



Departamento de Ecología
Universidad de Granada

***Cambio climático y patrones
de precipitación: efecto sobre las
comunidades vegetales semiáridas***

Tesis Doctoral

Juan de Dios Miranda López-Marín



*Cambio climático y patrones de precipitación:
efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas*

Tesis Doctoral
Juan de Dios Miranda López-Marín

Almería, Noviembre 2007

***Cambio climático y patrones de precipitación:
efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas***

Memoria de Tesis Doctoral presentada por

Juan de Dios Miranda López-Marín

para la obtención del grado de Doctor

El Director de la Tesis:

Dr. Francisco I. Pugnaire de Iraola

El Doctorando:

D. Juan de Dios Miranda López-Marín

Almería, Noviembre 2007

A Carmen!!

Agradecimientos

En primer lugar me gustaría agradecer a Carmen la paciencia, amor, entusiasmo e interés que ha dedicado a mí y a esta tesis durante todos estos años. Has sido fundamental para que todo este trabajo y nuestra vida lleguen a buen término.

A Paco Pugnaire, al que le debo la conclusión y posible éxito de este trabajo. Bajo tu dirección he aprendido más cosas de las contenidas en esta tesis; muchas gracias por la oportunidad que me diste ese día ya lejano de las “capitulaciones de Santa Fe” de incorporarme de nuevo a la investigación y acercarme a este tema tan apasionante de la ecología de zonas áridas.

Al grupo de Ecología Funcional: Cris y Reyes por su acogida, a Cris y Zaza por su apoyo y enseñanzas en investigación; y a mi inseparable Paco Padilla durante estos 5 años; por todos los madrugones, horas de sol, horas de pensamientos, chistes, locuras, ánimos, discusiones, etc, etc. Muchas gracias!!

A M^a José Jorquera, sin cuya ayuda más de un manuscrito de este trabajo no habrían visto su luz. Gracias por tu paciencia con la balanza, nuestros riegos y resto de medidas insoportables.

A Iván, Laura y Bea que se han incorporado en esta última época dándole nuevos aires al Peñón de Gibraltar. A todos los visitantes y contratados de este tiempo: Floren, Pilar, Carlos, Ernesto, Olga,... muchas gracias a todos por vuestro granito de arena a este trabajo. Y a los invitados y colaboradores del grupo EcoFun: Osvaldo Sala, Amy Austin, Alfonso Valiente-Banuet, Terry Chaplin, Squeo, Lohengrin Cavieres, Eulogio Bédmar, y un largo etc. Gracias por la huella científica y personal de vuestras visitas y charlas.

Ahora me gustaría agradecer a un montón de miembros de la EEZA sin los cuales esta tesis no habría llegado a su fin: a Alfredo por su ayuda a inventar lo in-inventable, por darle vueltas a la cabeza para encontrar la fórmula de hacer en el campo en poco tiempo y con poco dinero lo nunca visto; a Roberto por sus conversaciones sobre lo irrealizable, por sus ideas, por su hartío

saber botánico y relaciones globales...; a Teresa por sus historias, apoyo, sonrisas, locuras,...; a Jordi por su buen hacer con la estadística; por su batería...; a Paco Domingo por sus ánimos y por sus préstamos de material para nuevas medidas y su ayuda junto a Miguel Ángel Domene en el manejo de los “Campbell”; a Andrés Castro por su ayuda con los papeleos y las gestiones; a Isabel por todas las facilidades en búsquedas de libros y separatas; a Ángeles y Paquita por sus frases siempre sabias, sus historias, buenos días y ayuda para todo lo cotidiano; a Ramón por sus inventos y diseños que han hecho posible entre otras cosas el sensor de lluvia y el controlador del movimiento de los motores, y por su saber informático que junto a Sebas me han sacado en más de una ocasión de un apuro; a Enrique por las ayudas eléctricas; a Juan Soler, por ponerme en contacto con Paco Pugnaire, por algún que otro viaje Granada-Almería y por mirarme como un becario suyo más; a Paco Valera (el primo Paco) por sus ánimos, dichos populares e historias con los olivos; y por supuesto, y no por ir en último lugar de este párrafo con menor importancia, gracias a todos los becarios de “promoción” con los que en realidad he compartido más tiempo: a Rafa (hace un chino??; la verdad es que escribir una tesis tras una comida china se hace mucho mejor) y Magda, a Carmen Carrillo, Ana Were, Ashraf, Sergio,... y a todos los que habéis llegado después con vuestras nuevas investigaciones, perspectivas y nuevas ideas. Sois todos geniales!

