a long time [48], including systems from a variety of fields as economics, sociology, physics, biochemistry, and ecology [29]. In ecology, these analyses are very interesting as they address simultaneously the structural properties of the system and the role that its components play in that structure [205]. However, most research in ecological networks has focused in one particular type of interaction, such as trophic (feeding interactions between prey and predator, [97]) and mutualistic relationships (mutually beneficial interaction between species, [30]). Only recently ecologists have started to analyze networks with different types of interactions simultaneously, but only theoretically [115, 159]. Here we present an empirical ecological network that combines competitive and facilitative interactions for the first time.

One particular system of interactions present in nature is the interactions ensemble established between plant species. Plant species coexist in a particular habitat, where they compete for space and resources with other plants [116]. In addition, some plant species facilitate the presence of others because nutrients accumulate under their canopies or they provide protection against stressful environmental factors [237]. Facilitation has been suggested as a major structural factor influencing the organization of stressed plant communities, where several species can only survive due to this positive interaction [57]. Interactions between plant species influence the spatial distribution of vegetation, as competitive interactions are related with spatial segregation while positive interactions are related with spatial aggregation [277]. Thus, it is possible to approximate positive and negative interactions between plant species studying their spatial association [299].

The study of the plant-plant interactions is of particular interest in arid and semiarid ecosystems. In arid ecosystems vegetation is distributed in multi-specific patches within a matrix of bare soil. Typically, patches consist of shrub species that act as shelters against harsh environmental conditions ('nurses'), and several plants that can only survive within these patches [18, 249]. So, interactions between plant species result in a strong vegetation spatial distribution pattern [249]. Networks have been already employed to study interactions between plant species in arid ecosystems, but only considering positive interactions present between 'nurses' and facilitated species [290, 291]. It is

possible to extend this network including negative interactions present in the plant community and derived from the spatial association of species.

Overgrazing is one of the most important sources of stress in plant communities. Grazing reduces the abundance of susceptible plant species and modifies the composition and structure of plant communities [188, 191, 214]. In addition, grazing influences the spatial distribution of vegetation. On one hand, associative defense against grazers between grazing-sensitive species and grazing-resistance species may result in an increase of the clustering in the plant community [25, 125]. On the other hand, intense herbivore consumption may result in a random spatial distribution of the plant community with few grazing-resistance species that compete among them [5]. This change of spatial distribution may be modulated by grazing intensity, with low intensities related with positive associations and high intensities related with random patterns [5]. To maintain sustainable grazing practices, it is essential to evaluate the effect of grazers on the entire plant community. However, this is difficult because plant species present different tolerances to grazing, and is not possible to infer the effect of grazing in the plant community by only pooling the individual response of each species [103].

In this study, we used spatial association networks to investigate the effect of grazing in the structure of the interactions within a semiarid plant community. To our knowledge, this is the first empirical ecological network that includes positive and negative interactions simultaneously. Specifically, we examined how grazing intensity affected the modular organization of the community. We divided the networks in specific modules based on species spatial association patterns, and assumed that each module represent a specific association strategy. For example, one module includes species that only exert negative spatial associations with other species. We hypothesize that grazing modifies community association strategies; specifically a) an increase in grazing intensity results in a more randomized plant community and a selection of some association strategies that are best adapted to this stress; and b) selected association strategies concentrate most of the associations in the community. We predict that the number of the modules will decrease and the plant community will become more randomly distributed as grazing intensity increases. We also predict that spatial associations will concentrate in certain modules, specifically, those modules that include the species that provide refuge to others.

Methods.

Study area and data collection.

The study was conducted in Cabo de Gata-Níjar Natural Park (hereafter, Cabo de Gata NP), which is located in the Mediterranean coast of southeastern Spain ($36^{\circ}46' N$, $2^{\circ}09' W$). The park covers 37,570-ha, and the highest elevation is 493 m (El Fraile Peak). The climate is semiarid Mediterranean (drought in summer and most rainfall in spring and autumn. Average annual rainfall = 193.9 mm, Average annual temperature = $19,4^{\circ}C$, [220]). Historically, the area has been used as an agro-pastoral system, with cereal cropping on floodplains and livestock (sheep and goats) grazing year-round on the slopes. The plant community is characterized by *Chamaerops humilis* L., *Rhamnus lycioides* L., *Pistacia lentiscus* L. and *Periploca laevigata* Aiton [222]. Vegetation data were collected from the southern section of the park, where highly stony soils predominate [215]. In that region, the vegetation is an open shrubland, with shrubs organized in patches embedded within a matrix of a large tussock grass, *Stipa tenacissima* L. *Stipa tenacissima* is a highly competitive species that colonizes the gaps created within patches by livestock and aridity, and can exclude other plant species from the area [6, 10].

Within the study area, four sites were selected at different distances from the El Romeral farm, and one week per season in 2000, the movements of sheep and goats were monitored. The effective stocking rate at each site was calculated by multiplying the average stocking rate of the farm ($0.65 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$) by a correction factor based on the proportion of time that livestock spent grazing on each site. The sites were ranked based the stocking rate to which they were exposed (G1 = $0 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$; G2 = $0.27 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$; G3 = $0.46 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$; and G4 = $0.65 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$). The grazing carrying capacity of this plant community was $0.39\text{-}0.57 \text{ head} \cdot \text{ha}^{-1}$ [247]; therefore, we assumed that G2, G3 and G4 sites had been exposed to low, medium and high grazing intensity, respectively. The G1 site had not been grazed.

In April, 2001, three 500-m-long linear transects were established randomly at each site, and the Point-Intercept Method was used to quantify the vegetation [121]. In each transect one survey point was established every 20 cm, and all species which intercept a vertical line on each point (T = total surveyed points per transect = 2501) were recorded. Only the presence of each species per point was recorded, independently of the number of individuals, and no distinction was made between the ontogenetic stages of individuals of the same species. The abundance of each species i per transect was measured as the number of points where it occurred (n_i). Evenness ($E = H'/\ln S$, where H' is Shannon diversity index and S is the number of species present in the transect) was

calculated for each transect. The linear transects were parallel to the slope, separated by at least 50 m and at the same elevation, orientation and parent soil material.

Network construction and analysis.

For each site, three plant-plant association networks were created using the data from each transect (one network per transect) and based on the plant-plant association matrix $\mathbb{S}_{S \times S}$. In these networks nodes are plant species and links are spatial associations between pairs of species. In $\mathbb{S}_{S \times S}$, s_{ij} represents the spatial association between species i and j , with $s_{ij} = s_{ji}$ as $\mathbb{S}_{S \times S}$ was symmetric. The spatial association between i and j was derived by comparing the number of times that species i and j co-occurred at the same sampling point in the transect (a_{ij}) and the expected number of co-occurrences based on species abundances ($e_{ij} = n_i/T \cdot n_j/T \cdot T$, probability of i appearing at a single point \cdot probability of j appearing at a single point \cdot total number of points). Each a_{ij} was compared to a Poisson distribution fitted with e_{ij} as the parameter. When a_{ij} was significantly higher than e_{ij} ($a_{ij} > e_{ij}$, and fell outside the 95 % confidence interval of e_{ij}), plant species were assumed to be positively associated and s_{ij} was set to +1. When a_{ij} was significantly lower than e_{ij} , plant species were assumed to be negatively associated and s_{ij} was set to -1. If a_{ij} fell within the confidence interval, the observed values did not differ significantly from those expected and the plant species were assumed to have a neutral association ($s_{ij} = 0$). It was not possible to estimate the number of co-occurrences of a species with itself from the point-intercept data; therefore, the diagonal terms of $\mathbb{S}_{S \times S}$ were set to 0. The total number of links in the network was $K = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S |s_{ij}|$ and the connectance was $C = K/S(S - 1)$. The association ratio was $Ratio = (K^+ - K^-)/(K^+ + K^-)$, where K^+ is the total number of positive links and K^- is the total number of negative links in the network. Positive *Ratio* values indicate that positive associations are more important than negative ones, while negative *Ratio* values indicate the contrary.

Each association network $\mathbb{S}_{S \times S}$ was divided in modules based on a relaxed structural balance criterion [95]. Structural balance is a criterion employed to build modules in networks that have positive and negative links [95, 280]. In a balanced network, nodes within the same module only exhibit positive interactions among themselves, and negative interactions with the species in the other modules. Under that criterion, however, not all networks can be balanced and a Frustration Index is used to measure the distance that a network is from balance [280]. In a relaxed balanced network, nodes within the same module exhibit interactions that have one sign (positive or negative), only, and the same

applies to the interactions between pairs of modules. Under that criterion, all networks can be balanced as long as they are divided in enough number of modules [95]. Each network was divided in modules until the frustration Index was 0 (network was balanced). In each network, three of the modules were set specifically: M^+ , which included all the species that only exhibited positive associations; M^- , which included all the species that only exhibited negative associations; and M^0 , which included all the species with no significant associations. Other modules were named M^x (M^I, M^{II}, \dots).

Attending to the relaxed balance criteria, all species within the same module connects with the rest of the species within each module in the same way (including species within the same module). So, we could argue those species that belong to the same module share the same association strategy in the plant community. This is quite straightforward for M^+ , M^- and M^0 modules: M^+ includes facilitated species (species that only present positive associations), M^- includes competitive species (species that only present negative associations) and M^0 includes ruderal species (species that distribute randomly). However, when species present positive and negative associations simultaneously interpretation becomes more complex. The organization of these species in different modules is related only with the associations that they establish among them, as they only establish positive associations with M^+ and negative associations with M^- . One possible interpretation for our case (semiarid environment where vegetation is organized in patches) is that M^x includes, among others, ‘nurse’ species. Usually, ‘nurse’ species are abundant species adapted to the environmental conditions present in the area [79]. These species conform patches within other species establish, while segregate from their competitor species. However, this interpretation must be taken cautiously as M^x also includes species that only establish in patches conformed by certain species and segregate from other patches. So, in our case the number of modules would reflect the diversity of association strategies in the community. Network analyses were performed using Pajek (<http://pajek.imfm.si/doku.php>).

In order to evaluate the effect of grazing in the organization of the networks, we correlated the number of modules (M), the proportion of non-associative plants ($NAs = S^{M^0}/S$, where S^{M^0} is the size of M^0) and the number of links per species ($Rn = K/S$, number of links (K) per number of present species (S)) in each network with grazing intensity. As these variables could be related with the size of the matrix, we also correlated grazing intensity, M , NAs and Rn with S . We employed Spearman rank correlation as data was not normal. Spearman Correlations were performed with R (<http://www.Rproject.org>).

To analyze association strategies in the community we first compare the size of modules (S^{M^i}) with an ANOVA with module type (M^+ , M^x , M^- and M^0) as a fixed factor. Then, to confirm which strategy was more important, we compared in each network the associations that occurred in each module

(K^{M^i} , positive and negative links of species in module M^i) with the number of associations expected based on the number of species present in the module ($K_e^{M^i} = S^{M^i}/(S - S^{M^0})$, as only species that present at least one significant positive association were considered). If associations distributed among modules as expected by their size, we would find no difference between real and expected values ($K_e^{M^i} - K^M = 0$). We calculated the normalized root mean square error ($NRMSE = \sqrt{((K^{M^i} - K_e^{M^i})/K^{M^i})^2} = (K^{M^i} - K_e^{M^i})/K^{M^i}$) of the associations in each modules and compare modules among them using an ANOVA with module type as fixed factor. Positive $NRMSE$ indicates that module presents more associations than expected while negative $NRMSE$ indicates the opposite. The size, real number and expected number of associations for M^x were calculated after pooling all modules that present positive and negative associations in a single module for each transect. ANOVAs were performed with R (<http://www.Rproject.org>).

Results.

In Cabo de Gata NP, livestock grazing influenced plant community and its respective association network (Table 1). Specifically, grazing reduced the species richness and biodiversity in the community and the number of modules present in the network (ANOVA p-value <0.001 for S and E , and p-value <0.05 for M , Tukey post-hoc revealed that G1 presented significantly more species and evenness than the other 3 sites and more modules than G4, and G2 and G3 presented more evenness than G4). However, grazing did not affect network connectance (ANOVA p-value >0.05 for C). Positive associations were more important than negatives in all sites, and it seems that in G1 association ratio was slightly higher than in other sites (but not enough to be significant, ANOVA p-value >0.05).

Correlations analyses showed that grazing intensity correlated negatively with the number of links per species ($rho = -0,734$, p-value <0.01) and the number of modules ($rho = -0,75$, p-value <0.01), and positively with the proportion of isolated species ($rho = 0,714$, p-value <0.01). Network size only presented correlation with the proportion of isolated species ($rho = -0,603$, p-value <0.05), so results seem independent of network size.

Plant species did not distributed homogeneously among modules. Modules M^+ and M^0 presented significantly more species than M^- and M^x in all sites (Figure 1). Furthermore, associations did not distribute among modules as expected by their size. In all sites M^+ presented negative $NRMSE$ values and was significantly lower than M_x and M_- , which presented positive $NRMSE$ values and were not different between them (Figure 2). The only exception was

Tabla 1: Characteristics of study sites in Cabo de Gata NP.

Site	Transect	S	E	$K(C)$	K^+, K^-	M
G1	1	96	0.694	174 (0.019)	142,32	5
	2	92	0.685	194 (0.023)	148,46	6
	3	81	0.642	162 (0.025)	116,46	7
G2	1	58	0.603	60 (0.018)	46,14	5
	2	53	0.607	82 (0.03)	54,28	6
	3	48	0.556	50 (0.022)	26,24	5
G3	1	46	0.58	76 (0.037)	58,18	6
	2	57	0.568	66 (0.021)	48,18	5
	3	49	0.528	56 (0.024)	34,22	5
G4	1	57	0.404	62 (0.019)	46,16	4
	2	45	0.399	34 (0.017)	18,16	4
	3	60	0.43	54 (0.015)	36,18	4

S , species richness; K , total number of links; C , connectance; K^+ , number of positive links; K^- , number of negative links; M , number of modules. Sites are ranked attending to grazing intensity.

in G3 where there was no difference among modules. In Figure 3 there is an example of the networks along grazing intensity gradient and how associations distribute among modules.

Discussion.

Grazing influenced the semiarid shrubland community and its respective network of Cabo de Gata NP, Spain. Grazing reduced species richness and as grazing became more intense, community presented lower biodiversity. Selective consumption by herbivores reduces the abundance of some plant species, but promotes the persistence of species that are resistant to grazing which become dominant and reduce community biodiversity [43]. Moreover, when grazing is very intense, even some grazing-resistant species cannot survive and few grazing species dominate, reducing biodiversity even more. On the contrary, grazing did not affect the importance of positive associations in the community. Positive values of Ratio in all sites (Table 1) coincide with the results suggesting that facilitation is a key factor structuring semiarid communities [249]. As grazing-sensitive species can persist in grazed areas if they associate with grazing-resistant species that act as shelters against herbivores, we could expect an increase in the importance positive association with grazing inten-

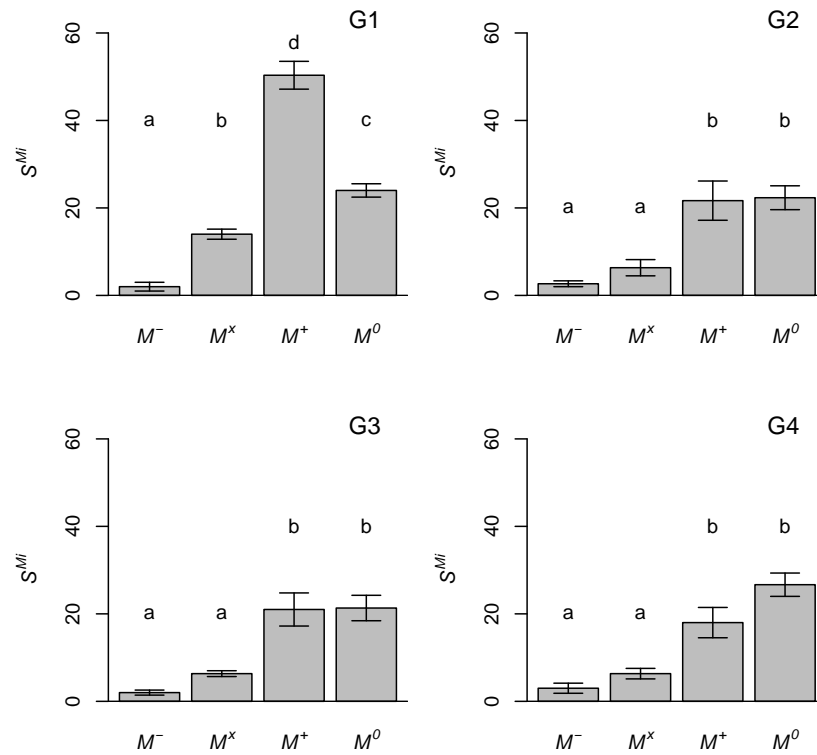


Figura 1: Difference between the sizes of the modules in the association networks of Cabo de Gata NP. S^{M^i} , size of the module M^i in each site (mean \pm standard error); M^- , module with only negative links; M^x , modules with positive and negative links; M^+ , module with only positive links, M^0 , module without links. S^{M^i} values are significantly different between modules with different letters. G1 to G4 are the sampling sites.

sity [25, 125, 262]. However, we did not find this trend. It has been proposed that the effect of grazing in the spatial patterns and interactions of vegetation can interact with other source of stress [191, 261], and so it is possible that in our study area the effect of grazing is interacting with arid environmental conditions.

Attending to modules in the networks, selective consumption of species and community randomization was visible. The number of modules in the networks and the number of links per species decreased with grazing intensity while the proportion of species with no significant associations increased. At the ungrazed site, the network had the maximum number of modules which presented diverse relationships among them. Thus, there were many species that associated with some species but segregated from others. In semiarid plant communities where there is no grazing, functional traits of species become more diverse and

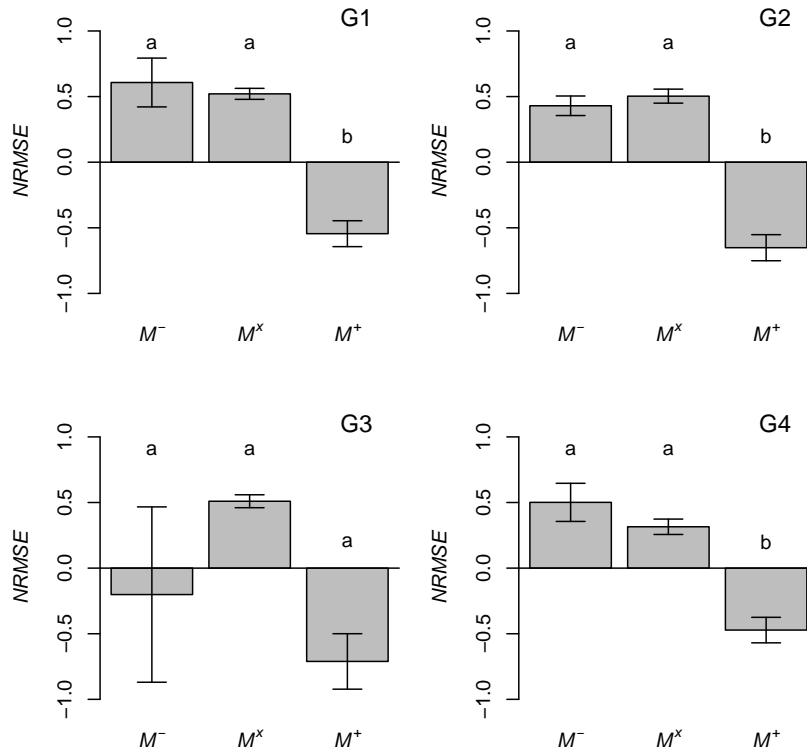


Figura 2: Difference between the observed and the expected linkage values for the modules in the association networks of Cabo de Gata NP. *NRMSE*, normalized root mean square error ($(K^{M^i} - K_e M^i) / K^{M^i}$) in each site (mean \pm standard error); M^- , module with only negative links; M^x , modules with positive and negative links; M^+ , module with only positive links. *NRMSE* values are significantly different between modules with different letters. G1 to G4 are the sampling sites.

the web of interactions within the community becomes more complex [43]. As grazing pressure increases, some species disappear from the community while several species that do not associate to others establish, reducing the number of associations per species. Grazers preferentially feed on some species and associations patterns simplify as associations concentrate around grazing-resistant species, which results in less number of modules [262, 261]. When grazing becomes very intense, number of associations decrease even more and network association strategies are limited to negatively associated competitive species, ruderal species with no significant associations, and few ‘nurses’ that positively associated to facilitated species.