Mis agradecimientos también a mis padres y hermano, que han sabido estar con su cariño y consejos a mi lado desde que yo tengo memoria. Y a la familia Martínez-Valero, por su cariño, apoyo y comprensión durante todos estos años. Ah! Y por todas las facilidades para buscar tubos de PE, microtubos, bombas, conexiones, etc.

A Poppy y a Tico, compañeros infatigables de paseos por la montaña donde se aclaran muy bien todas las ideas.

A todos los amigos. A Pepe, por su compañía, cervezas y cenas en Almería, Granada o donde hiciera falta. A Maru, Antonio, Carmen, Álvaro, Eduardo... por esas excursiones sanadoras. A César, Mónica, Pilar, Natalia, Dani, Carmen y todo ese coro-grupo de cantantes-paralíticos

musicales-payasos; por vuestros cantes que ensalzan el alma y vuestras cervezas revitalizantes!
A Paco Álvarez y Nacho por nuestras quedadas marujiles y sueños musicales; Y a mil más: Luis y Carmen, Raúl y Ainara, Florián y Ju, las niñas,... ¡lo que habéis aguantado! Mil gracias!

A Pepe Soto (padre e hijo; Granada) por su labor al construir los sistemas de exclusión de lluvia (o como el diría “los bichos estos para investigar en el desierto”). A talleres Rubia (Almería) por sacarnos de más de un apuro y por discutir más de un diseño de los bocetos de los toldos contruidos (o no). A Cecilio (Carpintería Metálica; Tabernas) por aceptar nuestras prisas para unas cosas y nuestra lentitud para otras. A Antonio Martínez, por escuchar nuestras ideas locas para los riegos y saber darle forma. Y a todos los proveedores: Plastimer, Rotufer, ferretería DIAL, ferretería la Virgen del Mar, repuestos Suárez, Sánchez-Arjona,... A todos GRACIAS!!!

Muchas gracias también al personal de la PSA, a los vigilantes comprensibles con nuestros problemas, y en especial a José Antonio Povedano y Antonio Campos por todas las facilidades para poder trabajar en vuestras instalaciones. Hemos estado como en casa. También agradecer al Ministerio de Agricultura y Parque Natural de Cabo de Gata, Emilio Retamosa, y a los hermanos Viciano, por cedernos un hueco en las Amoladeras y en la finca el Cautivo respectivamente para nuestros riegos y medidas.

A Alan Knapp, Jesse Nieppert y el resto de la gente de Kansas-Colorado (Duncan, Chris, Jobie, John, Philip, Pete); a Mauricio Mencuccini, Evi Koraki y el resto del equipo de Edimburgo; a Pep Piñol, Jordi Martínez-Vilalta (omnipresente en los dos últimos años) y la gente del CREAM. Gracias por hacerme sentir como en casa en mis estancias cortas, por vuestras enseñanzas y perspectivas diferentes y por formar parte de este trabajo de mil maneras.

Y a los que me iniciaron en esto de la investigación: Javier Alba, Carmen Zamora, Pablo Jáimez, Julio Luzón, Antonio Castillo, Manolo Tierno, etc. Gracias por esos años en un medio un poco más húmedo que pase junto a vosotros.

Finalmente, nuestros agradecimientos al Ministerio de Educación y Ciencia que han financiado este trabajo a través la concesión del Proyecto de Investigación (CGL2004-00090/CLI) y una beca del Programa de Formación del Profesorado Universitario (FPU; AP2002-1216).

CONTENIDOS

Introducción General	1
Capítulo 1. Experimentos a largo plazo para el estudio de distintos patrones de lluvia en un ecosistema semiárido.....	13
Capítulo 2. Cambios en los patrones de lluvia y plantas anuales de comunidades mediterráneas semiáridas.....	47
Capítulo 3. Respuesta del banco de semillas de especies anuales mediterráneas a cambios en los patrones de suministro hídrico.....	68
Capítulo 4. Respuesta fenológica y reproductiva de un arbusto semiárido a pulsos de agua.....	95
Capítulo 5. Relaciones hídricas y propiedades hidráulicas de las especies leñosas dominantes de una comunidad semiárida.....	112
CONCLUSIONES	136

Introducción General

***Cambio climático y patrones de precipitación:
efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas***

INTRODUCCIÓN GENERAL

La respuesta de los ecosistemas terrestres al cambio global, y los efectos resultantes de esta variación climática sobre los recursos naturales de los que la humanidad depende, son elementos de gran interés para la sociedad y la comunidad científica (Vitousek 1994). Se espera que debido a las emisiones antrópicas de gases invernadero la temperatura media de la tierra se eleve entre 1.1 y 6.4 °C durante el presente siglo, dependiendo de los escenarios socio-económicos y de las emisiones resultantes de los mismos (IPCC 2001). Es muy probable que este calentamiento altere los patrones globales de circulación atmosférica y los ciclos hidrológicos, cambiando los regímenes de precipitación regional (IPCC 2001). Los cambios resultantes en las temperaturas de suelo y aire, en los contenidos de agua y nutrientes en el suelo y en la concentraciones de dióxido de carbono (CO₂) atmosférico probablemente alterarán el funcionamiento y estructura de los ecosistemas terrestres. Debido a que estas alteraciones ocurrirán al mismo tiempo que otros cambios ya existentes en los usos del suelo y que ya han afectado los recursos naturales y la biodiversidad, los impactos sobre la sociedad humana podrán ser muy importantes (Vitousek 1994).

Un elevado número de investigaciones se han dirigido a comprender los efectos del aumento de las temperaturas y las concentraciones de CO₂ sobre la estructura y fisiología de los ecosistemas terrestres (e.g. Koch & Money 1996; Shaver *et al.* 2000). Sin embargo, y aunque ha habido un interés histórico por entender las relaciones entre vegetación y lluvia (Noy-Meier 1973; Leith 1975), el esfuerzo investigador por anticipar cómo los cambios de la precipitación previstos por los modelos de cambio climático afectarán a las comunidades vegetales ha sido escaso (Weltzin *et al.* 2003). Es probable que estos cambios de patrones de lluvia tengan un impacto incluso mayor sobre los ecosistemas que el efecto aislado o combinado de un incremento de la concentración de CO₂ y de la temperatura, especialmente en ecosistemas áridos y semiáridos (Weltzin *et al.* 2003), que por otro lado son los más sensibles a los cambios en la disponibilidad de agua, pues ésta determina procesos como el establecimiento, crecimiento

y reproducción, el ciclo de nutrientes y la productividad (Noy-Meir 1973; Leith 1975; Sala & Lauenroth 1982; Lloret *et al.* 2004; Padilla & Pugnaire 2007).

Los modelos más ampliamente aceptados predicen un incremento en la precipitación media global de alrededor de un 7% a lo largo de este siglo (IPCC 2001). Pero ese incremento no va a ser general, sino que mientras que ése es el aumento previsto para trópicos y altas latitudes, en latitudes subtropicales se prevé una disminución de las precipitaciones (IPCC 2001). Además, diversos modelos de circulación general de la atmósfera predicen una mayor frecuencia de eventos de precipitación extremos, un menor número de días de lluvia, y períodos de sequía más largos (IPCC, 2001; Rind *et al.*, 1989; Easterling *et al.* 2000). Si bien las previsiones para muchas regiones geográficas continúan siendo ambiguas y los modelos parecen incapaces de hacer predicciones certeras sobre la magnitud y la dirección del cambio en la precipitación para escalas más pequeñas o de interés para la actividad biológica (Weltzin *et al.* 2003), si hay seguridad en que se van a producir alteraciones en los regímenes de precipitación de muchas regiones. La comunidad científica debe considerar las consecuencias de un abanico de posibles futuros escenarios climáticos, investigar sobre ellas y trasladar sus conclusiones a los gestores ambientales que deberían desarrollar estrategias para mitigar al menos los impactos más negativos de los escenarios más probables sobre los ecosistemas naturales y la sociedad humana (Weltzin *et al.* 2003).