Independently of the grazing intensity, M^- and M^x exhibited more links than expected based on their size. This reflects the importance of the few species

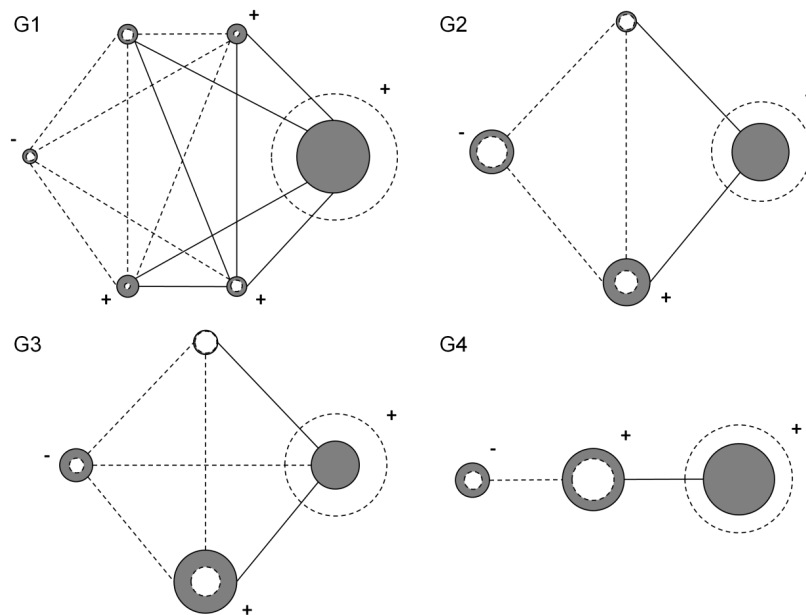


Figura 3: Plant-plant spatial association networks in Cabo de Gata NP. G1 to G4 are the vegetation sampling sites. Networks are built with the data of the transect 3 of each site. Continuous lines are positive links and dashed lines are negative links. Circles are the association modules. Symbols next to circles are the sign of the links inside the module. Size of dashed white circles is proportional to the number of species in the module, and the size of grey circle is proportional to the number of links within the module. When grey circle is bigger than white, module has more links than expected. Module M^0 is not represented.

present in M^- and M^x structuring the community. Each species in M^- appeared spatially segregated from species in M^x , and each species in M^x exhibited negative associations with species in M^- and positive associations with many species in M^+ . Species in M^x included the species which occupied the gaps created by the competitive species of M^- and acted as ‘nurses’ for species in M^+ . ‘Nurse’ species, which concentrate most of the positive associations in semiarid plant community are responsible for patch formation in these areas [4]. Those ‘nurse’ species are important in maintaining ecosystems biodiversity and have been identified as key species for conservation purposes [120, 174, 230]. Species in M^+ , however, exhibited fewer associations than expected. Usually, in arid plant communities most species require facilitative interactions in order to survive [290]. The succession in these communities begins with the establishment of some ‘nurse’ species which attract several species under their canopies [249].

Therefore, ‘nurse’ species exhibit positive associations with many facilitated species which results in many associations for few species, while facilitated species associate with a few ‘nurse’ and their number of associations is fewer than expected.

In our study, all species present in the transects were included and plant-plant associations were identified based on the abundance of the species. However, in many studies of community ecology, rare species are not included in the analyses because low abundance precludes sufficient statistical power [79, 277]. For example, in our study, when species are very rare negative associations cannot be detected (the minimum observable number of co-occurrences, $a_{ij} = 0$, falls inside the 95 % confidence interval of e_{ij}). Thus, all of the species within the modules with negative associations (M^- , M^x) are abundant. However, we included all of the plant species found in the study area because positive associations could be detected for all of the pairs of species. Choler and collaborator [79] indicated that the distribution of abundant species depends on abiotic conditions and the distribution of rare species depends on biotic interactions with abundant species. In our case, our results agree with this hypothesis because more than half of species that had a cover $< 1\%$ exhibited at least one positive association with other species (G1 = 77 %, G2 = 63 %, G3 = 58 %, G4 = 51 %). As grazing intensity increased, the proportion of species with positive associations decreased due to the increase in the community of species that do not present any significant associations with others.

Our study considered plant association patterns between pair of species in the community as interactions between those plants, but a spatial pattern is an indirect measure of ecological interactions. Spatial pattern is the net result of biotic interactions, seed dispersal, and environmental heterogeneity [107]. For example, at the ungrazed site in Cabo de Gata NP, many plant species were positively associated within multi-species patches, possibly as a result of the more benign microenvironmental conditions inside the patches and not due to defense against grazers [234]. Thus, it is unclear if positive associations in grazed sites are only due to the effect of livestock. Furthermore, plant species spatial pattern can vary over their life cycle, shifting from positive associations as seedlings to negative associations as adults [193]. As we did not distinguish among the life stages of the species, in our case the association pattern of each species was the net outcome of the different association patterns of all its life stages. These limitations notwithstanding, our results derived from the analysis of the networks coincide with those of other works on the effects of grazing in the structure of plant communities and the organization of interactions within plant communities [125, 262]. The study of the plant association networks and how they change with stress enables to identify the species and patterns that play a major role in maintaining the structure of the community under certain environmental conditions. Future analyses will attempt to identify the

functional traits related with each module and the role that each species plays in maintaining community structure.

Conclusions.

In Cabo de Gata NP, grazing influences the structure of the interactions within the plant community. The diverse association patterns that were apparent at the ungrazed site were diminished as the grazing pressure increased. Grazing randomizes the spatial associations in the community and favored some species that competed among them for space. Species that did not present any significant also become more frequent as grazing intensity increased. Independently of grazing, several rare species appeared associated with few abundant species. These abundant species played an important role in maintaining the structure of the plant community because they concentrated most of the positive and negative interactions. Species that only exerted positive associations exhibited fewer associations than expected, so they played a minor role structuring the plant community. The study of the association patterns present in plant communities and how they change with stress enables to identify the importance that they play in maintaining the structure of the community.

Discusión General

Discusión General

La organización espacial de la vegetación en zonas áridas es un indicador de los mecanismos subyacentes por los que interaccionan las especies vegetales (H1). Capítulo III.

Los análisis sobre las propiedades hidrofísicas del suelo y el patrón espacial de la vegetación en el sector central de la depresión del Ebro muestran que las plantas forman manchas más definidas cuando las condiciones de infiltración de agua en el suelo desnudo son más severas, concretamente cuando la sorptividad es reducida. En comunidades donde la infiltración es menor, las especies vegetales deben agruparse formando manchas en cuyo interior la supervivencia es más sencilla que en el suelo desnudo.

La agrupación de las especies en manchas está relacionada principalmente con las diferentes condiciones microambientales existentes en el interior y exterior de estas manchas. Las manchas de vegetación actúan como sumideros para la escorrentía superficial, lo que crea un microambiente con una mayor disponibilidad de agua dentro de las manchas [294]. Este aumento de la disponibilidad de agua se debe principalmente a dos causas: el aumento de la permeabilidad del suelo por la presencia de raíces, macroporos y cambios en sus condiciones físico-químicas, y la reducción de la evaporación por la sombra que proporcionan los arbustos bajo sus copas [174]. Ambos mecanismos han sido confirmados en las zonas de estudio mediante el empleo de infiltrómetros y sensores de humedad, comparando los valores de temperatura, humedad e infiltración en el interior y el exterior de las manchas (datos sin publicar).

La existencia de este microambiente más favorable se confirma con los resultados de biodiversidad, que reflejan un aumento de la riqueza específica para las comunidades mejor autoorganizadas. Las condiciones más favorables dentro de las manchas permiten el establecimiento de más especies, lo que aumenta los valores de riqueza en la comunidad. En el sector central de la depresión del Ebro el aumento de la riqueza está relacionado principalmente con especies

herbáceas, un patrón hallado en otras comunidades semiáridas [4]. Las especies de arbustos no presentan ninguna relación entre riqueza y autoorganización, lo que parece indicar que estas especies son más resistentes a las condiciones semiáridas de la zona y no necesitan establecerse preferentemente en el interior de las manchas.

Además de la creación de microambientes más favorables para la supervivencia, existen otros mecanismos que también explican la organización de la vegetación en manchas en las zonas áridas. Por ejemplo, en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar también se ha estudiado la organización de la biodiversidad en manchas [7]. En este caso el mecanismo para explicar la autoorganización en manchas fue el método de dispersión de propágulos de las especies y el papel de las manchas de vegetación como “trampa de semillas”. Las especies que forman las manchas actúan como barreras para la dispersión y capturan los propágulos de las plantas de la comunidad. Como resultado, los propágulos se concentran en las manchas, lo que supone un reclutamiento preferencial dentro de las manchas y un aumento de la autoorganización espacial. Los mecanismos de concentración de semillas que se han observado para el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar están asociados principalmente a especies zoocóricas (dispersadas por animales) y especies entomófilas (polinizadas por insectos, [8]), las cuales son transportadas entre manchas de vegetación por los animales que se alimentan de la vegetación, depositando las semillas en su interior [221]. También se ha observado un efecto de intercepción de propágulos de especies anemocóricas (dispersadas por el viento, [59]) pero en menor medida [8].

Estos mecanismos de interacción no son exclusivos de una comunidad vegetal, o excluyentes entre sí. Normalmente ambos mecanismos (cambio de condiciones microambientales y “trampa de semillas”) actúan simultáneamente, aunque su importancia como mecanismo formador de manchas puede variar [221]. Sin embargo, en nuestro caso no nos importa tanto el mecanismo concreto de interacción sino la existencia en sí de la interacción. Poder detectar interacciones biológicas mediante el análisis de la organización espacial nos permite obtener de manera rápida y sencilla una aproximación de las interacciones entre las diferentes especies para así poder construir nuestras redes y estudiar la organización de la comunidad.

La estructura de las redes de interacción planta-planta es similar a la de otras redes ecológicas (H2). Capítulo IV.

En general, el análisis de las redes ecológicas ha mostrado que las redes de interacción entre especies, independientemente del tipo de interacción que se

considere, presentan unas características determinadas. Estas características incluyen organizaciones libre de escala (distribución de interacciones con una cola potencial) y propiedades de 'small world' [145]. Estas características son las que hemos encontrado en las redes de co-ocurrencia espacial planta-planta. En una red libre de escala la mayoría de nodos de la red presentan un pequeño número de conexiones mientras que un pequeño grupo de nodos tiene muchas conexiones [24]. En las zonas áridas la vegetación se organiza en manchas donde se concentra la mayor cantidad de especies vegetales, mientras que fuera de ellas apenas aparecen especies [4, 249]. Las especies responsables de formar estas manchas son especies perennes, principalmente arbustos, debajo de las cuales se refugian el resto de especies de plantas [116, 237]. Estos arbustos son los que concentran la mayoría de interacciones de la comunidad, sobre todo por parte de las especies que se refugian bajo su dosel y sólo interactúan con ellos. Esta organización en manchas es la responsable de las características de 'small world' al conectar a las especies de plantas entre sí a través de los arbustos.

Aunque las redes ecológicas se definen como libres de escala por presentar una distribución de interacciones potencial, esta distribución sólo se mantiene hasta una escala determinada (sigue una distribución potencial truncada). Este truncamiento se produce por una limitación en la aparición de interacciones, la cual puede producirse por muestreos incompletos o porque las interacciones no puedan realizarse [77, 289]. En nuestro caso, al contar con un alto número de puntos de muestreo ($T > 1250$ para cada red), parece más probable el segundo caso. Por ejemplo, al estar limitado el espacio debajo de los arbustos el número de especies que pueden aparecer debajo de ellos también está limitado. Sin embargo, también es posible que ciertas co-ocurrencias no hayan sido observadas durante el periodo de muestreo debido a diferencias en la fenología de las especies [212].

Es interesante destacar que aunque las redes ecológicas presentan una distribución de conexiones similar, los parámetros de dicha distribución varían según el tipo de interacción que se considera [197]. En nuestro caso, los parámetros de la distribución de interacciones de la red de co-ocurrencias son más similares a los encontrados en redes con interacciones positivas (redes mutualistas, [156]). Al definir las conexiones a partir de las co-ocurrencias, como las plantas que se benefician de estar asociadas tendrán más probabilidades de co-ocurrir, nuestra conexión está más relacionada con una interacción positiva como la de las redes mutualistas. Sin embargo este resultado debe tomarse con precaución ya que no todas las co-ocurrencias provienen de interacciones positivas. Por ejemplo, una especie más abundante tendrá más posibilidades de tener co-ocurrencias con el resto de especies simplemente por el hecho de aparecer en más puntos de muestreo [288]. Esta relación se confirma si enfrentamos la abundancia de cada especie con su conectividad (Figura 11zq). El efecto de la abundancia es particularmente patente para *S. tenacissima*, la cual a pesar

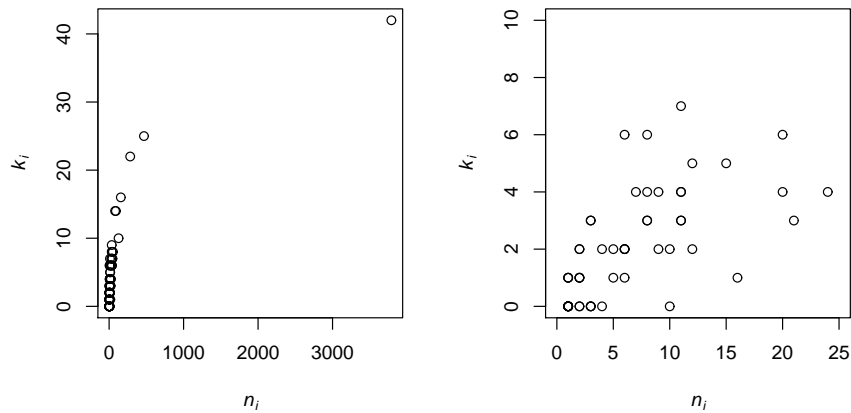


Figura 1: Relación entre abundancia (n_i) y conectividad (k_i) en las redes de co-ocurrencia espacial en la comunidad de matorral abierto (El Romeral 4) en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. En la izquierda se observa que las especies más abundantes tienen mayor conectividad independientemente de cómo interactúen en la comunidad. Por ejemplo, la especie más abundante, *S. tenacissima*, es muy competitiva pero es la que mayor conectividad presenta en la red de co-ocurrencias. En la derecha se observa que la relación no es tan evidente para las especies poco abundantes ($n_i < 25$).

de ser una especie muy competitiva en la zona de matorral, al ser la especie más abundante también es la especie con mayor conectividad. Pese a todo, las especies menos frecuentes presentan las mayores desviaciones en esta relación. Se ha comprobado que las plantas poco abundantes requieren de la protección de las más abundantes para sobrevivir, por lo que para estas especies las co-ocurrencias sí podrían reflejar esta interacción positiva (Figura 1dcha, [79]). La abundancia se ha presentado como uno de los factores que más influencia tiene a la hora de determinar las propiedades de las redes ecológicas y debe ser controlada para confirmar las hipótesis que nos interese evaluar [288, 289].

La red de asociación espacial permite controlar el efecto de la abundancia. En esta red para calcular la probabilidad de asociación se tiene en cuenta la abundancia de las especies, por lo que solamente aparecerán como interacciones entre especies aquellas que sean significativamente diferentes del valor esperado por sus abundancias. Estas redes tienen la ventaja de incluir solamente las asociaciones espaciales significativas y de distinguir entre conexiones positivas y negativas. En estas redes también es posible agrupar las especies en módulos formados por especies que interactúan positivamente entre sí o que comparten el mismo modo de asociarse con el resto. Sin embargo, al contar con interacciones positivas y negativas simultáneamente estos módulos son distintos de los módulos encontrados en otras redes ecológicas. En las redes

ecológicas con un único tipo de interacción los módulos están formados por grupos de especies que presentan mayor conectividad entre ellas que con las especies de otros módulos [41, 52, 129]. Por ello, no es posible realizar una comparación directa entre la modularidad de la red de asociación espacial y otras redes ecológicas.

La estrategia de vida determina el papel de las especies vegetales dentro de la red (H3). Capítulos IV, V, VI y VII.

Está ampliamente demostrado en la literatura que el papel que las especies juegan dentro de la comunidad está determinado por su estrategia de vida [57, 64, 176]. En nuestro caso se han observado patrones generales relacionados sobre todo con el tipo biológico de las especies, particularmente con la presencia de asociaciones positivas establecidas por los arbustos que conforman las manchas de vegetación y las especies herbáceas que se establecen dentro de ellas. También se han obtenido otras relaciones más específicas para cada zona y especie. Resulta interesante observar que las interacciones que establece una especie en una comunidad no cambian nunca de signo, independientemente de la intensidad del estrés evaluado.

En los suelos yesíferos del sector central de la depresión del Ebro se observa que los gipsófitos no juegan un papel específico en la estructura de la red de asociación espacial. Así, mientras que los arbustos gipsófitos que forman manchas (*G. struthium* ssp *hispanica* y *O. tridentata*) tiene un papel importante agrupando a las especies de la comunidad, otros gipsófitos que no forman manchas (*H. squamatum* y *H. fruticosa*) se segregan en el espacio del resto de especies. Aunque normalmente se asocia el papel facilitador con las especies tolerantes a las condiciones ambientales estresantes [190], las especies tolerantes también pueden resultar muy competitivas y aparecer segregadas en el espacio del resto de especies. Este efecto se ve modulado por el efecto del pastoreo, que puede aumentar o disminuir la participación de los gipsófitos en la comunidad en función del nivel de aridez del ambiente.

En el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar el patrón de asociación que presentan las especies puede relacionarse con su tipo biológico. En general, se observa que las especies herbáceas presentan más asociaciones positivas que los arbustos. En esta zona de estudio, las herbáceas son menos abundantes que los arbustos. Se ha propuesto que mientras la distribución de las especies abundantes está determinada por factores abióticos, la distribución de las especies poco abundantes está determinada por las interacciones con otras especies [79]. La mayor importancia que las asociaciones positivas tienen para las especies

herbáceas puede estar relacionada con la necesidad de protección que estas especies necesitan en las zonas áridas, razón por la que aparecen asociadas particularmente a los arbustos.

Centrándonos en especies concretas, encontramos arbustos “nodriza” como *C. humilis* y *L. multifida*. Estos arbustos son tolerantes a las condiciones de aridez y compiten entre sí por el espacio y los recursos, pero crean microambientes favorables para la supervivencia de especies más pequeñas [116]. Cabe mencionar que la interacción entre estos arbustos no tiene por qué ser siempre de competencia, sino que puede estar mediada por el tipo de polinización. Arbustos entomófilos como *L. multifida* forman manchas con otros arbustos ya que estas especies se benefician de la presencia cercana de otras especies polinizadas por insectos (los insectos polinizadores visitan más frecuentemente a grupos de especies con muchas flores polinizables, [151]). Arbustos anemófilos como *C. humilis* no obtienen un beneficio particular de la asociación espacial con otras especies por lo que generalmente forman manchas donde no aparecen otros arbustos, sino sólo herbáceas.

Por otro lado encontramos especies facilitadas como *B. retusum* y *P. purpurea*. Estas especies dependen de las interacciones con las especies “nodriza” para sobrevivir. Esta interacción puede desarrollarse de diferentes formas. Así, *B. retusum* aparece en el interior de las manchas ya que sólo se desarrolla en zonas con baja insolación y suficiente humedad, mientras que *P. purpurea* presenta una arquitectura laxa que necesita de otras especies a las que aferrarse para poder sobrevivir [202].

Hay que tener cuidado a la hora de generalizar la relación arbusto = “nodriza”, herbácea = “facilitada”. En nuestras zonas de estudio hemos encontrado varias especies con comportamientos diferenciados. Por ejemplo, *T. hyemalis* es un arbusto entomófilo, pero no forma manchas tan diversas como *L. multifida* e incluso se segrega del resto de especies de la comunidad. Esto se debe a que *T. hyemalis* es una especie alelopática, una especie que impide a otras asociarse a ella mediante el empleo de compuestos bioquímicos tóxicos [100]. Por otra parte, *B. dystachion* es una herbácea pero no se establece preferentemente dentro de las manchas como *B. retusum*. *Brachypodium dystachion* es una especie oportunista capaz de colonizar cualquier ambiente, por lo que se asocia aleatoriamente con el resto de especies si coincide que sus propágulos se depositan cerca de ellas [72]. Las asociaciones positivas y negativas que establecen todas estas especies (analizadas en el capítulo VI empleando redes de asociación espacial) aparecen recogidas en la Tabla 1.

Tabla 1: Abundancia y asociaciones espaciales que establecen las especies más abundantes en la comunidad de matorral en el Parque Natural de cabo de Gata-Níjar

Especie	El Romeral1	El Romeral2	El Romeral3	El Romeral4
	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$
<i>Brachypodium dystachion</i>	118 (3/2)	54 (1/1)	89 (4/1)	37 (1/1)
<i>Brachypodium retusum</i>	580 (7/8)	81 (6/1)	51 (6/1)	38 (4/1)
<i>Chamaerops humilis</i>	760 (7/11)	663 (8/9)	768 (9/5)	468 (4/3)
<i>Lavandula multifida</i>	151 (3/3)	151 (1/3)	55 (2/0)	5 (0/0)
<i>Periploca laevigata</i>	236 (5/4)	562 (3/3)	672 (6/4)	283 (3/0)
<i>Phlomis purpurea</i>	129 (8/2)	121 (5/1)	83 (4/1)	35 (3/1)
<i>Stipa tenacissima</i>	2122 (0/24)	2400 (0/12)	2632 (0/10)	3790 (0/21)
<i>Thymus hyemalis</i>	706 (1/10)	239 (4/5)	237 (5/2)	80 (1/1)

n_i , abundancia de la especie i ; k_i^+ , asociaciones positivas de la especie i ; k_i^- , asociaciones negativas de la especie i . Las zonas de estudio están ordenadas según la intensidad de pastoreo (El Romeral 1 = 0 $indha^{-1}$, El Romeral 2 = 0,27 $indha^{-1}$, El Romeral 3 = 0,46 $indha^{-1}$, El Romeral 4 = 0,65 $indha^{-1}$).