Efectos sobre los ecosistemas

El aumento de la temperatura de la atmósfera y la menor disponibilidad de agua afectan al crecimiento de las plantas (Buckland *et al.* 1997; Dunnet *et al.* 1998; Gordon *et al.* 1999) y pueden afectar a las interacciones entre ellas (Armas, 2004; Armas & Pugnaire 2005), por lo que la composición de la comunidad y su diversidad son susceptibles de verse alteradas (Lloret *et al.* 2004). Dado que la vegetación es vulnerable a estos factores de estrés, la estabilidad del ecosistema se ve reducida, por lo que la evaluación de los impactos del cambio ambiental sobre

un ecosistema a menudo se llevan a cabo midiendo los efectos sobre el crecimiento y la fisiología de las plantas.

Los procesos edáficos son igualmente sensibles al cambio climático (Emmett *et al.* 2004), debido a que los cambios de temperatura y de disponibilidad hídrica afectan la tasa de descomposición de la materia orgánica (Ågren *et al.* 1996; Austin & Vivanco 2006), las tasas de mineralización del nitrógeno en el suelo (Chapin *et al.* 1995; Hart & Perry 1999; Lükewille & Wright 1997) o procesos como la nitrificación (Verbug *et al.* 1999; Austin *et al.* 2004). La mineralización hace que los nutrientes sean asimilables por las plantas, por lo que puede producirse un efecto directo sobre el crecimiento y la productividad del ecosistema. Sin embargo, trabajos recientes muestran que el esperado mayor crecimiento de las plantas con la temperatura se ve contrarrestado cuando coinciden varios factores de cambio (Cramer *et al.* 2001).

Las poblaciones de microorganismos del suelo se verán también profundamente afectadas por los cambios en los regímenes de precipitación, ya que variaciones en las condiciones ambientales les afectan directamente, y cualquier modificación en la estructura de las comunidades de microorganismos tendrá una respuesta directa en las comunidades vegetales (Staddon *et al.* 2002). Además de cambios de estructura (afectando al número de especies y sus proporciones relativas), los efectos sobre los microorganismos del suelo pueden afectar a la capacidad de almacenamiento de carbono (C), pudiendo pasar los suelos semiáridos de sumidero neto de C a emisor (Huxman *et al.* 2004).

El cambio climático puede, pues, originar una cascada de modificaciones en los ecosistemas actuales, dando lugar a la disminución de la productividad, la pérdida de especies por modificación de sus requerimientos ambientales y por el aumento de invasiones biológicas, fuertes modificaciones de los regímenes hídricos, mayor frecuencia de incendios y mayores tasas de erosión.

En definitiva, el cambio climático acentuará las condiciones de sequía, pero también alterará los patrones estacionales de distribución de lluvia, lo que puede tener efectos importantes a corto, medio y largo plazo en el funcionamiento de los ecosistemas. Los efectos

sobre los ciclos del agua, del carbono o del nitrógeno pueden fácilmente traducirse en cambios en la composición de especies y en la estructura de los ecosistemas, con efectos de momento desconocidos, por tanto el estudio de estos procesos a diferentes escalas temporales se hace indispensable.

Objetivo general

En este marco de estudio y mediante este trabajo de investigación, pretendo estudiar con diferentes diseños experimentales las consecuencias del cambio climático sobre la vegetación de los ecosistemas semiáridos. Me centro concretamente en cómo afectarán a las comunidades vegetales semiáridas las variaciones esperadas por los modelos climáticos en el régimen de precipitación. Estas variaciones incluyen una reducción en la precipitación anual y una mayor frecuencia de eventos extremos con menor número de días de lluvia junto a una menor precipitación en primavera y otoño y mayor en invierno. El objetivo principal de este estudio es, por tanto, evaluar experimentalmente los cambios funcionales y estructurales que se pueden producir en los ecosistemas mediterráneos semiáridos a corto y medio plazo en respuesta a modificaciones del régimen de precipitación. Adicionalmente, se pretende proporcionar datos que posibiliten una evaluación del riesgo para los ecosistemas arbustivos mediterráneos y proporcionar guías para una mejor gestión de los impactos del cambio climático.

La tesis en 5 capítulos

Los resultados que presento en este trabajo de investigación han sido organizados en 5 capítulos en formato de artículos. Sin embargo, la información y conclusiones de cada uno de ellos son complementarios y nos ayudan a entender los resultados globalmente.