Mención especial requiere el caso de *S. tenacissima*. *Stipa tenacissima* presenta un patrón de asociación diferente en función de la comunidad analizada. En la zona de matorral bajo cercana a la granja El Romeral, *S. tenacissima* es una especie muy competitiva que coloniza los huecos que el pastoreo abre en las manchas vegetación e impide el establecimiento de otras especies en su entorno [6]. Por otra parte, en la zona de estepa *S. tenacissima* forma parte de la comunidad y el resto de especies están adaptadas a coexistir con ella [222]. Esta coexistencia puede dar lugar incluso a interacciones positivas en las zonas de pendiente. Sin embargo, si observamos las asociaciones que *S. tenacissima* establece en la zona de estepa observamos que la mayoría son negativas (Tabla 2). Las densas raíces de *S. tenacissima* le confieren una capacidad de absorción de recursos muy elevada haciéndole muy competitiva en ambas comunidades, lo que determina su segregación espacial.

Así, parece que la relación entre las co-ocurrencias de *S. tenacissima* y su abundancia en las distintas comunidades no está relacionada con el tipo de interacción que establece con el resto de especies, sino con el cambio que sufre la comunidad en sí. En el matorral *S. tenacissima* entra como una colonizadora conforme la comunidad se va degradando. A mayor degradación, menos especies de matorral y más *S. tenacissima*, lo que resulta en una relación negativa entre la abundancia de *S. tenacissima* y el número de especies con las que co-ocurre (Figura 2 en Capítulo V, Figura 2arriba). En la estepa *S. tenacissima* forma parte de la comunidad y se ve afectada por la degradación. A mayor degradación, menos especies y menos *S. tenacissima*, lo que resulta en

Tabla 2: Abundancia y asociaciones espaciales que establecen *Stipa tenacissima* en las zonas de estudio del Parque Natural de cabo de Gata-Níjar

	Stipa1	Stipa2	Stipa3	Stipa4
Comunidad	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$	$n_i(k_i^+/k_i^-)$
Matorral abierto	2122 (0/24)	2400 (0/12)	2632 (0/10)	3790 (0/21)
Alfa-estepa llano	4024 (1/19)	4855 (1/14)	5215 (0/35)	5903 (0/24)
Alfa-estepa pendiente	2316 (4/7)	5809 (0/28)	4880 (0/19)	5481 (0/29)

Las zonas de estudio están ordenadas según la abundancia de *S. tenacissima*. En la comunidad de matorral abierto El Romeral 1 = Stipa1, El Romeral 2 = Stipa2, El Romeral 3 = Stipa3, y El Romeral 4 = Stipa4. En la comunidad de alfa-estepa llano Estepa 11 = Stipa1, Estepa 21 = Stipa2, Estepa 31 = Stipa3, y Estepa 41 = Stipa4. En la comunidad de alfa-estepa pendiente Estepa 12 = Stipa1, Estepa 22 = Stipa2, Estepa 32 = Stipa3, y Estepa 42 = Stipa4. Las zonas de alfa-estepa pendiente están ordenadas según sus zonas vecinas de alfa-estepa llano, que son el hábitat preferencial de *S. tenacissima* en la estepa.

una relación positiva entre la abundancia de *S. tenacissima* y el número de especies con las que co-ocurre (Figura 2 en Capítulo V, Figura 2abajo). Esto se debe a que la probabilidad de interacción entre dos especies es proporcional a su abundancia [288], por lo que las especies más abundantes presentan más co-ocurrencias simplemente por el hecho de ser más abundantes (*S. tenacissima* es muy competitiva pero es la especie que presenta más interacciones en las redes de co-ocurrencia; capítulo IV y V). Para solventar este problema desarrollamos las redes de asociación espacial, las cuales tienen en cuenta la abundancia a la hora de determinar la asociación existente entre las distintas especies.

Es importante destacar que aunque hemos empleado los cambios en abundancia de *S. tenacissima* como medida del estado de degradación de la comunidad, la causa de la degradación podría ser distinta en cada zona. Mientras que en la zona de matorral la degradación se debe al efecto del pastoreo, el cual está medido de manera específica, en la zona de estepa la intensidad de pastoreo no se cuantificó. Es posible que el pastoreo también sea la causa de la degradación en la comunidad de estepa ya que la zona con menor abundancia de *S. tenacissima* se encontraba relativamente cerca de un cortijo, mientras que la zona con mayor abundancia se encontraba alejada de cualquier explotación animal y era de difícil acceso al ganado. Sin embargo, como la intensidad del pastoreo no se cuantificó específicamente no es posible relacionar la degradación de la comunidad con la intensidad de pastoreo, y se empleó la abundancia de *S. tenacissima* como medida indirecta del estrés al que se veía sometida la comunidad de estepa.

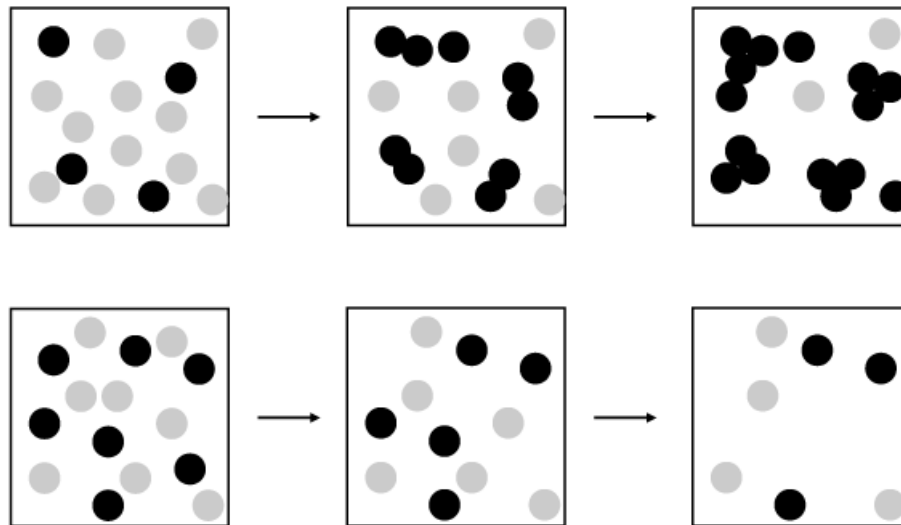


Figura 2: Evolución de las comunidades vegetales en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Arriba, en el matorral se observa que la degradación aumenta la dominancia de *S. tenacissima*, mientras el resto de especies de la comunidad vegetal van desapareciendo. Esto se traduce en una relación negativa entre la abundancia de *S. tenacissima* y el número de co-ocurrencias que establece. Abajo, en la alfa-estepa *S. tenacissima* forma parte de la comunidad natural, por lo que conforme la degradación aumenta *S. tenacissima* va desapareciendo junto con el resto de especies. Esto se traduce en una relación positiva entre la abundancia de *S. tenacissima* y el número de co-ocurrencias que establece. La degradación aumenta de izquierda a derecha.

Las interacciones entre especies vegetales determinan su organización espacial en manchas (H4). Capítulo IV.

En las zonas áridas las especies vegetales aparecen asociadas en manchas rodeadas de una matriz de suelo desnudo (Sala and Aguiar, 1995). La organización espacial de estas manchas es muy importante para el mantenimiento de la biodiversidad en estos ecosistemas y se ha propuesto emplear esta organización como un índice del estado de conservación de la comunidad [160]. El objetivo final sería emplear este índice como un indicador del efecto de la degradación sobre el ecosistema para evitar que se alcance un estado de degradación irreversible [160, 161].

Estas manchas de vegetación se pueden formar por diferentes mecanismos. El mecanismo principal que se presenta es la diferente capacidad de infiltración de agua superficial que encontramos en el interior y el exterior de la manchas [294]. Esta diferencia de infiltración hace que las manchas actúen como sumi-

deros de la escorrentía superficial aumentando la humedad en su interior. El aumento de la humedad está asociado a una mayor concentración de nutrientes y materia orgánica dentro de las manchas, lo que permite el establecimiento de más especies en su interior [174]. Sin embargo, la organización en manchas específica de cada especie puede estar mediada por otros mecanismos.

En el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar encontramos varias especies cuya autoorganización en manchas está relacionada con el resto de especies presentes. Por ejemplo, encontramos una relación positiva entre el valor α_{res} y el número de especies con las que co-ocurren *B. retusum*, *L. multifida* y *S. tenacissima*, aunque cada una puede ser por diferentes causas (Figura 3-4). *Brachypodium retusum* sólo aparece en el interior de las manchas, y ya que las manchas más autoorganizadas se relacionan con comunidades más diversas aumentará sus co-ocurrencias con otras especies al aumentar su valor α_{res} [5]. *Lavandula multifida*, al ser una especie entomófila se beneficia de la cercanía de otras entomófilas ya que aumenta su probabilidad de ser fecundada [151]. Por ello, al aumentar su valor α_{res} presentará más co-ocurrencias ya que forma manchas en asociación con otras entomófilas. *Stipa tenacissima*, contrariamente a nuestra predicción (especies competitivas presentarán valores de agregación (α_{res}) mayores conforme menos conexiones establezcan (k_i)) establece más conexiones conforme aumenta su valor α_{res} . Esto se debe a que cuando es dominante forma un tapiz monoespecífico, con valores bajos de α_{res} , mientras que al perder su dominancia pasa a formar manchas. En los bordes de estas manchas pueden establecerse otras especies, lo que resulta en un aumento de las co-ocurrencias para *S. tenacissima* conforme aumenta su valor α_{res} [6]. Por otro lado, encontramos varias especies que son independientes del resto a la hora de organizarse en el espacio (Figura 3-4). Así, encontramos grandes arbustos como *C. humilis* o *P. laevigata* que presentan una organización espacial en manchas independiente de las co-ocurrencias con otras especies. Esto se debe principalmente a que ellos forman las manchas de la comunidad y no dependen de la asociación con otras especies para sobrevivir, apareciendo sus individuos agregados entre sí pero con una cierta distancia debido posiblemente a procesos de dispersión (forman “manchas de manchas”, [8]). Algunas herbáceas como *B. dystachion* son resistentes a las condiciones semiáridas de la zona y se distribuyen aleatoriamente. Por otra parte, arbustos como *P. purpurea* o *T. hyemalis* aparecen organizados en manchas pero no dependen de interacciones con otras especies (Figura 3-4). *Phlomis purpurea* necesita de grandes arbustos a los que aferrarse para sobrevivir, por lo que aparecerá siempre asociado a éstos. Sin embargo, a diferencia de otras especies facilitadas no se establece en los bordes de las manchas sino en su interior, donde no encontramos otras especies. Esto se traduce en un menor número de especies con las que puede co-ocurrir. *Thymus hyemalis* aparece formando manchas, pero éstas son en general mo-

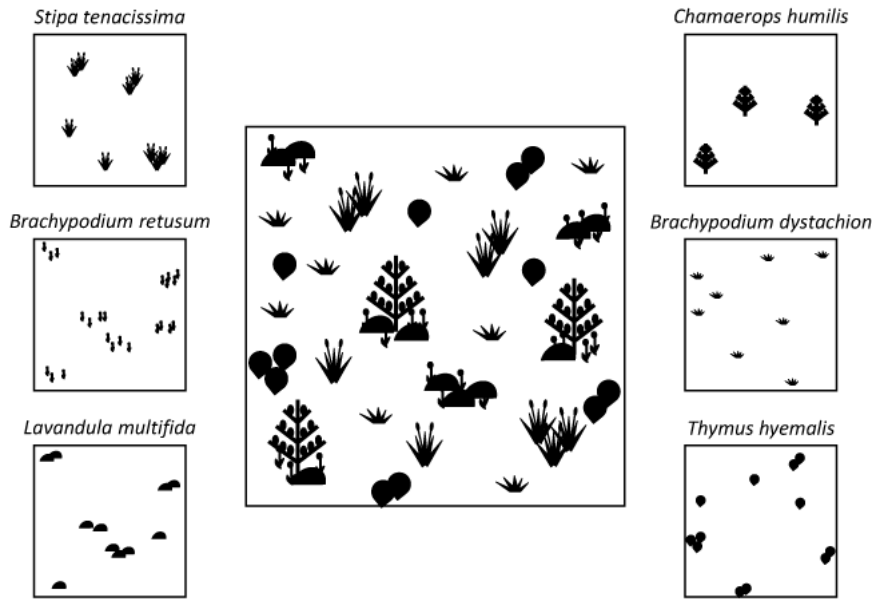


Figura 3: Autoorganización de la comunidad de matorral abierto de Cabo de Gata-Níjar: comunidad sin perturbación. La comunidad vegetal está organizada en manchas de matorral multispecíficas (*B. retusum*, *C. humilis*, *L. multifida*) y monoespecíficas (*T. hyemalis*). Fuera de las manchas encontramos manchas organizadas de *S. tenacissima* y herbáceas distribuidas al azar (*B. dystachion*).

noespecíficas debido a su capacidad alelopática que impide el establecimiento de otras especies en sus cercanías [15, 100].

La estructura de las redes de interacción en comunidades vegetales está determinada por el estrés al que se ven sometidas (H5). Capítulos V, VII y VIII.

El estudio del efecto del estrés sobre los ecosistemas es una parte importante del estudio de comunidades [209]. La respuesta del ecosistema estará relacionada con la estructura de la comunidad, la cual determina diferentes características relacionadas con la resistencia, resiliencia y propagación de las perturbaciones [37, 204]. El estudio del efecto del estrés sobre la estructura de las redes de co-ocurrencia y de asociación espacial en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar muestra cómo se organizan y responden estas comunidades.

Las redes de co-ocurrencia espacial muestran una organización más potencial de sus conexiones conforme aumenta el estrés al que la comunidad se ve sometida.

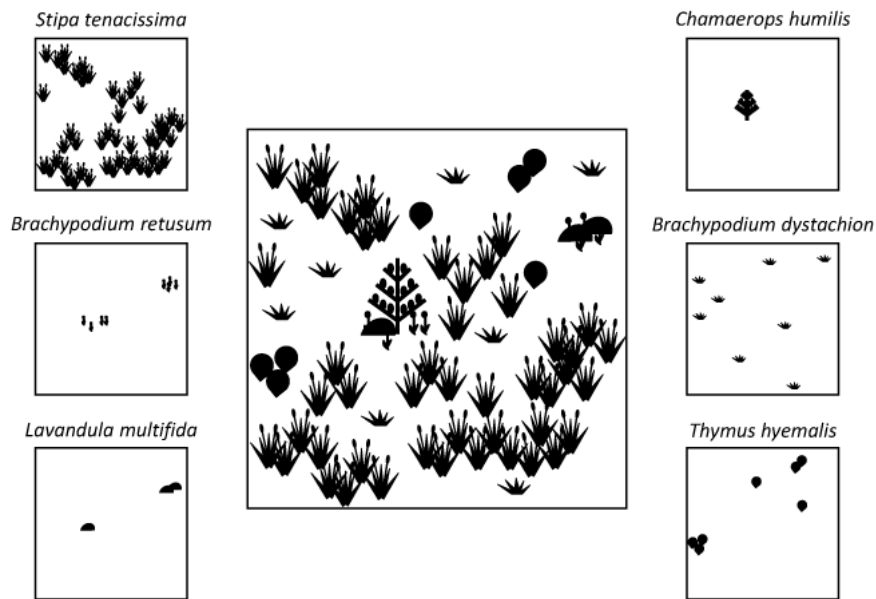


Figura 4: Autoorganización de la comunidad de matorral abierto de Cabo de Gata-Níjar: comunidad perturbada. La comunidad vegetal está organizada en un tapiz monoespecífico de *S. tenacissima*. En los huecos que deja *S. tenacissima* encontramos algún arbusto con herbáceas asociadas (*B. retusum*, *C. humilis*, *L. multifida*), arbustos aislados (*T. hyemalis*) y herbáceas distribuidas al azar (*B. dystachion*).

Las redes potenciales están formadas por un grupo de nodos que concentran la mayoría de conexiones del sistema, mientras que la mayoría de nodos cuentan con un pequeño número de conexiones. En las zonas áridas numerosas especies poco abundantes se refugian debajo de algunos de los arbustos más abundantes para sobrevivir. Esto resulta en pocas conexiones para las especies poco abundantes y muchas conexiones para las especies que actúan como refugio (Figura 5).

Habitualmente, estas especies poco abundantes no se establecen debajo de un único arbusto sino que pueden establecerse debajo de varias especies, ya que todas son “islas de fertilidad” al actuar como sumideros de recursos. Por ello, las especies compiten por el espacio debajo de los arbustos. El truncamiento en la distribución potencial de los nodos surge cuando existe una limitación al número de conexiones que un nodo puede tener [14]. En condiciones libres de perturbación la comunidad presenta un truncamiento ya que en el interior de las manchas no pueden establecerse todas las especies sino que aparecerán un número reducido de ellas, lo que limita el número de co-ocurrencias que las especies pueden presentar. Cuando una perturbación comienza en la comunidad, algunas de las especies que forman las manchas se ven más afectadas que otras.

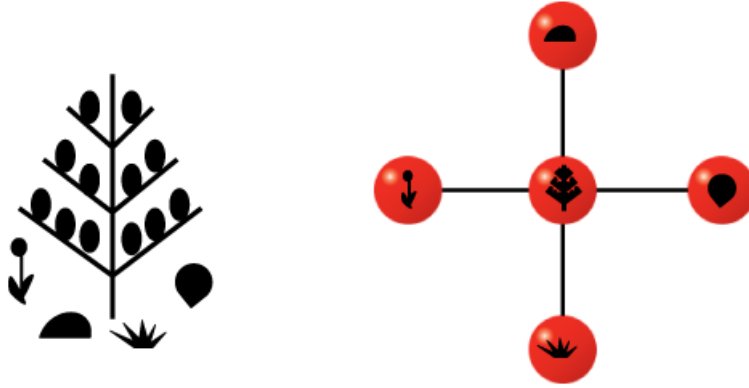


Figura 5: Organización en manchas de las comunidades vegetales y su representación como red. En los ecosistemas semiáridos las plantas perennes suelen actuar como refugio para otras especies que se establecen preferentemente bajo su dosel. Estas especies “nodriza” estarán conectadas a muchas especies en la red, mientras que las especies “facilitadas” sólo estarán conectadas a las especies “nodriza”.

Esto rompe la organización espacial de la comunidad y las co-ocurrencias se van concentrando en un número reducido de especies resistentes a la perturbación, volviéndose la red potencial.

Las redes que presentan una estructura caracterizada por una distribución potencial son muy vulnerables a la extinción selectiva de nodos, ya que el sistema se organiza en torno a un pequeño grupo de ellos [12]. En nuestro caso, estos nodos serían las especies que forman las manchas y establecen un alto número de co-ocurrencias. Atendiendo al papel que juegan en el mantenimiento del sistema, estas especies tendrían que ser prioritarias en los planes de conservación. Es importante destacar que en la red de co-ocurrencias los resultados están muy afectados por las abundancias de las especies, por lo que una especie como *S. tenacissima* que es muy competitiva y desplaza a otras especies de la comunidad aparecería como especie central en la organización de la comunidad. Sin embargo, este resultado se debería simplemente a que *S. tenacissima* es la especie más abundante del sistema (Figura 1). Por ello, hemos repetido los análisis para la red de asociaciones espaciales teniendo en cuenta solamente las asociaciones espaciales positivas (Figura 6). En este caso la comunidad también se organiza de manera potencial, pero sólo consideraríamos a las especies que establecen asociaciones positivas. Por ello, parece que la conectividad de las especies puede aportar valiosa información sobre qué especies son más importantes para mantener la estructura de los ecosistemas.

La estructura de las redes de asociación espacial se determinó mediante la cons-

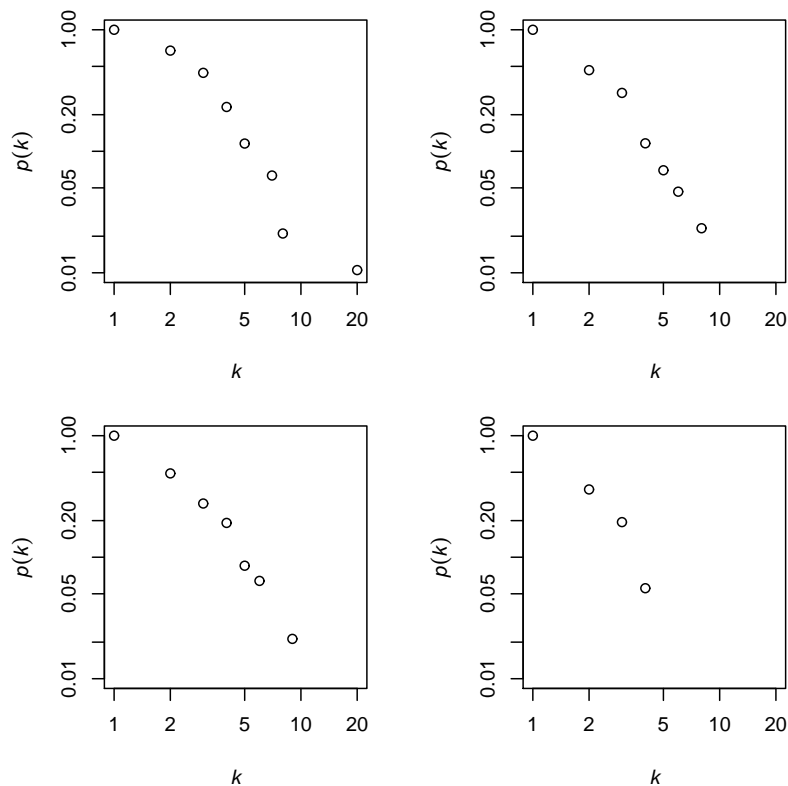


Figura 6: Distribución de conexiones de nodos para las redes de asociación espacial positiva en la comunidad de matorral en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Todas las redes (de izquierda a derecha y de arriba abajo: El Romeral 1-4) presentan una distribución de conexiones potencial ($MSE < 0,01$), lo que sugiere una red libre de escala donde las conexiones se concentran en un grupo de nodos particulares.

trucción de módulos formados por especies que forman las mismas manchas o que presentan el mismo patrón de asociación dentro de la comunidad. En la comunidad de suelos yesíferos del sector central de la depresión del Ebro las manchas de vegetación están mejor definidas en la zona con mayor aridez y sin pastoreo. En condiciones de aridez los suelos yesíferos presentan mayor resistencia al establecimiento de plantas debido a la presencia de una costra superficial y una concentración de Ca^{+2} que resulta tóxica para la mayoría de especies [22, 200]. En estas condiciones la supervivencia de muchas especies está determinada por interacciones de facilitación, específicamente a través de la asociación espacial en manchas de vegetación junto a especies tolerantes a los suelos yesíferos que modifican las condiciones microambientales de su entorno. En condiciones de mayor humedad, la disolución de la costra superficial y el lavado de Ca^{+2} permiten la supervivencia de las especies sin necesidad de

interacciones de facilitación, por lo que la organización de las manchas no es tan determinante para la persistencia de la comunidad que pasa a estar dominada por especies generalistas. El pastoreo se ha identificado como un factor disruptor de la estructura de la vegetación en zonas áridas, ya que aleatoriza la organización en manchas por el consumo de biomasa vegetal por parte de los herbívoros, haciendo que la vegetación se distribuya de manera más homogénea [3].

En la comunidad de matorral bajo del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar se evaluó la respuesta de la organización modular ante la intensidad de pastoreo. Se observa que la comunidad presenta mayor número de módulos en ausencia de pastoreo y que éste reduce el número de módulos conforme aumenta su intensidad. La reducción del número de módulos indica una pérdida de la diversidad de patrones de asociación espacial, lo que puede traducirse en una pérdida de estrategias de asociación en la comunidad. Al aparecer un estrés en una comunidad se seleccionan las especies mejor adaptadas, lo que resulta en una selección de las estrategias que mejor actúan frente al estrés [285]. En nuestro caso, la mejor estrategia parece ser la asociación espacial con determinadas especies, por lo que esos patrones de asociación serán los que dominen en el sistema. La selección de estrategias será más exclusiva conforme aumente la intensidad del estrés, quedando al final solamente los patrones de asociación de las especies más especialistas.

Resulta interesante el aumento del porcentaje de especies que aparecen aisladas en la red (especies sin ninguna asociación significativa) conforme aumenta la intensidad del pastoreo. Estas especies son aquellas que se distribuyen aleatoriamente, independientemente del resto de especies presentes en la comunidad. Existen evidencias sobre el efecto homogenizador que el pastoreo tiene sobre el patrón espacial de las comunidades vegetales, principalmente volviéndolo aleatorio [3, 5]. En este caso la aleatorización se traduce en un menor número de asociaciones espaciales significativas en el sistema, y por tanto en un menor número de especies con asociaciones en la red. Este efecto homogenizador también se aprecia en la distribución de las asociaciones espaciales entre los distintos módulos, ya que con en el sitio con mayor intensidad de pastoreo la distribución de las asociaciones entre los módulos es la más similar a la esperada (presenta el valor más cercano a 0 para el promedio de los $NRMSE$ de todos los módulos de todos sus transectos respecto al resto de sitios, aunque los sitios no se diferencian significativamente entre sí. $G1=0.551\pm 0.051$, $G2=0.528\pm 0.051$, $G3=0.68\pm 0.13$, $G4=0.429\pm 0.061$).

Atendiendo a la organización de las asociaciones espaciales dentro de los módulos en la comunidad de matorral encontramos respuestas diferentes según el módulo observado. En general, independientemente de la intensidad de pastoreo el módulo formado por las especies que sólo presentan asociaciones positivas (M^+) tiene menos asociaciones de las que cabría esperar teniendo en

cuenta su número de especies. En M^+ encontramos las especies poco abundantes, las cuales se asocian principalmente a las “nodrizas”, por lo que está formado por muchas especies con pocas conexiones. Por otra parte, las especies “nodriza” compiten entre sí y con las especies que sólo presentan asociaciones negativas (M^-), por lo que las encontraremos principalmente en los módulos M^x . Estas especies concentran el mayor número de asociaciones por lo que estos módulos presentan más conexiones de las que cabría esperar teniendo en cuenta su número de especies. Como hemos identificado previamente en las redes de co-ocurrencia, estas especies concentran la mayoría de las asociaciones del sistema y son las responsables de mantener la estructura de la comunidad.

El balance de interacciones positivas y negativas en comunidades vegetales está determinado por el estrés al que se ven sometidas (H6). Capítulo VI.

La hipótesis del gradiente de estrés (SGH) propone que en los ecosistemas las interacciones positivas dominan sobre las negativas conforme las condiciones ambientales se vuelven más severas [40]. La SGH propone una relación lineal entre intensidad del estrés e importancia de las interacciones positivas en la comunidad, ya que estas interacciones permiten la supervivencia de más especies al aumentar el nicho potencial [58]. Nuevas reformulaciones de la teoría describen esta relación como unimodal, ya que a partir de una determinada intensidad de estrés el sistema colapsa y sólo sobreviven las especies mejor adaptadas, las cuales compiten entre sí [173, 261]. Observando la interacción dominante de la comunidad (R), vemos que en la comunidad de matorral del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar la asociación espacial negativa domina siempre sobre la positiva, y aumenta su dominio conforme aumenta la intensidad de pastoreo. Este resultado es contrario a la predicción de la SGH y se debe principalmente al efecto que *S. tenacissima* tiene sobre la comunidad. En este caso *S. tenacissima* se ve beneficiada por el pastoreo, aumentando su cobertura y desplazando al resto de especies.

Sin embargo, los resultados cambian si atendemos a la definición de importancia. En ecología, la importancia se define como la proporción de algo respecto a un total [56]. En este caso, la importancia de las interacciones positivas en la comunidad sería la proporción de interacciones positivas que encontramos respecto al total de interacciones posibles. Así, la importancia de las interacciones positivas en la comunidad de matorral es máxima a intensidades de pastoreo intermedias. Este resultado coincide con una relación unimodal entre interacciones positivas e intensidad del estrés.

Es interesante señalar que aunque la relación predicha por la SGH se cumple,

en ninguno de los casos las interacciones positivas parecen dominar sobre las negativas. Este resultado es particularmente destacable ya que habitualmente las comunidades vegetales de zonas áridas se han presentado como ejemplo de comunidades donde las interacciones positivas tienen una gran importancia [4, 257]. En nuestro caso los resultados pueden verse influidos por la incapacidad de encontrar ambos tipos de asociaciones para todos los pares de especies, ya que sólo pudieron evaluarse ambas asociaciones para el 3% de los pares de especies posibles de cada red. Además, las especies implicadas en estos pares de asociaciones eran las más abundantes, que habitualmente están más relacionadas con interacciones negativas [274].

Independientemente de la relación entre asociaciones positivas y negativas, las asociaciones dominantes son las neutrales. Aunque no puede descartarse completamente que las asociaciones negativas dominen sobre las neutrales, las asociaciones neutrales parecen ser la norma en nuestras comunidades vegetales. Desde la formulación de la teoría neutral de la diversidad, el estudio del efecto de factores neutrales sobre la estructura de las comunidades ecológicas ha cobrado una gran importancia [142, 289, 291]. La teoría neutral postula que las propiedades de los ecosistemas no dependen de características específicas de las especies sino que surgen a partir de procesos estocásticos que pueden afectar a todos los individuos de la misma manera [143]. En nuestro caso, considerando a todos los individuos idénticos (*i.e.* teniendo en cuenta sólo las abundancias) conseguimos explicar la mayoría de patrones de asociación espacial de nuestros sistemas, lo que parece indicar que los procesos estocásticos juegan un papel importante en la estructura de nuestro sistema.

Futuras direcciones.

En la presente tesis hemos analizado las características de las comunidades vegetales semiáridas y el papel que juegan las especies en la estructura de las mismas mediante una aproximación de redes. Esta aproximación está volviéndose una herramienta habitual en los estudios de comunidades ecológicas en los últimos tiempos. La inclusión de interacciones positivas y negativas dentro de la misma red supone un aporte novedoso al estudio de las interacciones, que hasta ahora se habían limitado a considerar un único tipo de interacción. Esto supone un punto de partida para tratar de extender esta aproximación a otras comunidades con distintos tipos de interacciones, ya sean derivadas a partir del patrón espacial (comunidades de animales sésiles, [176]) o no (redes tróficas con interacciones positivas, [159]).

Sin embargo, hay que considerar que la red de asociación espacial entre plantas presentada en esta tesis se ha centrado en el estudio de comunidades semiáridas, donde el patrón espacial de la vegetación es muy marcado [4, 249]. Para

validar el verdadero alcance de esta aproximación como herramienta de análisis sería necesario analizar otras comunidades vegetales donde el patrón espacial resulta menos aparente. Por ejemplo, sería interesante analizar comunidades de pastos de montaña que tradicionalmente se han considerado dominadas por la competencia. En este caso cabría esperar que las asociaciones espaciales negativas dominen sobre las positivas. Análisis preliminares en los pastos de montaña en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido en el Pirineo de Huesca parecen confirmar esta hipótesis.

Por otra parte, la red de asociación espacial planta-planta no deja de ser una red cualitativa donde las conexiones toman valores +1 y -1. Esta aproximación puede mejorarse dando a cada enlace un peso que indique la intensidad de la interacción, convirtiendo la red cualitativa en cuantitativa. Los estudios sobre redes ecológicas ponderadas coinciden en que las comunidades están formadas por un alto número de interacciones débiles y unas pocas interacciones fuertes, aunque todas ellas pueden jugar un papel importante en la resiliencia y organización del sistema [187]. Actualmente nos encontramos desarrollando un índice que nos permita ponderar las asociaciones de nuestra red en colaboración con Diego Vázquez del IADIZA en Argentina. Los resultados preliminares parecen coincidir con los encontrados para otras redes ecológicas, donde la comunidad está dominada por interacciones débiles.

Una vez validadas las redes y analizadas diferentes comunidades, el paso final sería emplearlas como herramientas para plantear y evaluar hipótesis. En el estudio de las redes ecológicas las hipótesis más habituales consisten en analizar la resiliencia de los sistemas, cómo responden éstos frente al estrés y cuáles son los mecanismos que determinan su organización [29, 145, 211]. En el caso de las redes de asociación espacial planta-planta algunas hipótesis interesantes podrían ser:

1. *Qué factores determinan la asociación espacial entre las especies.* Verdú y Valiente-Banuet (2011) analizaron el efecto de la abundancia y la huella filogenética en las asociaciones espaciales positivas y determinaron que estas asociaciones se realizan principalmente entre especies más alejadas evolutivamente. Esta hipótesis podría extenderse a asociaciones positivas y negativas.
2. *Qué factores determinan la pertenencia de una especie a un determinado módulo de asociación.* Existen numerosos trabajos que analizan los caracteres funcionales de las especies en relación con su importancia en la organización de la red (*e.g.* tamaño [300], fenología [212]). Podría analizarse qué caracteres funcionales determinan las asociaciones positivas y negativas de las especies en la comunidad. Nuestros resultados

sugieren que las especies “nodrizas” suelen ser arbustos, mientras que las especies facilitadas tendrían ciclos vitales más cortos.

3. *Cómo afecta el estrés a la estructura de la red de asociación.* La teoría ecológica aún no ha encontrado un criterio general a la respuesta de las especies ante el estrés, y hay pocos trabajos sobre la respuesta de la comunidad completa. Podría analizarse la respuesta de diferentes comunidades ante diferentes estreses. Nuestros resultados sugieren que la respuesta de las interacciones positivas al pastoreo en una comunidad semiárida es unimodal, pero sería conveniente alargar estos gradientes y analizar otros factores de estrés.

La principal ventaja de esta aproximación es la facilidad de obtener los datos. De hecho, existen numerosos trabajos planteados para evaluar otras hipótesis que comparten el mismo método de recogida de datos. De este modo no sería necesario tomar datos nuevos para comprobar la validez de la aproximación. Además, estos resultados podrían compararse con los obtenidos para otras redes formadas por organismos sésiles (*e.g.* moluscos, esponjas, líquenes), lo que permitiría identificar mecanismos comunes que determinen la organización de los ecosistemas y avanzaría en el desarrollo de una teoría general de las comunidades [259].

Conclusiones

Conclusiones

1. Las redes de asociación espacial parecen una buena herramienta para evaluar las interacciones en las comunidades de plantas. Su análisis nos proporciona información valiosa acerca de las interacciones entre las especies de plantas así como de la estructura de la comunidad vegetal.
2. En zonas áridas las especies capaces de establecerse crean en su entorno más próximas condiciones microambientales más favorables para la supervivencia de otras especies menos tolerantes. Estas condiciones están relacionadas, entre otros factores, con una mayor disponibilidad de agua en el suelo debido a cambios en la capacidad de infiltración.
3. Las redes de interacción planta-planta se organizan de la misma manera que el resto de redes ecológicas. Presentan una estructura libre de escala, al menos hasta cierto grado, donde la mayoría de las especies interactúan con un pequeño grupo de especies que concentran la mayoría de las interacciones. Esta estructura puede deberse a las diferencias en abundancia que las especies tienen en la comunidad.
4. Las especies competitivas (*S. tenacissima*) reducen sus co-ocurrencias, presentan más asociaciones negativas con otras especies y pierden su autoorganización espacial conforme son más abundantes. Este comportamiento se debe a que se agrupan de manera monoespecífica, ocupando el espacio disponible formando manchas monoespecíficas.
5. Las especies “nodriza” (*C. humilis*, *L. multifida*) aumentan sus co-ocurrencias, y en general presentan asociaciones negativas con otros arbustos con los que compiten y positivas con herbáceas a las que facilitan. Su auto-organización espacial depende de las asociaciones que establecen con otras especies en función de su estrategia de reproducción (especies entomófilas se benefician de la asociación espacial con otras, mientras que especies anemófilas son indiferentes a las asociaciones).
6. Las especies facilitadas (*Br. Retusum*, *Ph. purpurea*) aumentan sus co-ocurrencias, sus asociaciones positivas con otras especies y su autoorga-

nización espacial conforme son más abundantes. Este comportamiento se debe a que su abundancia es muy dependiente de las interacciones positivas de las especies “nodriza”, por lo que aparecerán preferencialmente dentro de las manchas de vegetación.

7. Las especies gipsófitas no presentan un papel general dentro de la red, sino que depende de otras características. Por ejemplo, especies arbustivas como *G. struthium ssp hispanica* y *O. tridentata* tienen mayor importancia en la estructura de la red que especies de menor porte como *Hel. squamatum* y *Hern. fruticosa*.
8. La estructura de las redes planta-planta está determinada por el estrés al que se ven sometidas. Conforme las condiciones estresantes se vuelven más intensas, las redes se van simplificando (pérdida de especies y módulos) y las interacciones se van concentrando en torno a un pequeño número de especies que dominan la comunidad. Este comportamiento se observa tanto en el sector central de la depresión del Ebro para la aridez y el pastoreo, como en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar para la presencia de *S. tenacissima* y el pastoreo.
9. Las condiciones ambientales estresantes también modifican la importancia de las asociaciones positivas para la comunidad. Tal y como predice la Hipótesis del Gradiente de Estrés, esta relación es unimodal alcanzando los valores máximos a intensidades de estrés intermedio. Con intensidades intermedias la asociación espacial con plantas resistentes permite la supervivencia de muchas especies sensibles. Cuando el estrés es muy intenso, ni siquiera las especies resistentes pueden sobrevivir, se rompen las manchas de vegetación y sólo persisten unas especies que compiten entre sí o se distribuyen al azar.
10. Las redes de asociación espacial son preferibles sobre las redes de co-ocurrencia espacial ya que las segundas no tienen en cuenta el efecto que la abundancia de las especies tiene sobre las co-ocurrencias de las especies.

Bibliografía

- [1] L. G. Abarca-Arenas and R. E. Ulanowicz. The effect of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological modelling*, 149:285–296, 2002.
- [2] A. D. Abrahams, A. J. Parsons, and J. Wainwright. Effects of vegetation change on interrill runoff and erosion, walnut gulch, southern arizona. *Geomorphology*, 13:37–48, 1995.
- [3] P. B. Adler, D. A. Raff, and W. K. Lauenroth. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128:465–479, 2001.
- [4] M. R. Aguiar and O. E. Sala. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:273–277, 1999.
- [5] C. L. Alados, A. El Aich, V. P. Papanastasis, H. Ozbek, T. Navarro, H. Freitas, M. Vrahnakis, D. Larrosi, and B. Cabezudo. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling*, 180:523–535, 2004.
- [6] C. L. Alados, P. Gotor, P. Ballester, D. Navas, J. M. Escos, T. Navarro, and B. Cabezudo. Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(1):103–113, 2006.
- [7] C. L. Alados, T. Navarro, B. Komac, V. Pascual, F. Martinez, B. Cabezudo, and Y. Pueyo. Do vegetation patch spatial patterns disrupt the spatial organization of plant species? *Ecological Complexity*, 6(2):197–207, 2008.
- [8] C. L. Alados, T. Navarro, B. Komac, V. Pascual, and M. Rietkerk. Dispersal abilities and spatial patterns in fragmented landscapes. *Biological journal of the Linnean Society*, 100:935–947, 2010.
- [9] C. L. Alados, Y. Pueyo, O. Barrantes, J. Escos, L. Giner, and A. B. Robles. Variations in landscape patterns and vegetation cover between 1957

- and 1994 in a semiarid mediterranean ecosystem. *Landscape Ecology*, 19:543–559, 2004.
- [10] C. L. Alados, Y. Pueyo, M. L. Giner, T. Navarro, J. Escos, F. Barroso, B. Cabezudo, and J. M. Emlen. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling*, 163(1-2):1–17, 2003.
- [11] C. L. Alados and D. N. Weber. Lead effects on the predictability of reproductive behavior in fathead minnows (*pimephales promelas*): A mathematical model. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 18(10):2392–2399, 1999.
- [12] R. Albert, H. Jeong, and A. L. Barabasi. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406:378–382, 2000.
- [13] M. Almeida-Neto, P. R. Guimaraes Jr, and T. M. Lewinsohn. On nest- edness analyses: Rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116(4):716–722, 2007.
- [14] L. A. N. Amaral, A. Scala, M. Barthelemy, and H. E. Stanley. Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(21):11149–11152, 2000.
- [15] L. G. Angelini, G. Carpanese, P. L. Cioni, I. Morelli, M. Macchia, and G. Flamini. Essential oils from mediterranean lamiaceae as weed germination inhibitors. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(21):6158–6164, 2003.
- [16] R. Angulo-Jaramillo, J. P. Vandervaere, S. Roulier, J. L. Thony, J. P. Gaudet, and M. Vauclin. Field measurement of soil surface hydraulic properties by disc and ring infiltrometers. a review and recent develop- ments. *Soil & Tillage Research*, 55:1–29, 2000.
- [17] C. Armas, Z. Kikvidze, and F. I. Pugnaire. Abiotic conditions, neigh- bour interactions, and the distribution of *stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. *Journal of Arid Environments*, 73(12):1084–1089, 2009.
- [18] C. Armas and F. Pugnaire. Plant interactions govern population dy- namics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93:978–989, 2005.
- [19] E. Arnau-Rosalen, A. Calvo-Cases, C. Boix-Fayos, H. Lavee, and P. Sarah. Analysis of soil surface component patterns affecting runoff generation. an example of methods applied to mediterranean hillslopes in alicante (spain). *Geomorphology*, 101:595–606, 2008.