Para alcanzar los objetivos se hacen necesarios trabajos de campo que comporten la manipulación de la precipitación de una forma realista y sin producir artefactos. Para ello he usado estructuras de exclusión de la precipitación (**Capítulos 1 y 2**), que son herramientas muy útiles para manipulaciones experimentales de los patrones de lluvia (Fay et al., 2000). He pretendido llevar a cabo las manipulaciones sin afectar otras variables ambientales (radiación,

velocidad del viento, humedad relativa), de forma que se evitaran los inconvenientes a que dan lugar con frecuencia las tecnologías utilizadas en la mayoría de estudios (Beier et al., 2004).

El mayor ensayo de campo de este tipo en el que el he estado implicado ha sido en un proyecto de investigación financiado por el MEC (ref. CGL2004-00090, CGL2007-63718 BOS; **Capítulo 1**) en el que mediante un diseño experimental original hemos pretendido evaluar la repuesta de la vegetación semiárida a cambios en la distribución temporal y el tamaño de los eventos de lluvia. Hemos aumentado la precipitación en un 30% en invierno sin variar la frecuencia de eventos de precipitación, pero sí la torrencialidad de éstos. Simultáneamente, para no variar la cantidad total anual, se redujo la precipitación de primavera y otoño aproximadamente en el 15%. Además, la cantidad total de lluvia se ha visto reducida en un 30%.

Desde 2003, junto a la elaboración de los contenidos y líneas de trabajo de este proyecto, y por tanto de mi tesis doctoral, abordé el diseño y la construcción de las estructuras para la manipulación de los patrones de lluvia, elemento fundamental para el desarrollo del proyecto. Durante 2004 completé la instalación, colocando sensores de humedad y temperatura en cada una de las estructuras para controlar las variaciones microclimáticas entre los distintos tratamientos. Junto a esto se acondicionaron los automatismos que controlan el sistema y los métodos de recogida de la precipitación excluida llevando a cabo una intensa puesta a punto para el correcto funcionamiento de todo el sistema. En enero de 2005 comenzó oficialmente el experimento. Desde entonces he continuado con el mantenimiento y mejora de los sistemas de exclusión y redistribución de la precipitación ya que debido a las características extremas del clima en la zona de trabajo el desgaste de todo el equipo en el campo es importante. Además, he recogido datos que confirman tanto la efectividad del sistema de exclusión y redistribución de lluvia como el mínimo efecto en temperatura y radiación solar producido por el diseño experimental. Durante 2006 y 2007 tomé algunas medidas ecofisiológicas (F_v/F_m , SLA, RWC, etc) sobre las especies arbustivas y anuales dominantes, así como otras para identificar cambios en la composición o cobertura de especies (fotografías, NDVI, etc) y llevé a cabo medidas para indagar los procesos a nivel de suelo (análisis de suelos y de respiración).

De manera paralela al trabajo desarrollado en este proyecto de resultados a medio-largo plazo, he realizado otros ensayos de campo e invernadero con resultados complementarios al proyecto principal y que ofrecerán información más a corto plazo (**Capítulos 2-5**).

Así, en colaboración con otros investigadores de la Estación Experimental de Zonas Áridas, llevamos a cabo entre octubre 2005 y junio 2006 un nuevo experimento sobre patrones de lluvia sobre vegetación natural (**Capítulo 2**). En este caso se pretendía estudiar el efecto de la variación del número de eventos de precipitación y la cantidad sobre la comunidad de anuales de zonas semiáridas en 3 sitios diferentes para así cubrir la práctica totalidad de comunidades anuales en el SE ibérico. Para ello se construyeron unos nuevos sistemas de exclusión de precipitación más sencillos y que nos permitieron evaluar las diferencias de productividad y diversidad de estas 3 comunidades a la combinación de patrones de lluvia propuestos.

Además he llevado a cabo varios ensayos en condiciones controladas (para contrastar y completar los resultados de campo; **Capítulos 3 y 4**). Realicé un doble experimento (**Capítulo 3**) en el que analicé tanto los efectos de distintos patrones de lluvia (cantidad, estacionalidad y torrencialidad) como el retraso de las lluvias otoñales sobre el banco de semillas de la zona de trabajo. Semanalmente medí el número de especies y de individuos por especie, biomasa y fenología. Junto a este, desarrollé un experimento en invernadero (**Capítulo 4**) con una sola especie arbustiva en la que analicé la respuesta de la fenología de flores y frutos y el éxito reproductivo a cambios en la frecuencia del suministro de agua sin cambiar la cantidad total.