- [20] H. Asbjornsen, G. R. Goldsmith, M. S. Alvarado-Barrientos, K. Rebel, F. P. Van Osch, M. Rietkerk, J. Q. Chen, S. Gotsch, C. Tobon, D. R. Geissert, A. Gomez-Tagle, K. Vache, and T. E. Dawson. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology*, 4:3–22, 2011.
- [21] I. W. Ashton, A. E. Miller, W. D. Bowman, and K. N. Suding. Nitrogen preferences and plant-soil feedbacks as influenced by neighbors in the alpine tundra. *Oecologia*, 156(3):625–636, 2008.
- [22] N. K. Awadhwal and G. E. Thierstein. Soil crusts and its impact on crop establishment: a review. *Soil & Tillage Research*, 5:289–302, 1985.
- [23] K. C. R. Baldock, J. Memmott, J. C. Ruiz-Guajardo, D. Roze, and G. N. Stone. Daily temporal structure in african savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. *Ecology*, 92(3):687–698, 2011.
- [24] A. L. Barabasi and R. Albert. Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286:509–512, 1999.
- [25] E. Baraza, R. Zamora, and J. A. Hodar. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos*, 113:148–156, 2006.
- [26] M. G. Barbour, J. H. Burk, and W. A. Pitts. *Terrestrial plant ecology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Ca, 1987.
- [27] S. Barot, J. Gignoux, and J. C. Menaut. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80:1987–2005, 1999.
- [28] O. Barrantes, R. Reine, J. Ascaso, A. Mendoza, A. Broca, and C. Ferrer. Pastos arbustivos y pastizales del tipo lasto-timo-aliagar de la depresion del ebro en la provincia de huesca. tipificacion, cartografia y valoracion. *Actas de la XLIV Reunion Cientifica de la Sociedad Espanola para el Estudio de los Pastos*, pages 601–606, 2004.
- [29] J. Bascompte. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8(6):485–490, 2007.
- [30] J. Bascompte and P. Jordano. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systems*, 38:567–593, 2007.
- [31] J. Bascompte, P. Jordano, C. J. Melian, and J. M. Olesen. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16):9383–9387, 2003.
- [32] J. Bascompte, P. Jordano, and J. M. Olesen. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772):431–433, 2006.
- [33] A. Bashan, R. Bartsch, J. W. Kantelhardt, and S. Havlin. Comparison of detrending methods for fluctuation analysis. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 387(21):5080–5090, 2008.
- [34] S. Bautista, A. G. Mayor, J. Bourakhouadar, and J. Bellot. Plant spatial pattern predicts hillslope semiarid runoff and erosion in a mediterranean landscape. *Ecosystems*, 10:987–998, 2007.
- [35] F. A. Bazzaz. Habitat selection in plants. *The American Naturalist*, 137:116–130, 1991.
- [36] D. R. Bedford and E. E. Small. Spatial patterns of ecohydrologic properties on a hillslope-alluvial fan transect, central new mexico. *Catena*, 73:34–48, 2008.
- [37] M. Begon, J. L. Harper, and C. R. Townsend. *Ecologia: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona, 1988.
- [38] A. J. Belsky. Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *American Naturalist*, 6:870–892, 1986.
- [39] G. M. Berntson and P. Stoll. Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating the fractal dimensions of real-world structures. *Proceedings: Biological Sciences*, 264(1387):1531–1537, 1997.
- [40] M. D. Bertness and R. M. Callaway. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:191–193, 1994.
- [41] E. L. S. Bezerra, I. C. Machado, and M. A. R. Mello. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, 78:1096–1101, 2009.
- [42] E. W. Bhark and E. E. Small. Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the chihuahuan desert, new mexico. *Ecosystems*, 6:185–196, 2003.
- [43] A. J. Bisigato and M. B. Bertiller. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36:639–653, 1997.

- [44] A. J. Bisigato, P. E. Villagra, J. O. Ares, and B. E. Rossi. Vegetation heterogeneity in monte desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments*, 73:182–191, 2009.
- [45] G. Blanca, B. Cabezudo, M. Cueto, C. Morales Torres, and C. Salazar. *Flora vascular de Andalucía Oriental*. Universidad de Almería, Granada, Jaén y Málaga, Granada, 2011.
- [46] M. A. Blanco Martín and J. Montes Valverde. *Cabo de Gata: un espacio de leyenda*. Junta de Andalucía, Ministerio de Medio Ambiente, Sevilla, 2004.
- [47] N. Bluthgen, J. Frund, D. P. Vazquez, and F. Menzel. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12):3387–3399, 2008.
- [48] S. Boccaletti, V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez, and D. U. Hwang. Complex networks: Structure and dynamics. *Physics Reports*, 424(4-5):175–308, 2006.
- [49] E. Bochet, J. Poesen, and J. L. Rubio. Runoff and soil loss under individual plants of a semi-arid mediterranean shrubland: influence of plant morphology and rainfall intensity. *Earth Surface Processes and Landforms*, 31:536–549, 2006.
- [50] O. Bodin, B. Crona, and H. Ernstson. Social networks in natural resource management: what is there to learn from a structural perspective? *Ecology and Society*, 11(2):r2, 2005.
- [51] C. D. Bonham. *Measurements for terrestrial vegetation*. Wiley, New York, 1988.
- [52] J. Bosch, A. M. Martín González, A. Rodrigo, and D. Navarro. plant-pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology Letters*, 12:409–419, 2009.
- [53] J. Braun-Blanquet and O. Bolos. Les groupements végétaux du bassin moyen de l’ebre et leur dynamisme. *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 5:1–266, 1957.
- [54] S. W. Breckle. Halophytic and gypsophytic vegetation of the ebro-basin at los monegros. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 24:101–104, 1998.
- [55] R. W. Brooker and R. M. Callaway. Facilitation in the conceptual melting pot. *Journal of Ecology*, 97:1117–1120, 2009.

- [56] R. W. Brooker, Z. Kikvidze, F. Pugnaire, R. M. Callaway, P. Choler, C. L. Lortie, and R. Michalet. The importance of importance. *Oikos*, 109:63–70, 2005.
- [57] R. W. Brooker, F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielborger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard, and R. Michalet. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1):18–34, 2008.
- [58] J. F. Bruno, J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3):119–125, 2003.
- [59] J. M. Bullock and I. L. Moy. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, 25:35–41, 2004.
- [60] L. Burkle and R. Irwin. The importance of interannual variation and bottom-up nitrogen enrichment for plant-pollinator networks. *Oikos*, 118(12):1816–1829, 2009.
- [61] W. G. Cale, G. M. Henebry, and J. A. Yeakley. Inferring process from pattern in natural communities. *Bioscience*, 39:600–605, 1989.
- [62] R. M. Callaway. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht, 2007.
- [63] R. M. Callaway, E. H. DeLucia, D. Moore, R. Nowak, and W. H. Schlesinger. Competition and facilitation: Contrasting effects of *artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology*, 77(7):2130–2141, 1996.
- [64] R. M. Callaway and L. R. Walker. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7):1958–1965, 1997.
- [65] E. L. H. Cammeraat, A. Cerda, and C. A. Imeson. Ecohydrological adaptation of soils following land abandonment in a semi-arid environment. *Ecohydrology*, 3:421–430, 2010.
- [66] E. L. H. Cammeraat, S. J. Willott, S. G. Compton, and L. D. Incoll. The effects of ants’ nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma*, 105:1–20, 2002.
- [67] S. R. Carpenter. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*, 77(3):677–680, 1996.

- [68] F. X. M. Casey and N. E. Derby. Improved design for an automated tension infiltrometer. *Soil Science Society of America Journal*, 66(1):64–67, 2002.
- [69] B. B. Casper. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *cryptantha flava*: Effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia*, 106(2):144–152, 1996.
- [70] M. J. Castellano and T. J. Valone. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: evaluating a potential desertification recovery mechanism. *Journal of Arid Environments*, 71:97–108, 2007.
- [71] J. Castro, R. Zamora, J. A. Hodar, J. M. Gomez, and L. Gomez-Aparicio. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*, 12(3):352–358, 2004.
- [72] S. Castroviejo. *Flora Iberica*. Real Jardin Botanico, Consejo Superior de investigaciones Cientificas, Madrid, 2009.
- [73] L. A. Cavieres, M. T. K. Arroyo, A. Penaloza, M. A. Molina-Montenegro, and C. Torres. Nurse effect of *bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the chilean patagonian andes. *Journal of Vegetation Science*, 13:547–554, 2002.
- [74] L. A. Cavieres, E. I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gomez-Gonzalez, and M. A. Molina-Montenegro. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *laretia acaulis* do not increase with elevation in the andes of central chile. *New Phytologist*, 169:59–69, 2006.
- [75] CEE. Directiva 92/43/cee del consejo de 21 de mayo de 1992 relativa a la conservacion de los habitats naturales y de la fauna y flora silvestres, 1992.
- [76] A. Cerda. The effect of patchy distribution of *stipa tenacissima* l. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environments*, 36:37–51, 1997.
- [77] P. N. Chacoff, D. P. Vazquez, S. B. Lomascolo, E. L. Stevani, J. Dorado, and B. Padron. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81(1):190–200, 2011.
- [78] P. Chesson, R. L. E. Gebauer, S. Schwinning, N. Huntly, K. Wiegand, M. S. K. Ernest, A. Sher, A. Novoplansky, and J. F. Weltzin. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141:236–253, 2004.

- [79] P. Choler, R. Michalet, and R. M. Callaway. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82(12):3295–3308, 2001.
- [80] A. Clauset, C. R. Shalizi, and M. E. J. Newman. Power-law distributions in empirical data. *Society for Industrial and Applied Mathematics*, 51(4):661–703, 2009.
- [81] J. Clavel, R. Julliard, and V. Devictor. Worldwide decline of specialist species: towards a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9:222–228, 2011.
- [82] J. E. Cohen. Improving food webs. *Ecology*, 74(1):252–258, 1993.
- [83] J. H. C. Cornelissen, S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51:335–380, 2003.
- [84] A. Cowling. Spatial methods for line transect surveys. *Biometrics*, 54:828–839, 1998.
- [85] R. M. Cowling, P. W. Rundel, B. B. Lamont, M. K. Arroyo, and M. Arrianoutsou. Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(9):362–366, 1996.
- [86] M. R. T. Dale. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University press, Cambridge, 1999.
- [87] J. Dantin and A. Revenga. Una nueva relacion climatologica: el indice termopluiometrico. In *Avance al estudio de la aridez en Espana, Congreso de Zaragoza*, 1940.
- [88] M. de la Cruz, R. L. Romao, A. Escudero, and F. T. Maestre. Where do seedlings go? a spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31:720–730, 2008.
- [89] D. M. De Vries, J. P. Baretta, and G. Hamming. Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence. *Vegetatio*, 5:105–111, 1954.
- [90] G. De'ath. Multivariate regression trees: a new technique for modelling species-environment relationships. *Ecology*, 83(4):1105–1117, 2002.
- [91] D. M. Debinski and R. D. Holt. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14(2):342–355, 2000.

- [92] G. Desir. Hydrological response types for gypsiferous soils in a semi-arid region during nine years of continuous record. *Hydrological processes*, 16:2685–2700, 2002.
- [93] C. Digel, J. O. Riede, and U. Brose. Body sizes, cumulative and allometric degree distributions across natural food webs. *Oikos*, 120:503–509, 2011.
- [94] P. D’Odorico, K. Caylor, G. S. Okin, and T. M. Scanlon. On soil moisture-vegetation feedbacks and their possible effects on the dynamics of dryland ecosystems. *Journal of Geographical Research*, 112:G04010, 2007.
- [95] P. Doreian and A. Mrvar. Partitioning signed social networks. *Social Networks*, 31:1–11, 2009.
- [96] G. N. du Toit, H. A. Snyman, and P. J. Malan. Physical impact of grazing by sheep on soil parameters in the nama karoo subshrub/grass rangeland of south africa. *Journal of Arid Environments*, 73:804–810, 2009.
- [97] J. A. Dunne, R. J. Williams, and N. D. Martinez. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20):12917–12922, 2002.
- [98] T. Dunne, D. Western, and W. E. Dietrich. Effects of cattle trampling on vegetation, infiltration, and erosion in a tropical rangeland. *Journal of Arid Environments*, 75:58–69, 2011.
- [99] P. S. Eagleson. Ecological optimality in water-limited natural soil-vegetation systems. 1. theory and hypothesis. *Water Resources Research*, 18(2):325–340, 1982.
- [100] B. K. Ehlers and J. Thompson. Do co-occurring plant species adapt to one another? the response of *bromus erectus* to the presence of different *thymus vulgaris* chemotypes. *Oecologia*, 141:511–518, 2004.
- [101] D. J. Eldridge and R. S. B. Greene. Microbiotic soil crusts—a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of australia. *Australian Journal of Soil Research*, 32:389–415, 1994.
- [102] D. J. Eldridge, E. Zaady, and M. Shachak. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the negev, israel. *Catena*, 40:323–336, 2000.

- [103] E. C. Engel and J. F. Weltzin. Can community composition be predicted from pairwise species interactions? *Plant Ecology*, 195:77–85, 2008.
- [104] P. Erdos. Graph theory and probability. *Canadian Journal of Mathematics*, 11:34–38, 1959.
- [105] A. Escudero. 1520 vegetacion gipsicola mediterranea (gypsophiletalia). In VV. AA., editor, *Bases ecologicas preliminares para la conservacion de los tipos de habitat de interes comunitario en Espana*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, 2009.
- [106] A. Escudero, M. J. Albert, J. M. Pita, and F. Perez-Garcia. Inhibitory effects of artemisia herba-alba on the germination of the gypsophyte helianthemum squamatum. *Plant Ecology*, 148(1):71–80, 2000.
- [107] A. Escudero, R. L. Romao, M. de la Cruz, and F. T. Maestre. Spatial pattern and neighbour effects on helianthemum squamatum seedlings in a mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science*, 16:383–390, 2005.
- [108] A. Escudero, R. C. Somolinos, J. M. Olano, and A. Rubio. Factors controlling the establishment of helianthemum squamatum, an endemic gypsophile of semi-arid sapin. *Journal of Ecology*, 87:290–302, 1999.
- [109] L. Euler. Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis. *Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 8:128–140, 1736.
- [110] FAO. *Arid zone forestry: a guide for field technicians*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Washington DC, 1989.
- [111] T. J. Fararo and M. H. Sunshine. *A study of biased friendship net*. Syracuse University press, Syracuse, NY, 1964.
- [112] A. Fedor and V. Vasas. The robustness of keystone indices in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 260:372–378, 2009.
- [113] D. A. Fell and A. Wagner. The small world of metabolism. *Nature Biotechnology*, 18(11):1121–1122, 2000.
- [114] P. Flombaum and O. E. Sala. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Ar*, 69:352–358, 2007.
- [115] C. Fontaine, P. R. Guimaraes Jr, S. Kefi, N. Loeuille, J. Memmott, W. H. van der Putten, F. J. F. van Veen, and E. Thebault. The ecological and

- evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14:1170–1181, 2011.
- [116] N. Fowler. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:89–110, 1986.
- [117] A. Garcia Lorca. *Atlas geografico de Almeria*. Instituto de estudios almerienses, Almeria, 2009.
- [118] S. Getzin, T. Wiegand, K. Wiegand, and F. He. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96:807–820, 2008.
- [119] A. Gil Albarracin. *Viaje a Andalucia. Historia natural del reino de Granada*. Griselda Bonet Girabet, Barcelona, 2002.
- [120] L. Gomez-Aparicio, R. Zamora, J. Castro, and J. A. Hodar. Facilitation of tree saplings by nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science*, 19:161–172, 2008.
- [121] D. W. Goodall. Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Australian Journal of Science*, 5:1–41, 1952.
- [122] N. J. Gotelli and R. K. Colwell. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379–391, 2001.
- [123] N. J. Gotelli and D. J. McCabe. Species co-occurrence: a meta-analysis of j. m. diamond’s assembly rules model. *Ecology*, 83(8):2091–2096, 2002.
- [124] P. Graff and M. R. Aguiar. Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. processes and patterns in arid rangeland. *Oikos*, 120:1023–1030, 2011.
- [125] P. Graff, M. R. Aguiar, and E. J. Chaneton. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 88:188–199, 2007.
- [126] J. T. Greenlee and R. M. Callaway. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western montana. *American Naturalist*, 148(2):386–396, 1996.
- [127] J. Guerrero-Campo, F. Alberto, M. Maestro, J. G. Hodgson, and G. Montserrat-Marti. Plant community patterns in a gypsum area of ne spain. ii. effects of ion washing on topographic distribution of vegetation. *Journal of Arid Environments*, 41:411–419, 1999.

-
- [128] R. Guimera and L. A. N. Amaral. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiments*, 2:P02001, 2005.
- [129] R. Guimera, D. B. Stouffer, M. Sales-Pardo, E. A. Leicht, M. E. J. Newman, and L. A. N. Amaral. Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology*, 91(10):2941–2951, 2010.
- [130] P. Haase, F. I. Pugnaire, and L. D. Incoll. Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass *stipa tenacissima* l. during masting. *Journal of Arid Environments*, 31(1):55–65, 1995.
- [131] E. Haeckel. *Generelle morphologie der organismen. Allgemeine grundzuge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begrundet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie*. G. Reimer, Berlin, 1866.
- [132] S. J. Hall and D. Raffaelli. Food webs: Theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24:187–239, 1993.
- [133] E. P. Hamerlynck, J. R. McAuliffe, E. V. McDonald, and S. D. Smith. Ecological responses of two mojave desert shrubs to soil horizon development and soil water dynamics. *Ecology*, 83:768–779, 2002.
- [134] M. A. Hamza and W. K. Anderson. Soil compaction in cropping systems. a review of the nature, causes and possible solutions. *Soil & Tillage Research*, 82:121–145, 2005.
- [135] R. Haverkamp, P. J. Ross, K. R. J. Smettem, and J. Y. Parlange. Three-dimensional analysis of infiltration from the disc infiltrometer. 2. physically based infiltration equation. *Water Resources Research*, 30(11):2931–2935, 1994.
- [136] F. H. Heady and R. D. Child. *Rangeland ecology and management*. Westview Press, Boulder, 1994.
- [137] R. Hilborn and M. Mangel. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University, Princeton, 1997.
- [138] M. D. Holland and A. Hastings. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. *Nature*, 456(7223):792–795, 2008.
- [139] A. R. Holt, K. J. Gaston, and F. He. Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: a review. *Basic and Applied Ecology*, 3:1–13, 2002.

- [140] C. A. Holzapfel and B. E. Mahall. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the mojave desert. *Ecology*, 80(5):1747–1761, 1999.
- [141] T. G. Howard and D. E. Goldberg. Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology*, 82:979–990, 2001.
- [142] S. P. Hubbell. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forest and coral reefs. *Coral reefs*, 16:9–21, 1997.
- [143] S. P. Hubbell. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University press, Princeton, 2001.
- [144] M. Huxman, S. Beaney, and D. Raffaelli. Do parasites reduce the chances of triangulation in a real food web? *Oikos*, 76:284–300, 1996.
- [145] T. C. Ings, J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Bluthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. F. Van Veen, P. H. Warren, and G. Woodward. Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1):253–269, 2009.
- [146] IPCC. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University press, Cambridge, 2007.
- [147] M. O. Jackson and A. Watts. The evolution of social and economic networks. *Journal of Economic Theory*, 106(2):265–295, 2002.
- [148] H. Jeong, B. Tombor, R. Albert, Z. N. Oltval, and A. L. Barabasi. The large-scale organization of metabolic networks. *Nature*, 407(6804):651–654, 2000.
- [149] R. Joffre and S. Rambal. How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. *Ecology*, 74:570–82, 1993.
- [150] J. C. Johnson, J. J. Luczkovich, S. P. Borgatti, and T. A. B. Snijders. Using social network analysis tools in ecology: Markov process transition models applied to the seasonal trophic network dynamics of the chesapeake bay. *Ecological Modelling*, 220(22):3133–3140, 2009.
- [151] S. D. Johnson, C. I. Peter, L. A. Nilsson, and J. Agren. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, 84:2919–2927, 2003.

- [152] C. G. Jones, J. H. Lawton, and M. Shachak. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(373-386):373–386, 1994.
- [153] F. Jordan. Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524):1733–1741, 2009.
- [154] F. Jordan and G. Osvath. The sensitivity of food web topology to temporal data aggregation. *Ecological Modelling*, 220(22):3141–3146, 2009.
- [155] P. Jordano. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129(5):657–677, 1987.
- [156] P. Jordano, J. Bascompte, and J. M. Olesen. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1):69–81, 2003.
- [157] J. W. Kantelhardt, E. Koscielny-Bunde, H. H. A. Rego, S. Havlin, and A. Bunde. Detecting long range correlations with detrended fluctuation analysis. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 295(3-4):441–454, 2001.
- [158] S. Kefi, C. L. Alados, R. C. G. Chaves, Y. Pueyo, and M. Rietkerk. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? comment. *Ecology*, 91:3739–3742, 2010.
- [159] S. Kefi, E. L. Berlow, E. A. Wieters, S. A. Navarrete, O. E. Petchey, S. A. Wood, A. Boit, L. N. Joppa, K. D. Lafferty, R. J. Williams, N. D. Martinez, B. A. Menge, C. A. Blanchette, A. C. Iles, and U. Brose. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15(4):291–300, 2012.
- [160] S. Kefi, M. Rietkerk, C. L. Alados, Y. Pueyo, V. P. Papanastasis, A. El Aich, and P. C. De Ruiter. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449(7159):213–217, 2007.
- [161] S. Kefi, M. Rietkerk, M. Roy, A. Franc, P. C. de Ruiter, and M. Pascual. Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction. *Ecology Letters*, 14:29–35, 2011.
- [162] S. Kefi, M. Van Baalen, M. Rietkerk, and M. Loreau. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *American Naturalist*, 172(1):1–17, 2008.
- [163] M. J. Kirkby, K. Atkinson, and J. Lockwood. *Vegetation and Erosion*, chapter Aspect, vegetation cover and erosion on semi-arid hillslopes, pages 25–39. Wiley, Chichester, 1990.

- [164] T. Kitzberger, D. F. Steinaker, and T. T. Veblen. Effects of climate variability on facilitation of tree establishment in northern patagonia. *Ecology*, 81(7):1914–1924, 2000.
- [165] C. J. Krebs. *The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, New York, 1972.
- [166] C. J. Krebs. *Ecological methodology*. Harper Collins, New York, 1989.
- [167] H. Lavee, C. A. Imeson, and P. Sarah. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a mediterranean-arid transect. *Land Degradation & Development*, 9:407–422, 1998.
- [168] S. Lavorel and E. Garnier. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the holy grail. *Functional Ecology*, 16:545–556, 2002.
- [169] S. Lavorel, S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(12):474–478, 1997.
- [170] S. A. Levin. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6):1943–1967, 1992.
- [171] J. M. Levine. Indirect facilitation: Evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 80(5):1762–1769, 1999.
- [172] J. A. Ludwig, B. P. Wilcox, D. D. Breshears, D. J. Tongway, and A. Imeson. Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86:288–297, 2005.
- [173] F. T. Maestre, S. Bautista, and J. Cortina. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84(12):3186–3197, 2003.
- [174] F. T. Maestre, S. Bautista, J. Cortina, and J. Bellot. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, 11:1641–1655, 2001.
- [175] F. T. Maestre, M. A. Bowker, M. D. Puche, M. B. Hinojosa, I. Martinez, P. Garcia-Palacios, A. P. Castillo, S. Soliveres, A. L. Luzuriaga, A. M. Sanchez, J. A. Carreira, A. Gallardo, and A. Escudero. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12:930–941, 2009.

- [176] F. T. Maestre, R. M. Callaway, F. Valladares, and C. L. Lortie. Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97:199–205, 2009.
- [177] F. T. Maestre and J. Cortina. Do positive interactions increase with abiotic stress? - a test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271:331–333, 2004.
- [178] F. T. Maestre and A. Escudero. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology*, 90(7):1729–1735, 2009.
- [179] F. T. Maestre, M. Huesca, E. Zaady, S. Bautista, and J. Cortina. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry*, 34:895–898, 2002.
- [180] F. T. Maestre, D. A. Ramirez, and J. Cortina. Ecología del esparto (*stipa tenacissima* l.) y los espartales de la península ibérica. *Ecosistemas*, 16:111–130, 2007.
- [181] F. T. Maestre, F. Rodriguez, S. Bautista, J. Cortina, and J. Bellot. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology*, 179:133–147, 2005.
- [182] M. H. Martin. Estrategia para la conservación de la biodiversidad. Technical report, Ayuntamiento de Zaragoza, Zaragoza, 2011.
- [183] F. Martínez-Hernández, F. J. Pérez-García, J. A. Garrido-Becerra, A. J. Mendoza-Fernández, J. M. Medina-Cazorla, M. I. Martínez-Nieto, M. E. Merlo, and J. F. Mota. The distribution of iberian gypsophilous flora as a criterion for conservation policy. *Biodiversity and Conservation*, 20:1353–1364, 2011.
- [184] R. M. May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University press, Princeton, 1974.
- [185] A. G. Mayor, S. Bautista, and J. Bellot. Factors and interactions controlling infiltration, runoff, and soil loss at the microscale in a patchy mediterranean semiarid landscape. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34:1702–1711, 2009.
- [186] J. R. McAuliffe. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist*, 131:459–490, 1988.

- [187] K. McCann, A. Hastings, and G. R. Huxel. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395:794–798, 1998.
- [188] S. J. McNaughton. On plants and herbivores. *American Naturalist*, 128:765–770, 1986.
- [189] C. J. Melian, J. Bascompte, P. Jordano, and V. Krivan. Diversity in a complex ecological network with two interactions types. *Oikos*, 118:122–130, 2009.
- [190] R. Michalet, R. W. Brooker, L. A. Cavieres, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, F. I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet, and R. M. Callaway. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9(7):767–773, 2006.
- [191] D. G. Milchunas and W. K. Lauenroth. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63:327–366, 1993.
- [192] A. Mills, M. Fey, J. Donaldson, S. Todd, and L. Theron. Soil infiltrability as a driver of plant cover and species richness in the semi-arid karoo, south africa. *Plant and soil*, 320:321–332, 2009.
- [193] M. N. Miriti. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94:973–979, 2006.
- [194] M. Mitchell. Complex systems: network thinking. *Artificial Intelligence*, 170:1194–1212, 2006.
- [195] M. C. Molles. *Ecology. Concepts and applications*. McGraw-Hill, New York, 2006.
- [196] A. Montesinos-Navarro, J. G. Segarra-Moragues, A. Valiente-Banuet, and M. Verdu. The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 194:536–547, 2012.
- [197] J. M. Montoya, S. L. Pimm, and R. V. Sole. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100):259–264, 2006.
- [198] E. H. Mooney, E. J. Tiedeken, N. Z. Muth, and R. A. Niesenbaum. Differential induced response to generalist and specialist herbivores by linden benzoin (lauraceae) in sun and shade. *Oikos*, 118:1181–1189, 2009.
- [199] D. Moret-Fernandez, Y. Pueyo, C. G. Bueno, and C. L. Alados. Hydro-physical responses of gypseous and non-gypseous soils to livestock grazing in a semi-arid region of ne spain. *Agricultural Water Management*, 98:1822–1827, 2011.

- [200] J. F. Mota, P. Sanchez-Gamez, and J. S. Guirado. *Diversidad vegetal de las yeseras Ibericas: el reto de los archipiélagos edaficos para la biología de la conservación*. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería, 2011.
- [201] D. J. Murrell, D. W. Purves, and R. Law. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(10):529–530, 2001.
- [202] T. Navarro, V. Pascual, B. Cabezudo, and C. L. Alados. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in cabo de gata natural park, se spain. *Candollea*, 64:69–84, 2009.
- [203] M. E. J. Newman. Assortative mixing in networks. *Physical Review Letters*, 89(20):2087011–2087014, 2002.
- [204] M. E. J. Newman. The spread of epidemic disease on networks. *Physical Review E*, 66(1):11, 2002.
- [205] M. E. J. Newman. The structure and function of complex networks. *Journal of Society for Industrial and Applied Mathematics*, 45:167–256, 2003.
- [206] M. E. J. Newman. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(23):8577–8582, 2006.
- [207] W. A. Niering, R. H. Whittaker, and C. H. Lowe. The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, 142:15–23, 1963.
- [208] I. Noy-Meir. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25–51, 1973.
- [209] E. P. Odum. Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience*, 35(7):419–422, 1985.
- [210] J. M. Olesen, J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, K. Rasmussen, and P. Jordano. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 278:725–732, 2011.
- [211] J. M. Olesen, J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano. The smallest of all worlds: Pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240(2):270–276, 2006.
- [212] J. M. Olesen, J. Bascompte, H. Elberling, and P. Jordano. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6):1573–1582, 2008.

- [213] J. M. Olesen, Y. L. Dupont, E. O’Gorman, T. C. Ings, K. Layer, C. J. Melian, K. Trojelsgaard, D. E. Pichler, K. Rasmussen, and G. Woodward. From broadstone to zackenberg: space, time and hierarchies in ecological networks. *Advances in Ecological research*, 42:1–69, 2010.
- [214] H. Olff and M. E. Ritchie. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13:261–265, 1998.
- [215] C. Oyonarte, A. Perez-Pujalte, C. Gil, and G. Sanchez. *Cartografía y delimitación de unidades geomorfoedáficas en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar*. Junta de Andalucía, Sevilla, 1999.
- [216] R. T. Paine. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100(910):65–75, 1966.
- [217] S. Palacio, A. Escudero, G. Montserrat-Martí, M. Maestro, R. Milla, and M. J. Albert. Plants living on gypsum: beyond the specialist model. *Annals of Botany*, 99:333–343, 2007.
- [218] R. F. Parsons. Gypsophily in plants - a review. *The American Midland Naturalist*, 96(1):1–20, 1976.
- [219] M. Pascual and J. A. Dunne. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford, 2006.
- [220] C. B. Passera. *Propuestas metodológicas para la gestión de ambientes forrajeros naturales de zonas áridas y semiaridas*. PhD thesis, Universidad de Granada, Granada, 1999.
- [221] J. G. Pausas, A. Bonet, F. T. Maestre, and A. Climent. The role of the perch effect on the nucleation process in mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica*, 29:346–352, 2006.
- [222] M. Peinado, F. Alcaraz, and J. M. Martínez-Parras. *Vegetation of south-eastern Spain*, volume X of *Flora et Vegetatio Mundi*. J. Cramer, Berlin, 1992.
- [223] C. K. Peng, S. V. Buldyrev, A. L. Goldberger, S. Havlin, F. Sciortino, M. Simons, and H. E. Stanley. Fractal landscape analysis of dna walks. *Physica A*, 191(1-4):25–29, 1992.
- [224] C. K. Peng, S. V. Buldyrev, A. L. Goldberger, S. Havlin, F. Sciortino, M. Simons, and H. E. Stanley. Long-range correlations in nucleotide sequences. *Nature*, 356(6365):168–170, 1992.

- [225] C. K. Peng, S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. Simons, H. E. Stanley, and A. L. Goldberger. Mosaic organization of dna nucleotides. *Physical Review Letters*, 49(2):1685–1689, 1994.
- [226] P. Perez and D. Batten. *Complex science for a complex world: Exploring human ecosystems with agents*. ANU E press, Canberra, 2006.
- [227] K. M. Perroux and I. White. Designs for disc permeameters. *Soil Science Society of America Journal*, 52(5):1205–1215, 1988.
- [228] S. L. Pimm, J. H. Lawton, and J. E. Cohen. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350(6320):669–674, 1991.
- [229] M. J. O. Pocock, D. M. Evans, and J. Memmott. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335:973–977, 2012.
- [230] Y. Pueyo, C. L. Alados, B. Garcia-Avila, S. Kefi, M. Maestro, and M. Rietkerk. Comparing direct abiotic amelioration and facilitation as tools for restoration of semiarid grasslands. *Restoration Ecology*, 17:908–916, 2009.
- [231] Y. Pueyo, C. L. Alados, M. Maestro, and B. Komac. Gypsophile vegetation patterns under a range of soil properties induced by topographical position. *Plant Ecology*, 189:301–311, 2007.
- [232] Y. Pueyo, S. Kefi, C. L. Alados, and M. Rietkerk. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems. *Oikos*, 117:1522–1532, 2008.
- [233] Y. Pueyo, S. Kefi, R. Diaz-Sierra, C. L. Alados, and M. Rietkerk. The role of reproductive plant traits and biotic interactions in the dynamics of semi-arid plant communities. *Theoretical Population Biology*, 78:289–297, 2010.
- [234] F. I. Pugnaire, C. Armas, and F. T. Maestre. Positive plant interactions in the iberian southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, 75:1310–1320, 2011.
- [235] F. I. Pugnaire, C. Armas, and F. Valladares. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15:85–92, 2004.
- [236] F. I. Pugnaire and P. Haase. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany*, 77:81–86, 1996.

- [237] F. I. Pugnaire, P. Haase, and J. Puigdefabregas. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5):1420–1426, 1996.
- [238] J. Puigdefabregas. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Ear*, 30:133–147, 2005.
- [239] M. Rees, P. J. Grubb, and D. Kelly. Quantifying the impacts of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, 147:1–32, 1996.
- [240] A. M. Reynolds, G. A. Sword, S. J. Simpson, and D. R. Reynolds. Predator percolation, insect outbreaks, and phase polyphenism. *Current Biology*, 19(1):20–24, 2009.
- [241] J. F. Reynolds, R. A. Virginia, P. R. Kemp, A. G. de Soyza, and D. C. Tremmel. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological monographs*, 69(1):69–106, 1999.
- [242] E. L. Rezende, E. M. Albert, M. A. Fortuna, and J. Bascompte. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12:779–788, 2009.
- [243] M. Rietkerk, M. C. Boerlijst, F. Van Langevelde, R. HilleRisLambers, J. Van de Koppel, L. Kumar, H. H. T. Prins, and A. M. De Roos. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *American Naturalist*, 160(4):524–530, 2002.
- [244] M. Rietkerk, S. C. Dekker, P. C. de Ruiter, and J. van de Koppel. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 305:1926–1929, 2004.
- [245] M. Rietkerk, F. Van den Bosch, and J. Van de Koppel. Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semiarid grazing systems. *Oikos*, 80:241–252, 1997.
- [246] B. D. Ripley. Modelling spatial patterns. *Journal of Royal Statistical Society*, 39:172–212, 1977.
- [247] A. B. Robles and C. Passera. Native forage shrub species in south-eastern Spain: forage species, forage phytomass, nutritive value and carrying capacity. *Journal of Arid Environments*, 30:191–196, 1995.
- [248] R. L. Romao and J. F. Mota. Gypsum physical soil crusts and the existence of gypsophytes in semi-arid central Spain. *Plant Ecology*, 181:127–137, 2005.

- [249] O. E. Sala and M. R. Aguiar. Origin, maintenance, and ecosystem effect of vegetation patches in arid lands. *Rangelands in a sustainable biosphere*, 2:29–32, 1996.
- [250] O. E. Sala, F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. L. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770–1774, 2000.
- [251] M. Scheffer, S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856):591–596, 2001.
- [252] W. H. Schlesinger, J. A. Raikes, A. E. Hartley, and A. F. Cross. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77(2):364–374, 1996.
- [253] W. H. Schlesinger, J. F. Reynolds, G. L. Cunningham, L. F. Huenneke, W. M. Jarrell, R. A. Virginia, and W. G. Whitford. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247:1043–1048, 2010.
- [254] F. M. Schurr, O. Bossdorf, S. J. Milton, and J. Schumacher. Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: a priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, 173:271–282, 2004.
- [255] S. Schwinning and O. E. Sala. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141:211–220, 2004.
- [256] M. Segoli, E. D. Ungar, and M. Shachak. Shrubs enhance resilience of a semi-arid ecosystem by engineering and regrowth. *Ecohydrology*, 1:330–339, 2008.
- [257] M. Seifan, K. Tielborger, and R. Kadmon. Direct and indirect interactions among plant explain counterintuitive positive drought effects on an eastern mediterranean shrub species. *Oikos*, 119:1601–1609, 2010.
- [258] M. Shachak, M. Sachs, and I. Moshe. Ecosystem management of desertified shrublands in israel. *Ecosystems*, 1:475–483, 1998.
- [259] D. Simberloff. Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist*, 163(6):787–799, 2004.
- [260] D. Simberloff and T. Dayan. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22:115–143, 1991.

- [261] C. Smit, M. Rietkerk, and M. J. Wassen. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 97:1215–1219, 2009.
- [262] C. Smit, C. Vandenberghe, J. den Ouden, and H. Muller-Scharer. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia*, 152:265–273, 2007.
- [263] R. V. Sole, R. Ferrer-Cancho, J. M. Montoya, and S. Valverde. Selection, tinkering, and emergence in complex networks. *Complexity*, 8(1):14, 2003.
- [264] R. V. Sole and J. M. Montoya. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1480):2039–2045, 2001.
- [265] A. Soriano, O. E. Sala, and S. B. Perelman. Patch structure and dynamics in a patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111:127–135, 1994.
- [266] I. Stavi, H. Lavee, E. D. Ungar, and P. Sarah. Ecogeomorphic feedbacks in semiarid rangelands: a review. *Pedosphere*, 19:217–229, 2009.
- [267] M. P. H. Stumpf, C. Wiuf, and R. M. May. Subnets of scale-free networks are not scale-free: Sampling properties of networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102:4221–4224, 2005.
- [268] K. N. Suding, K. L. Gross, and G. R. Houseman. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Tre*, 19:46–53, 2004.
- [269] E. Thebault and C. Fontaine. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329:853–856, 2010.
- [270] J. N. Thompson. *Interaction and Coevolution*. John Wiley & Sons., New York, 1982.
- [271] S. E. Thompson, C. J. Harman, P. Heine, and G. G. Katul. Vegetation-infiltration relationships across climatic and soil type gradients. *Journal of Geographical Research*, 115:G02023, 2010.
- [272] K. Tielborger and R. Kadmon. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6):1544–1553, 2000.
- [273] D. Tilman. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1):2–16, 1994.

- [274] D. Tilman. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30):10854–10861, 2004.
- [275] D. Tilman and M. Kareiva. *Spatial ecology*. Princeton University Press, Princeton, 1997.
- [276] D. Tilman, C. L. Lehman, and C. Yin. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *American Naturalist*, 149(3):407–435, 1997.
- [277] R. Tirado and F. Pugnaire. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*, 111:437–444, 2005.
- [278] R. Tomaselli. *Mediterranean type shrublands*, chapter Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to Mediterranean climates, pages 123–130. Elsevier, Amsterdam, 1981.
- [279] D. J. Tongway, C. Valentin, and J. Seghier. *Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments*. Springer, New York, 2001.
- [280] V. A. Traag and J. Bruggeman. Community detection in networks with positive and negative links. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 80:036115, 2009.
- [281] R. Turkington and J. L. Harper. The growth, distribution and neighbour relationships of *trifolium repens* in a permanent pasture: I. ordination, pattern and contact. *Journal of Ecology*, 67(1):201–218, 1979.
- [282] N. C. Turner and J. E. Begg. Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and Soil*, 58(1-3):97–131, 1981.
- [283] A. Valiente-Banuet, A. V. Rumebe, M. Verdu, and R. M. Callaway. Modern quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(45):16812–16817, 2006.
- [284] J. Van de Koppel, R. D. Bardgett, J. Bengtsson, C. Rodriguez-Barrueco, M. Rietkerk, M. J. Wassen, and V. Wolters. The effects of spatial scale on trophic interactions. *Ecosystems*, 8:801–807, 2005.
- [285] P. H. Van Tienderen. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, 51(5):1372–1380, 1997.

- [286] J. P. Vandervaere, M. Vauclin, and D. E. Elrick. Transient flow from tension infiltrometers: I. the two-parameter equation. *Soil Science Society of America Journal*, 64:1263–1272, 2000.
- [287] J. P. Vandervaere, M. Vauclin, and D. E. Elrick. Transient flow from tension infiltrometers: II. four methods to determine sorptivity and conductivity. *Soil Science Society of America Journal*, 64:1272–1284, 2000.
- [288] D. Vazquez, N. Bluthgen, L. Cagnolo, and N. P. Chacoff. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103:1445–1457, 2009.
- [289] D. Vazquez, N. P. Chacoff, and L. Cagnolo. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90:2039–2046, 2009.
- [290] M. Verdu and A. Valiente-Banuet. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist*, 172(6):751–760, 2008.
- [291] M. Verdu and A. Valiente-Banuet. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos*, 120:1351–1356, 2011.
- [292] K. M. Volkmar, Y. Hu, and H. Steppuhn. Physiological responses of plants to salinity: a review. *Canadian journal of Plant Science*, 78(1):19–27, 1998.
- [293] J. Wainwright. *Geomorphology of desert environments*, chapter Desert ecogeomorphology, pages 22–66. Springer, New York, 2009.
- [294] X. P. Wang, X. R. Li, H. L. Xiao, R. Berndtsson, and Y. X. Pan. Effects of surface characteristics on infiltration patterns in an arid shrub desert. *Hydrological processes*, 21:72–79, 2007.
- [295] D. J. Watts. *Small worlds: the dynamics of networks between order and randomness*. Princeton University press, Princeton, 1999.
- [296] D. J. Watts and S. H. Strogatz. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684):440–442, 1998.
- [297] N. E. West. Structure and function of microphytic soil crust in wildland ecosystems of arid to semi/arid regions. *Advances in Ecological Research*, 20:180–223, 1990.
- [298] R. H. Whittaker. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147(3655):250–260, 1965.

- [299] T. Wiegand and K. A. Moloney. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(209-229):209–229, 2004.
- [300] G. Woodward, B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido, and P. H. Warren. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7):402–409, 2005.
- [301] A. F. Zuur, E. N. Ieno, and G. M. Smith. *Analysing ecological data*. Springer, New York, 2007.

Apéndice I

Listado de especies del sector central de la depresión del Ebro.

<i>Aegilops geniculata</i> Roth	<i>Astragalus stella</i> Gouan	<i>Bupleurum</i> <i>semicompositum</i> L.
<i>Agropiron cristatum</i> (L.) Gaertn.	<i>Atractylis cancellata</i> L.	<i>Campanula fastigiata</i> Dufour ex A.DC.
<i>Aizoon hispanicum</i> L.	<i>Atractylis humilis</i> L.	<i>Carduus</i> L. sp.
<i>Allium</i> L. sp.	<i>Atriplex halimus</i> L.	<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis
<i>Alyssum minus</i> (L.) Rothm.	<i>Avenula bromoides</i> (Gouan) Scholz.	<i>Carex hallerana</i> Asso
<i>Alyssum alyssoides</i> L.	<i>Avenula gervaisii</i> Holub Dumort.	<i>Carlina corymbosa</i> L.
<i>Anacyclus clavatus</i> (Desf.) Pers.	<i>Avenula pratensis</i> (L.) Dumort.	<i>Carthamus lanatus</i> L.
<i>Anagallis arvensis</i> L.	<i>Bellardia trixago</i> (L.) All.	<i>Centaurea melitensis</i> L.
<i>Artemisia campestris</i> L.	<i>Beta vulgaris</i> L.	<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufour.
<i>Artemisia herba-alba</i> Asso	<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds.	<i>Cerastium gracile</i> Dufour
<i>Arthrocnemum</i> <i>macrostachyum</i> (Moric.) Moris	<i>Brachypodium</i> <i>distachyon</i> (L.) P. Beauv.	<i>Chaenorhinum</i> <i>rubrifolium</i> (Robill. & Castagne ex DC.) Fourr.
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	<i>Cheirolophus intybaceus</i> (Lam.) Dostál
<i>Asphodelus fistulosus</i> L.	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) Beauv.	<i>Cistus clusii</i> Dunal
<i>Asphodelus cerasipherus</i> Gay	<i>Bromus diandrus</i> Roth	<i>Clypeola jonthlaspi</i> subsp. <i>Jonthlaspi</i> (Moris) Arcang.
<i>Asterolinon</i> <i>linum-stellatum</i> (L.) Duby	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
<i>Astragalus alopecuroides</i> L.	<i>Bromus madritensis</i> L.	<i>Convolvulus lineatus</i> L.
<i>Astragalus incanus</i> L.	<i>Bromus rubens</i> L.	<i>Coris monspeliensis</i> L.
<i>Astragalus sesameus</i> L.	<i>Bupleurum baldense</i> Turra	<i>Coronilla minima</i> L.
	<i>Bupleurum frutescens</i> Loeff. ex L.	<i>Crepis foetida</i> L. Cass.