Como complemento a la investigación sobre la respuesta de la vegetación a las manipulaciones de la precipitación, he realizado un experimento sobre vulnerabilidad al embolismo (**Capítulo 5**). Con él pretendía conocer qué especies son más sensibles a futuros escenarios hídricos (precipitación-sequía) y si las diferencias en vulnerabilidad corresponden con algún carácter funcional o estructural de esas especies.

Aporte que supone en el campo científico correspondiente

Aunque existe cierta incertidumbre respecto a las consecuencias del cambio climático a nivel local, a nivel global las predicciones son indiscutibles (IPCC 2001). Ya se van

entendiendo las posibles respuestas de la vegetación (Cramer *et al.* 2001), y los resultados experimentales las van confirmando: en trabajos en los que se ha estudiado el efecto de la reducción de la precipitación sí se han encontrado efectos sobre diferentes procesos en especies perennes. Sirvan de ejemplo los trabajos de Peñuelas *et al.* 2004; Lloret *et al.* 2004; Llorens *et al.* 2003; poco se sabe, sin embargo, de los cambios estacionales, y menos aún sobre especies perennes (Knapp *et al.* 2002). Es de esperar, no obstante, una resiliencia de las comunidades en ambientes semiáridos a las perturbaciones climáticas: en algunos trabajos no se han detectado cambios como respuesta a las manipulaciones impuestas hasta 4 años después del inicio del tratamiento (Bates *et al.*, 2006).

Los antecedentes de tipo experimental son escasos, pues manipulaciones como las propuestas se han llevado a cabo en muy contadas ocasiones (por ejemplo, Knapp *et al.* 2002). Sin embargo, hay numerosos indicios de cómo puede responder la vegetación de ecosistemas semiáridos a los cambios de precipitación (por ejemplo, Armas & Pugnaire 2005 y Pugnaire *et al.* 2006).

La mayoría de los estudios sobre cambio climático se han llevado a cabo en ecosistemas templados del hemisferio norte y en la región ártica, pero las respuestas pueden ser muy diferentes en ecosistemas cálidos y secos más meridionales (Llorens *et al.*, 2003). Además, son muy escasos los trabajos que han abordado la modificación de los patrones de lluvia, y ninguno en la región mediterránea. El interés de este proyecto no reside únicamente en la importancia de proporcionar predicciones locales, sino que puede tener repercusión global. A esto hay que añadir que el diseño experimental que hemos realizado es bastante novedoso, e implica desarrollos técnicos importantes.

Este proyecto nos proporciona un mejor conocimiento de los cambios funcionales y estructurales de los ecosistemas mediterráneos en respuesta a un clima más árido, y permitirá, por tanto, una mejor evaluación del riesgo que corren ante el cambio climático así como mejorar su gestión y conservación. Los resultados ayudarán, además, a cumplir los mandatos de convenciones como la de la Biodiversidad de Río de Janeiro en 1992 o el Protocolo de Kyoto de

1997, que incluyen la evaluación y reducción de las emisiones de gases invernadero y la preservación de la diversidad.

Referencias

- Ågren GI, Kirschbaum MUF, Johnson DW, Bosatta E (1996). Ecosystem Physiology – Soil Organic Matter. In: Breymeyer *et al.* (eds) *Global change: Effects on Coniferous Forests and Grasslands*. SCOPE n° 56. Wiley.
- Armas C, Pugnaire FI (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semiarid plant community. *Journal of Ecology*, **93**: 978-989.
- Armas C (2004). Interacciones entre plantas superiores en ambientes semiáridos: Mecanismos y consecuencias. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Austin AT, Vivanco L (2006). Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, **442**: 555-559.
- Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 221-235.
- Bates JD, Svejcar T, Miller RF, Angell RA (2006). The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation. *Journal of Arid Environments*, **64**: 670-697.
- Beier C, Emmett B, Gundersen P *et al.* (2004). Novel Approaches to Study Climate Change Effects on Terrestrial Ecosystems in the Field: Drought and Passive Nighttime Warming. *Ecosystems*, **7**: 583-597.
- Buckland SM, Grime JP, Hogson JG (1997). A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England. *Journal of Ecology*, **85**: 875-882.
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA (1995). Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, **76**: 694-711.
- Cramer W *et al.* (2001). Carbon balance of the terrestrial biosphere in the twentieth century. *Global Biogeochemical Cycles*, **15**: 183-206.