<i>Crepis vesicaria</i> L.	<i>Fumana ericoides</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Crupina vulgaris</i> Cass.	(Cav.) Gand.	L.
<i>Cuscuta</i> L. sp.	<i>Fumana</i> (Dunal) Spach.	<i>Juniperus phoenicea</i> L.
<i>Cynoglossum</i>	sp.	<i>Juniperus sabina</i> L.
<i>cheirifolium</i> L.	<i>Galium divaricatum</i>	<i>Juniperus thurifera</i> L.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Pourr. ex Lam.	<i>Koeleria vallesiana</i>
<i>Desmazeria rigida</i> (L.)	<i>Galium verrucosum</i>	(Honck.) Gaudin
Tutin	Huds.	<i>Launaea lanifera</i> Pau
<i>Dipcadi serotinum</i> (L.)	<i>Genista scorpius</i> (L.)	<i>Launaea pumila</i> (Cav.)
Medik.	DC.	Kuntze
<i>Diplotaxis harra</i>	<i>Geranium dissectum</i> L.	<i>Launaea resedifolia</i> (L.)
(Forssk.) Boiss.	<i>Globularia alypum</i> L.	Kuntze
<i>Diplotaxis ilorcitana</i>	<i>Gypsophila struthium</i> L.	<i>Leontopodium</i> R.B. ex
(Sennen) Aedo	subsp. <i>hispanica</i>	Cass. sp.
<i>Diplotaxis virgata</i>	(Willk.) G. López	<i>Lepidium subulatum</i> L.
(Cav.) DC	<i>Gypsophila struthium</i> L.	<i>Limonium</i> Mill. sp.
<i>Dorycnium</i>	Subsp. <i>struthium</i>	<i>Linaria arvensis</i> (L.)
<i>pentaphyllum</i> Scop.	<i>Hedypnois cretica</i> (L.)	Desf.
<i>Echinaria capitata</i> (L.)	Dum.Cours.	<i>Linum strictum</i> L.
Desf.	<i>Hedysarum humile</i> L.	<i>Linum suffruticosum</i> L.
<i>Echinops ritro</i> L.	<i>Helianthemum hirtum</i>	<i>Lithodora fruticosa</i> (L.)
<i>Elymus pungens</i> (Pers.)	(L.) Mill.	Griseb.
Melderis	<i>Helianthemum</i>	<i>Lithospermum arvense</i>
<i>Elymus repens</i> (L.)	<i>lavandulifolium</i> Mill.	L.
Gould	<i>Helianthemum</i>	<i>Lolium perenne</i> L.
<i>Ephedra major</i> Host	<i>marifolium</i> (L.) Mill.	<i>Lophochloa cristata</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Helianthemum pilosum</i>	(Linn.) Hyl.
(L.) L'Hèr.	(L.) Pers.	<i>Lygeum spartum</i> L.
<i>Eruca vesicaria</i> (L.)	<i>Helianthemum</i>	<i>Malcomia africana</i> (L.)
Cav.	<i>salicifolium</i> (L.) Mill.	R.Br.
<i>Erucastrum</i>	<i>Helianthemum</i>	<i>Mantisalca salmantica</i>
<i>nasturtiifolium</i> (Poir.)	<i>squamatum</i> (L.) Pers.	(L.) Briq. & Cavill.
O.E. Schulz	<i>Helichrysum stoechas</i>	<i>Marrubium alysson</i> L.
<i>Eryngium campestre</i> L.	(L.) Moench	<i>Matthiola fruticulosa</i>
<i>Euphorbia</i> L. sp.	<i>Herniaria hirsuta</i> L.	(L.) Maire
<i>Festuca rubra</i> L.	subsp. <i>cinerea</i> (DC.)	<i>Medicago littoralis</i>
<i>Festuca</i> L. sp.	Cout.	Rohde ex Loisel.
<i>Filago pyramidata</i> L.	<i>Herniaria fruticosa</i> L.	<i>Medicago lupulina</i> L.
<i>Filago lutescens</i> Jord.	<i>Hippocrepis ciliata</i>	<i>Medicago sativa</i> L.
<i>Frankenia pulverulenta</i>	Willd.	<i>Medicago</i> L. sp.
L.	<i>Hippocrepis comosa</i> L.	<i>Melica ciliata</i> L.
	<i>Hordeum murinum</i> L.	

<i>Muscari neglectum</i>	<i>Retama sphaerocarpa</i>	<i>Suaeda vera</i> J.F. Gmel.
Guss. ex Ten.	(L.) Boiss.	<i>Taeniatherum</i>
<i>Narduroides salzmannii</i>	<i>Rhamnus lycioides</i> L.	<i>caput-medusae</i> (L.)
(Boiss.) Rouy	<i>Rosmarinus officinalis</i>	Nevski
<i>Neatostema apulum</i> (L.)	L.	<i>Taraxacum</i> Cass. sp.
I.M. Johnst.	<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	<i>Teucrium aragonense</i>
<i>Odontites</i> Ludw. sp.	<i>Salsola genistoides</i> Juss.	Loscos & J. Pardo
<i>Ononis pusilla</i> L.	ex Poir.	<i>Teucrium capitatum</i> L.
<i>Ononis reclinata</i> L.	<i>Salsola vermiculata</i> L.	<i>Teucrium gnaphalodes</i>
<i>Ononis tridentata</i> L.	<i>Salvia lavandulifolia</i>	L'Hèr.
<i>Onopordum</i> L. sp.	Vahl	<i>Thapsia villosa</i> L.
<i>Orobanche arenaria</i>	<i>Sanguisorba minor</i>	<i>Thesium divaricatum</i>
Borkh.	Scop.	Jan ex Mert. & W.D.J.
<i>Osyris alba</i> L.	<i>Scabiosa stellata</i> L.	Koch
<i>Peganum harmala</i> L.	<i>Scorzonera</i> L. sp.	<i>Thymelaea tinctoria</i>
<i>Phalaris canariensis</i> L.	<i>Sedum sediforme</i>	(Pourr.) Endl.
<i>Phalaris minor</i> Retz.	(Jacq.) Pau	<i>Thymelaea</i> Mill. sp.
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	<i>Senecio auricula</i> Bourg.	<i>Thymus vulgaris</i> L.
<i>Plantago afra</i> L.	ex Coss.	<i>Thymus zygis</i> L.
<i>Plantago albicans</i> L.	<i>Senecio gallicus</i> Chaix.	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.)
<i>Plantago coronopus</i> L.	<i>Senecio</i> L. sp.	Link
<i>Plantago lagopus</i> L.	<i>Sherardia arvensis</i> L.	<i>Trifolium stellatum</i> L.
<i>Platycapnos spicata</i> (L.)	<i>Sideritis hirsuta</i> L.	<i>Trifolium</i> L. sp.
Bernh.	<i>Silene nocturna</i> L.	<i>Trigonella monspeliaca</i>
<i>Poa bulbosa</i> L.	<i>Sisymbrium irio</i> L.	L.
<i>Polygala rupestris</i>	<i>Sisymbrium</i> L. sp.	<i>Trigonella polyceratia</i> L.
Pourr.	<i>Sonchus tenerrimus</i> L.	<i>Trigonella</i> L. sp.
<i>Polygala monspeliaca</i> L.	<i>Spergula</i> L. sp.	<i>Trisetum loeflingianum</i>
<i>Quercus coccifera</i> L.	<i>Spergularia diandra</i>	(L.) C. Presl.
<i>Quercus faginea</i> Lam.	(Guss.) Boiss.	<i>Trisetum</i> Pers. sp.
<i>Quercus ilex</i> subsp.	<i>Sphenopus divaricatus</i>	<i>Triticum</i> L. sp.
<i>ballota</i> (Desf.) Samp.	(Gouan) Reichenb.	<i>Ulex parviflorus</i> Pourr.
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.)	<i>Stachelina dubia</i> L.	<i>Vicia sativa</i> subsp.
All.	<i>Stellaria media</i> (L.)	<i>nigra</i> (L.) Ehrh.
<i>Reseda phyteuma</i> L.	Vill.	<i>Vulpia unilateralis</i> (L.)
<i>Reseda stricta</i> Pers.	<i>Stipa lagasca</i> Roem. &	Stace
<i>Reseda undata</i> L.	Schult.	<i>Xeranthemum</i>
	<i>Stipa parviflora</i> Desf.	<i>inapertum</i> (L.) Mill.

Listado de especies del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar en la comunidad de matorral.

<i>Aegylops geniculata</i> Roth.	<i>Avena barbata</i> Pott. ex Link	<i>Carlina corymbosa</i> L. <i>Carrichtera annua</i> (L.) DC
<i>Aira</i> L. sp.	<i>Avenula gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i> Holub	<i>Centaurea mellitensis</i> L. <i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufr.
<i>Aizoon hispanicum</i> L.	<i>Avena sterilis</i> L.	<i>Cerastium glomerata</i> Thuill
<i>Allium</i> L. sp.	<i>Ballota hirsuta</i> Benth.	<i>Chamaerops humilis</i> L. <i>Cheilantes maderensis</i> Lowe
<i>Alyssum</i> L. sp.	<i>Bellis annua</i> L.	<i>Chenopodium murale</i> L.
<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson	<i>Beta macrocarpa</i> Guss.	<i>Cistus albidus</i> L.
<i>Amaranthus gracilis</i> Desf.	<i>Beta vulgaris</i> L.	<i>Cistus clusii</i> Dunal
<i>Amaranthus graecizans</i> L.	<i>Biscutella valentina</i> subsp. <i>valentina</i> (Loefl. ex L.) Heywood	<i>Cistus salvifolius</i> L. <i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad.
<i>Ammoides pusilla</i> (Brot.) Breist.	<i>Biscutella sempervirens</i> subsp. <i>sempervirens</i> L.	<i>Convolvulus althaeoides</i> L.
<i>Anagallis</i> L. sp.	<i>Biserrula pelecinus</i> L.	<i>Convolvulus siculus</i> L.
<i>Anthirrhinum charidemi</i> Lange	<i>Brachypodium</i> <i>distachyon</i> L.	<i>Crepis vesicaria</i> L. <i>Crucianella angustifolia</i> L.
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) Beauv.	<i>Cuscuta</i> L. sp.
<i>Anthyllis tetraphylla</i> L.	<i>Brassica fruticulosa</i> Cirillo	<i>Cynodon dactylon</i> L.
<i>Arenaria montana</i> subsp. <i>intricata</i> (Ser.) Pau	<i>Briza maxima</i> L.	<i>Dactylis glomerata</i> L.
<i>Arisarum simorrhinum</i> Durieu	<i>Bromus lanceolatus</i> Roth	<i>Daphne gnidium</i> L. <i>Delphinium gracile</i> DC.
<i>Arrhenatherum album</i> (Vahl.) W.D. Clayton	<i>Bromus madritensis</i> L.	<i>Desmazeria rigida</i> subsp. <i>rigida</i> (L.) Tutin
<i>Artemisia barrelieri</i> Besser	<i>Bromus rubens</i> L.	<i>Dianthus charidemi</i> Pau
<i>Artemisia campestris</i> L.	<i>Bromus sterilis</i> L.	<i>Digitalis</i> L. sp.
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	<i>Bupleurum</i> L. sp.	<i>Diplotaxis erucoides</i> (L.) DC.
<i>Asparagus albus</i> L.	<i>Calendula arvensis</i> L.	<i>Dorycnium</i> <i>pentaphyllum</i> Scop.
<i>Asparagus horridus</i> L.	<i>Campanula erinus</i> L.	<i>Echium creticum</i> L.
<i>Asperula hirsuta</i> Desf.	<i>Capparis spinosa</i> L.	<i>Ephedra fragilis</i> Desf.
<i>Asphodelus</i> L. sp.	<i>Caralluma europaea</i> (Guss.) N.E.	
<i>Astragalus stella</i> Gouan	<i>Carduus bourgeanus</i> Boiss. & Reuter	
<i>Astragalus hamosus</i> L.	<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	
<i>Atractylis cancellata</i> L.	<i>Carex hallerana</i> Asso	
<i>Atriplex halimus</i> L.	<i>Carex distachya</i> Desf.	
<i>Avena</i> L. sp.		

<i>Erodium aethiopicum</i> (Lam.) Brumh. & Thell.	<i>Herniaria fontanesii</i> J. Gay	<i>Lygeum spartum</i> L.
<i>Erodium chium</i> (L.) Willd.	<i>Herniaria fruticosa</i> L.	<i>Malva</i> L. sp.
<i>Erodium</i> L'Hèr sp.	<i>Herniaria hirsuta</i> L.	<i>Marrubium vulgare</i> L.
<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav.	<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd.	<i>Matthiola</i> R. Br. sp.
<i>Eryngium campestre</i> L.	<i>Hordeum</i> L. sp.	<i>Medicago polymorpha</i> L.
<i>Eryngium ilicifolium</i> Lam.	<i>Hyparrhenia hirta</i> L.	<i>Medicago truncatula</i> Gaertner
<i>Euphorbia exigua</i> L.	<i>Iris</i> L. sp.	<i>Melica minuta</i> L.
<i>Euphorbia segetalis</i> L.	<i>Klasea flavescens</i> (L.) Holub	<i>Mercurialis annua</i> L.
<i>Euphorbia serrata</i> L.	<i>Lactuca virosa</i> L.	<i>Minuartia mediterranea</i> (Link) K. Maly
<i>Fagonia cretica</i> L.	<i>Lagurus ovatus</i> L.	<i>Misopates orontium</i> (L.) Rafin.
<i>Filago pyramidata</i> L.	<i>Lamarckia aurea</i> (L.) Moench.	<i>Moricandia</i> DC.
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	<i>Lapiedra martinezii</i> Lag.	<i>Narduroides salzmannii</i> (Boiss.) Rouy
<i>Fumana ericoides</i> Cav.	<i>Lathyrus angulatus</i> L.	<i>Neastostema apulum</i> (L.) I.M. Johnst.
<i>Fumana laevipes</i> L.	<i>Lathyrus saxatilis</i> (Vent.) Vis.	<i>Olea europaea</i> L. var. <i>silvestris</i> Brot
<i>Fumaria</i> L. sp.	<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	<i>Ononis laxiflora</i> Desf.
<i>Galium murale</i> (L.) All.	<i>Launaea lanifera</i> Pau	<i>Ononis natrix</i> L.
<i>Galium verrucosum</i> Hudson	<i>Launaea nudicalis</i> (L.) Hook.	<i>Ononis ornithopodioides</i> L.
<i>Gastroidium ventricosum</i> (Gouan) Schinz & Thell.	<i>Lavandula multifida</i> L.	<i>Onopordum macrocentrum</i> Schousb.
<i>Genista ramosissima</i> (Desf.) Poir.	<i>Lavandula stoechas</i> L.	<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.
<i>Genista spartoides</i> Spach	<i>Lavatera maritima</i> Gouan	<i>Otospermum glabrum</i> (Lag.) Willk.
<i>Genista umbellata</i> (L'Hèr.) Dum. Cours.	<i>Leontodon longirrostris</i> (Finch & P.D. Sell)	<i>Pallenis spinosa</i> L.
<i>Geranium</i> L. sp.	Talavera	<i>Papaver argemone</i> L.
<i>Gladiolus illyricus</i> Koch	<i>Lilium</i> L. sp.	<i>Papaver rhoeas</i> L.
<i>Glaucium flavum</i> Crantz	<i>Limonium lobatum</i> (L.Fil.) Chaz	<i>Paronychia argentea</i> L.
<i>Heliantemum almeriense</i> Pau.	<i>Limonium sinuatum</i> (L.) Mill.	<i>Paronichia suffruticosa</i> (L.) DC.
<i>Hedypnois cretica</i> (L.)Dum.	<i>Linum strictum</i> L.	<i>Periploca laevigata</i> Aiton
<i>Hedysarum humile</i> Loeffl.	<i>Lobularia maritima</i> L.	<i>Phagnalon rupestre</i> L.
<i>Hedysarum</i> L. sp.	<i>Lotus</i> L. sp.	<i>Phagnalon saxatile</i> L.
	<i>Lycium intricatum</i> Boiss	<i>Phleum</i> L. sp.
		<i>Phlomis lychnitis</i> L.

<i>Phlomis purpurea</i> L.	<i>Scilla</i> L. sp.	<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.)
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	<i>Scorpiurus sulcatus</i> L.	Endl.
<i>Plantago afra</i> L.	<i>Scorzonera graminifolia</i>	<i>Torilis leptophylla</i> (L.)
<i>Plantago albicans</i> L.	L.	Rchb.
<i>Plantago amplexicaulis</i>	<i>Sedum sediforme</i>	<i>Trifolium angustifolium</i>
Cav.	(Jacq.) Pau	L.
<i>Plantago coronopus</i> L.	<i>Sedum rubens</i> L.	<i>Trifolium arvense</i> L.
<i>Plantago lagopus</i> L.	<i>Sherardia arvensis</i> L.	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Platycarpus tenuiloba</i>	<i>Sideritis oxteoxylla</i>	Schreb.
subsp. <i>tenuiloba</i> Pomel	(Pau) Rivas Goday &	<i>Trifolium cherleri</i> L.
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	Gómez	<i>Trifolium glomeratum</i>
(L.) L.	<i>Silene colorata</i> Poir	L.
<i>Polygala rupestris</i>	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	<i>Trifolium scabrum</i> L.
Pourr.	<i>Sonchus tenerrimus</i> L.	<i>Trifolium stellatum</i> L.
<i>Psoralea bituminosa</i> L.	<i>Stipa capensis</i> Thunb.	<i>Tuberaria guttata</i> (L.)
<i>Pypthaterum</i>	<i>Stipa tenacissima</i> L.	Fourr.
<i>coerulescens</i> (desf.)	<i>Stellaria media</i> (L.)	<i>Thymus hyemalis</i> Lange
Beauv.	Vill.	<i>Ulex parviflorus</i> Pourr.
<i>Quercus coccifera</i> L.	<i>Stoibrax dichotomum</i>	<i>Umbilicus gaditanus</i>
<i>Reichardia picroides</i>	(L.) Rafin.	Boiss.
(L.) Roth.	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Urospermum picroides</i>
<i>Reseda</i> L. sp	Weber	(L.) Scop. Ex F.W.
<i>Retama sphaerocarpa</i>	<i>Teucrium charidemi</i>	Schmidt
(L.) Boiss.	Sandwith	<i>Valantia hispida</i> L.
<i>Rhagadiolus</i> Scop. sp.	<i>Teucrium eirocephalum</i>	<i>Vicia peregrina</i> L.
<i>Rhamnus lyciodes</i> L.	Willk.	<i>Vicia sativa</i> L.
<i>Rhodalsine geniculata</i>	<i>Teucrium lusitanicum</i>	<i>Viola arborescens</i> L.
(Poir.) F.N. Williams	Screb.	<i>Vulpia myuros</i> var.
<i>Rumex intermedius</i> DC.	<i>Teucrium</i>	<i>myuros</i> (L.) C. Gmelin
<i>Ruta montana</i> (L.) L.	<i>pseudo-chamaepitys</i> L.	<i>Vulpia myuros</i> var.
<i>Salsola genistoides</i> Juss.	<i>Thapsia villosa</i> L.	<i>sciuroides</i> (Roth) Coss.
Ex Poiret	<i>Thesium humile</i> Vahl	& Dureu
<i>Salsola vermiculata</i> L.		<i>Ziziphus lotus</i> (L.) Lam.

Listado de especies del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar en la comunidad de estepa.

<i>Aegylops geniculata</i> Roth.	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) Beauv.	<i>Delphinium gracile</i> DC
<i>Aegylops neglecta</i> Regel ex Bertol.	<i>Brassica fruticulosa</i> Cirillo	<i>Desmazeria rigida</i> subsp. <i>rigida</i> (L.) Tutin
<i>Allium</i> L. sp.	<i>Bromus madritensis</i> L.	<i>Dianthus charidemi</i> Pau
<i>Ammoides pusilla</i> (Brot.) Breist.	<i>Bromus rubens</i> L.	<i>Dipcadi serotinum</i> (L.) Medik.
<i>Anagallis</i> L. sp.	<i>Bupleurum</i> <i>semicompositum</i> L.	<i>Dorycnium</i> <i>pentaphyllum</i> Scop.
<i>Antirrhinum charidemi</i> Lange	<i>Calendula arvensis</i> L.	<i>Echium creticum</i> L.
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	<i>Campanula erinus</i> L.	<i>Ephedra fragilis</i> Desf.
<i>Anthyllis terniflora</i> (Lag.) Pau	<i>Caralluma europaea</i> (Guss.) N. E.	<i>Erodium chium</i> (L.) Willd.
<i>Arisarum simorrhinum</i> Durieu	<i>Carduus bourgeanus</i> Boiss. & Reuter	<i>Erodium</i> L'Hèr. sp
<i>Arrhenatherum album</i> (Vahl) Clayton	<i>Cardus tenuiflorus</i> Curtis	<i>Eryngium campestre</i> L.
<i>Artemisia barrelieri</i> Besser	<i>Carex hallerana</i> Asso	<i>Eryngium ilicifolium</i> Lam.
<i>Asparagus albus</i> L.	<i>Carlina corymbosa</i> L.	<i>Euphorbia exigua</i> L.
<i>Asparagus horridus</i> L.	<i>Carrichtera annua</i> L.	<i>Euphorbia segetalis</i> L.
<i>Asperula hirsuta</i> Desf.	<i>Centaurea mellitensis</i> L.	<i>Euphorbia serrata</i> L.
<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav.	<i>Centaurea</i> L. sp.	<i>Fagonia cretica</i> L.
<i>Asphodelus</i> L. sp.	<i>Chamaerops humilis</i> L.	<i>Filago pyramidata</i> L.
<i>Asterolinon</i> <i>linum-stellatum</i> (L.) Duby	<i>Cistus albidus</i> L.	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.
<i>Atractylis cancellata</i> L.	<i>Cistus chusii</i> Dunal	<i>Fumana ericoides</i> Cav.
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	<i>Consentinia vellea</i> (Aiton) Tod.	<i>Fumana laevipes</i> L.
<i>Avenula gervaisii</i> subsp. <i>gervaisii</i> Holub	<i>Convolvulus althaeoides</i> L.	<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach ex Webb
<i>Avena sterilis</i> L.	<i>Convolvulus lanuginosus</i> Desr.	<i>Galium murale</i> (L.) All.
<i>Ballota hirsuta</i> Benth.	<i>Convolvulus siculus</i> L.	<i>Galium verrucosum</i> Hudson
<i>Bellis annua</i> L.	<i>Coronilla juncea</i> L.	<i>Genista ramosissima</i> (Desf.) Poir.
<i>Brachypodium</i> <i>distachyon</i> L.	<i>Crepis vesicaria</i> L.	<i>Genista spartoides</i> Spach
	<i>Crucianella angustifolia</i> L.	<i>Genista umbellata</i> (L'Hèr.) Dum.
	<i>Crupina crupinastrum</i> (Moris) Vis.	<i>Gladiolus illyricus</i> Koch
	<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.
	<i>Daphne gnidium</i> L.	

<i>Hedysarum humile</i> Loeff.	<i>Neastostema apulum</i> (L.) I.M. Johnst.	<i>Satureja obovata</i> Lag.
<i>Hedysarum</i> L. sp.	<i>Olea europaea</i> L. var.	<i>Scabiosa</i> L. sp.
<i>Heliantemum</i> <i>almeriense</i> Pau.	<i>silvestris</i> Brot	<i>Scorpiurus sulcatus</i> L.
<i>Heliantemum cinereum</i> (Cav.) Pers.	<i>Ononis laxiflora</i> Desfl.	<i>Scorzonera graminifolia</i> L.
<i>Heliantemum</i> <i>salicifolium</i> (L.) Mill.	<i>Ononis natrix</i> L.	<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau
<i>Herniaria fruticosa</i> L.	<i>Ononis ornithopodioides</i> L.	<i>Sideritis orxeoxylla</i> (Pau) Rivas Goday & Gómez
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd.	<i>Orchis</i> L. sp.	<i>Silene colorata</i> Poir
<i>Hippocrepis squamata</i> (Cav.) Coss.	<i>Ornithopus</i> L. sp.	<i>Sonchus tenerrimus</i> L.
<i>Hyparrhenia hirta</i> L.	<i>Orobanche</i> L. sp.	<i>Stipa capensis</i> Thunb
<i>Iris</i> L. sp.	<i>Pallenis spinosa</i> L.	<i>Stipa tenacissima</i> L.
<i>Klasea flavescens</i> (L.) Holub	<i>Papaver argemone</i> L.	<i>Teucrium eriocephalum</i> Willk.
<i>Lactuca virosa</i> L.	<i>Paronichia suffruticosa</i> (L.) DC	<i>Teucrium charidemi</i> Sandwith
<i>Lagurus ovatus</i> L.	<i>Phagnalon rupestre</i> L.	<i>Teucrium lusitanicum</i> Screb.
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	<i>Phlomis lychnitis</i> L.	<i>Thapsia villosa</i> L.
<i>Lapiedra martinezii</i> Lag.	<i>Phlomis purpurea</i> L.	<i>Thesium humile</i> Vahl
<i>Lathyrus saxatilis</i> (Vent.) Vis.	<i>Pistacia lentiscus</i> L.	<i>Thymelea lanuginosa</i> (Lam.) Ceballos & C. Vicioso
<i>Launaea lanifera</i> Pau	<i>Plantago afra</i> L.	<i>Thymus hyemalis</i> Lange
<i>Launaea nudicalis</i> (L.) Hook.	<i>Plantago albicans</i> L.	<i>Trifolium cherleri</i> L.
<i>Lavandula multifida</i> L.	<i>Plantago amplexicaulis</i> Cav.	<i>Trifolium scabrum</i> L.
<i>Leontodon longirrostris</i> (Finch & P.D. Sell) Talavera	<i>Plantago lagopus</i> L.	<i>Trifolium stellatum</i> L.
<i>Linum strictum</i> L.	<i>Polygala rupestris</i> Pourr.	<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Fourr.
<i>Malva</i> L. sp.	<i>Psoralea bituminosa</i> L.	<i>Ulex parviflorus</i> Pourr.
<i>Medicago truncatula</i> Gaertner	<i>Quercus coccifera</i> L.	<i>Urginea</i> sin. <i>drimia</i> Jacq. ex Willd.
<i>Melica minuta</i> L.	<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth.	<i>Urospermum picroides</i> (L.) Scop. ex F.W. Schmidt
<i>Misopates orontium</i> (L.) Rafn.	<i>Reseda</i> L. sp.	<i>Valantia hispida</i> L.
<i>Narduroides salzmannii</i> (Boiss.) Rouy	<i>Rhamnus lyciodes</i> L.	<i>Viola arborescens</i> L.
	<i>Rhamnus lycioides</i> subsp. <i>velutina</i> (Boiss.) Tutin	<i>Vulpia myuros</i> var. <i>myuros</i> (L.) C. Gmelin
	<i>Rhodalsine geniculata</i> (Poir.) F.N. Williams	
	<i>Teucrium</i> <i>pseudo-chamaepitys</i> L.	
	<i>Rosmarinus</i> L. sp.	
	<i>Ruta montana</i> (L.) L.	
	<i>Salsola genistoides</i> Juss. Ex Poiret	

Apéndice II

Capacidad de detección de la distribución de Poisson en las redes de asociación espacial planta-planta.

Asociación entre especies.

Para un par de especies i y j , cada especie tiene una abundancia n (n_i y n_j), una probabilidad p de ser encontradas en un determinado número de puntos (T) del espacio ($p_i = n_i/T$, o cobertura), y un número de co-ocurrencias a determinadas (a_{ij} , número de puntos del espacio donde i y j aparecen simultáneamente). Este valor de co-ocurrencias a_{ij} tiene un dominio $[a_{ij,min}, a_{ij,max}]$. Los valores que puede tomar $a_{ij,min}$ dependen de la cobertura conjunta de ambas especies.

$$a_{ij,min} = 0 \text{ si } p_i + p_j \leq 1, \text{ ninguna co-ocurrencia.}$$
$$a_{ij,min} = (p_i + p_j - 1) \cdot T \text{ si } p_i + p_j > 1, \text{ co-ocurrencias obligatorias.}$$

Los valores de $a_{ij,max}$ dependen de la cobertura de la especie menos abundante.

$$a_{ij,max} = n_{ij,min}, \text{ abundancia de la especie menos abundante entre } i \text{ y } j.$$

Ejemplo 1, si $n_i = 100$ y $n_j = 1$ para $T = 100$, $a_{ij,min} = 1$ y $a_{ij,max} = n_{min} = n_j = 1$.

Ambas especies tienen una probabilidad p_{ij} de aparecer asociadas que depende de la probabilidad que tienen de aparecer en cada punto ($p_{ij} = p_i \cdot p_j$), y un número de co-ocurrencias esperadas e_{ij} en función del espacio T ($e_{ij} = p_{ij} \cdot T = n_i \cdot n_j/T$).

Ejemplo 2, Si $n_i = 5$ y $n_j = 2$ para $T = 10$, tendremos las probabilidades $p_i = 5/10 = 0,5$ y $p_j = 2/10 = 0,2$, la probabilidad conjunta $p_{ij} = 0,5 \cdot 0,2 = 0,1$ y un número esperado de co-ocurrencias $e_{ij} = 0,1 \cdot 10 = 1$.

Este valor de asociación esperado e_{ij} tiene un dominio $(0, T]$, esto es, puede tomar desde valores cercanos a 0 (las especies tienen $p \approx 0$) hasta T (ambas especies aparecen en todos los puntos del espacio).

Para detectar la asociación espacial entre los pares de especies se compara el número real de sus co-ocurrencias, a_{ij} , con una distribución de Poisson caracterizada por un parámetro λ cuyo valor es el número esperado de sus co-ocurrencias en función de la abundancia, e_{ij} . De este modo para cada par de especies tendremos

1. Asociación espacial positiva si a_{ij} es significativamente mayor que e_{ij} .
2. Asociación espacial neutra si a_{ij} no es significativamente distinto a e_{ij} .
3. Asociación espacial negativa si a_{ij} es significativamente menor que e_{ij} .

El nivel de significación se establece al 95 % de modo que tenemos un intervalo de confianza entre $e_{ij}^- (e_{ij} - z_{(0,05/2)} \sqrt{(e_{ij}/T)})$ y $e_{ij}^+ (e_{ij} + z_{(0,05/2)} \sqrt{(e_{ij}/T)})$ para valores de T grandes. Sin embargo, mediante la distribución de Poisson no es posible detectar asociaciones espaciales positivas o negativas entre a_{ij} y e_{ij} para todos los valores de e_{ij} posibles.

1. **Asociación espacial positiva**, para detectar asociación espacial positiva $a_{ij,max}$ tiene que poder ser significativamente mayor que e_{ij} . Sin embargo, cuando al menos un valor $p \approx 1$ el intervalo de confianza de la distribución de Poisson puede incluir a $a_{ij,max}$ por lo que no será posible detectar la asociación espacial positiva.

Ejemplo 3, si $n_i = 90$ y $n_j = 5 = a_{ij,max}$ para $T = 100$, tendremos las probabilidades $p_i = 90/100 = 0,9$ y $p_j = 5/100 = 0,05$, la probabilidad conjunta $p_{ij} = 0,9 \cdot 0,05 = 0,045$ y un número esperado de co-ocurrencias $e_{ij} = 0,045 \cdot 100 = 4,5$. En este caso $e_{ij}^+ \geq a_{ij,max}$ ($10,24 \geq 5$) por lo que no será posible detectar asociación espacial positiva.

2. **Asociación espacial negativa**, para detectar asociación espacial negativa $a_{ij,min}$ tiene que poder ser significativamente menor que e_{ij} . Sin embargo, cuando los valores p_i y p_j son bajos o altos el intervalo de confianza de la distribución de Poisson puede incluir $a_{ij,min}$ por lo que no será posible detectar la asociación espacial negativa.

Ejemplo 4, si $n_i = 1$ y $n_j = 1$ para $T = 100$, tendremos las probabilidades $p_i = 1/100 = 0,01$ y $p_j = 1/100 = 0,01$, la probabilidad conjunta $p_{ij} = 0,01 \cdot 0,01 = 0,0001$ y un número esperado de co-ocurrencias $e_{ij} = 0,0001 \cdot 100 = 0,01$. En este caso $e_{ij}^- \leq a_{ij,min}$ (la probabilidad de encontrar $a_{ij} = 0$ para la distribución de Poisson es mayor de 0,025) por

lo que no será posible detectar asociación espacial negativa.

Ejemplo 5, si $n_i = 90$ y $n_j = 90$ para $T = 100$, tendremos $a_{ij,min} = 90 + 90 - 100 = 80$, las probabilidades $p_i = 90/100 = 0,9$ y $p_j = 90/100 = 0,9$, la probabilidad conjunta $p_{ij} = 0,9 \cdot 0,9 = 0,81$ y un número esperado de co-ocurrencias $e_{ij} = 0,81 \cdot 100 = 81$. En este caso $e_{ij}^- \leq a_{ij,min}$ ($64,33 \leq 80$) por lo que no será posible detectar asociación espacial negativa.

En la Figura 1 se presentan los pares de valores de p_i y p_j para los que es posible detectar la asociación espacial positiva, negativa, ambas o no es posible detectar asociación espacial. En nuestro caso en ninguna de las comunidades analizadas los valores de cobertura son superiores al 50 %, por lo que en todos los casos es posible detectar la asociación espacial positiva, mientras que la asociación espacial negativa sólo es posible para pares de especies con coberturas suficientemente altas.

Asociación general de una especie.

Una especie i tiene un número total de co-ocurrencias a_i ($a_i = \sum_{j=1}^S a_{ij}$) y un número total de co-ocurrencias esperadas e_i ($e_i = \sum_{j=1}^S e_{ij}$). El valor de co-ocurrencias a_i tiene un dominio $[a_{i,min}, a_{i,max}]$.

Los valores que puede tomar $a_{i,min}$ dependen de la cobertura de las especies de la comunidad.

$a_{i,min} = 0$ si $p_i + p_j \leq 1$ para todas las especies j de la comunidad (ninguna co-ocurrencia con ninguna otra especie).

$$a_{i,min} = \sum_{j=1}^S (p_i + p_j - 1) \cdot T \text{ donde } \mathcal{S} \text{ es el conjunto de especies que cumplen } p_i + p_j > 1 \text{ (co-ocurrencias obligatorias).}$$

El valor de $a_{i,max}$ depende de la cobertura conjunta de todas las especies.

$$a_{i,max} = \sum_{j=1}^S n_{ij,min}, \text{ suma de las abundancias de la especie menos abundante entre } i \text{ y } j \text{ para todos los pares que incluyen a } i.$$

El valor de co-ocurrencias esperadas e_i tiene un dominio $(0, (S-1) \cdot T]$, esto es, puede tomar desde valores cercanos a 0 (todas las especies tienen $p \approx 0$) hasta $(S-1) \cdot T$ (todas las especies, S , aparecen en todos los puntos del espacio).

Para detectar el patrón de asociación de una especie se compara su número total de co-ocurrencias, a_i , con una distribución de Poisson caracterizada por un parámetro λ cuyo valor es su número total esperado de co-ocurrencias en función de las abundancias de todas las especies presentes en la comunidad, e_i . De este modo para cada especie tendremos

1. Especie asociativa, si a_i es significativamente mayor que e_i .
2. Especie neutral, si a_i no es significativamente diferente que e_i .
3. Especie segregativa, si a_i es significativamente menor que e_i .

El nivel de significación se establece al 95 % de modo que tenemos un intervalo de confianza entre e_i^- ($e_i - z_{0,05/2}\sqrt{e_i/T}$) y e_i^+ ($e_i + z_{0,05/2}\sqrt{e_i/T}$) para valores de T grandes. Sin embargo, mediante la distribución de Poisson no es posible detectar patrones de asociación espacial positivas o negativas entre a_i y e_i para todos los valores de e_i posibles.

1. **Asociación espacial positiva**, para detectar un patrón de asociación espacial positiva $a_{i,max}$ tiene que poder ser significativamente mayor que e_i . Sin embargo, cuando $\sum_{i=1}^S p_i/S \approx 1$ el intervalo de confianza de la distribución de Poisson puede incluir a $a_{i,max}$ por lo que no será posible detectar el patrón de asociación espacial positivo.

Ejemplo 6, si $n_i = 95$, $n_j = 95$, $n_k = 95$ y $a_{i,max} = 95 + 95 = 180$ para $T = 100$, tendremos las probabilidades $p_i = 95/100 = 0,95$, $p_j = 95/100 = 0,95$ y $p_k = 95/100 = 0,95$, y un número esperado de co-ocurrencias $e_i = 0,95 \cdot 0,95 \cdot 100 + 0,95 \cdot 0,95 \cdot 100 = 180,5$. En este caso $e_i^+ \geq a_{i,max}$ ($208,3 \geq 180$) por lo que no será posible detectar asociación espacial positiva.

2. **Asociación espacial negativa**, para detectar un patrón de asociación espacial negativa $a_{i,min}$ tiene que poder ser significativamente menor que e_i . Sin embargo, cuando $\sum_{i=1}^S p_i/S \approx 0$ ó 1 el intervalo de confianza de la distribución de Poisson puede incluir $a_{i,min}$ por lo que no será posible detectar el patrón de asociación espacial negativo.

Ejemplo 6, si $n_i = 1$, $n_j = 1$ y $n_k = 1$ para $T = 100$, tendremos las probabilidades $p_i = 1/100 = 0,01$, $p_j = 1/100 = 0,01$ y $p_k = 1/100 = 0,01$, y un número esperado de co-ocurrencias $e_i = 0,01 \cdot 0,01 \cdot 100 + 0,01 \cdot 0,01 \cdot 100 = 0,02$. En este caso $e_i^- \leq a_{i,min}$ (la probabilidad de encontrar $a_i = 0$ para la distribución de Poisson es mayor de 0,025) por lo que no será posible detectar asociación espacial negativa.

Ejemplo 7 si $n_i = 95$, $n_j = 95$ y $n_k = 95$ para $T = 100$, tendremos $a_{i,min} = 95 + 95 - 100 + 95 + 95 - 100 = 160$, tendremos las probabilidades $p_i = 95/100 = 0,95$, $p_j = 95/100 = 0,95$ y $p_k = 95/100 = 0,95$ y un número esperado de co-ocurrencias $e_i = 0,95 \cdot 0,95 \cdot 100 + 0,95 \cdot 0,95 \cdot 100 = 180,5$. En este caso $e_i^- \leq a_{i,min}$ ($155,6 \leq 160$) por lo que no será posible detectar asociación espacial negativa.

En nuestro caso en ninguna de las comunidades analizadas los valores de cobertura son superiores al 50 %, por lo que en todos los casos es posible detectar

el patrón de asociación espacial positiva, mientras que el patrón de asociación espacial negativa sólo es posible en especies con coberturas suficientes.

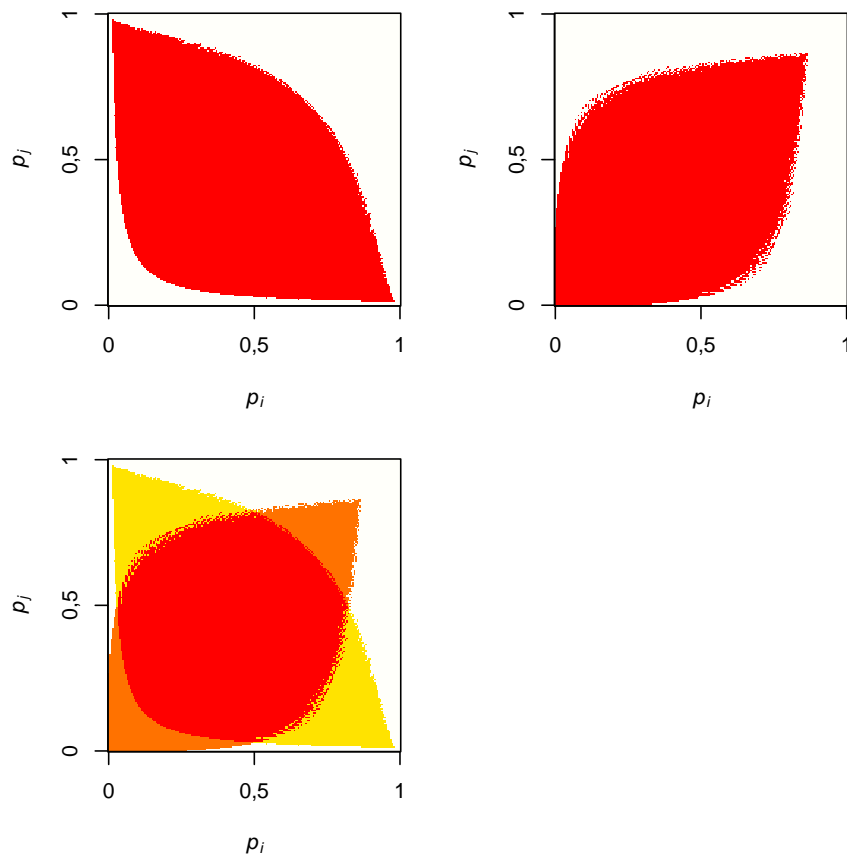


Figura 1: Capacidad de detección de la asociación espacial positiva y negativa de la distribución de Poisson. Arriba izq, en rojo aparecen representadas las combinaciones de p_i y p_j para las que es posible detectar asociación positiva. Cuando al menos una de las especies es muy abundante el intervalo de confianza incluye a $a_{ij,max}$. Arriba dcha, en rojo aparecen representadas las combinaciones de p_i y p_j para las que es posible detectar asociación negativa. Cuando ambas especies son poco abundantes o muy abundantes el intervalo de confianza incluye a $a_{ij,min}$. Abajo, capacidad de detección de la distribución de Poisson. En amarillo aparecen representadas las combinaciones de p_i y p_j para las que es posible detectar sólo asociaciones negativas, en naranja sólo asociaciones positivas y en rojo ambas asociaciones.