- Dunnet NP, Willis AJ, Hunt R, Grime JP (1998). A 38 years study if relations between weather and vegetation dynamics in road verges near Bibury, Gloucestershire. *Journal of Ecology*, **86**: 610-623.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO (2000). Climate extremes: Observations, modeling and impacts. *Science*, **289**: 2068-2074.
- Emmett BA, Beier C, Estiarte M *et al.* (2004). The response of soil processes to climate change: Results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. *Ecosystems*, **7**: 625-637.
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000). Altering Rainfall Timing and Quantity in a Mesic Grassland Ecosystem: Design and Performance of Rainfall Manipulation Shelters. *Ecosystems*, **3**: 308-319.
- Gordon C, Woodin SJ, Alexander IJ, Mullins CE (1999). Effects of increased temperature, drought and nitrogen supply on two upland perennials of contrasting functional type: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum*. *New Phytologist*, **142**: 243-258.
- Hart SC, Perry DA (1999). Transferring soil from high to low elevation forests increases nitrogen cycling: climate change implications. *Global Change Biology*, **5**: 23-32.
- Huxman TE, Snyder KA, Tissue D *et al.* (2004). Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 254-268.
- IPCC (2001). Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in Mesic Grassland. *Science*, **298**: 2202-2205.
- Koch GW, Mooney H.A (1996). Carbon dioxide and terrestrial ecosystems. San Diego: Academic Press.
- Leith H (1975). Modeling the primary productivity of the world. In: Leith H, Whittaker RH, (eds), *Primary productivity of the biosphere*. Berlin: Springer-Verlag.

- Lükewille A., Wright RF (1997). Experimentally increased soil temperature causes release of nitrogen at a boreal forest catchment in southern Norway. *Global Change Biology*, **3**: 13-21.
- Llorens L, Peñuelas J, Estiarte M (2003). Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions, *Physiologia Plantarum*, **119**: 231- 243.
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global change biology*, **10**: 248-258.
- Noy-Meier I (1973). Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual review of ecology and systematics*, **4**: 23-51.
- Padilla FM, Pugnaire FI (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, **21**: 489-495.
- Peñuelas J, Gordon C, Llorens L *et al.* (2004). Nonintrusive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought among Sites, Seasons, and Species in a North-South European gradient. *Ecosystems*, **7**: 598-612.
- Pugnaire FI, Luque MT, Armas C, Gutiérrez L (2006). Factors affecting shrub colonization in semi-arid Southeast Spain. *Journal of Arid Environments*, **65**: 591-603.
- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989). Change in climate variability in the 21st century. *Climatic Change*, **14**: 537.
- Sala OE, Lauenroth WK (1982). Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**: 301-304.
- Shaver GR *et al.* (2000). Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *Bioscience*, **50**: 871-882.
- Staddon PL, Heinemeyer A, Fitter AH (2002). Mycorrhizas and global environmental change: research at different scales. *Plant and Soil*, **244**: 253-261.
- Verbug PSJ, Van Dam D, Hefting MM (1999). Microbial transformations of C and N in a boreal forest floor as affected by temperature. *Plant Soil*, **208**: 187-197.

Vitousek PM (1994). Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology*, **75**:1861-1876.

Weltzin JF *et al.* (2003). Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *Bioscience*, **53**: 941-952.

Capítulo 1

*Experimentos a largo plazo para el estudio de
distintos patrones de lluvia en un ecosistema
semiárido*

CAPÍTULO 1

EXPERIMENTOS A LARGO PLAZO PARA EL ESTUDIO DE DISTINTOS PATRONES DE LLUVIA EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO.

Resumen

La estructura y función de los ecosistemas semiáridos está fuertemente influenciada por la naturaleza de la lluvia que ellos reciben. La cantidad de precipitación es sin duda importante, pero también lo es la distribución estacional de dicha precipitación. Esta dependencia es aún más importante a la luz de las predicciones de los modelos de cambio climático para los próximos años. Estos modelos climáticos prevén una reducción en la precipitación anual y una mayor frecuencia de eventos extremos con un menor número de días de lluvia junto a una menor precipitación en primavera y otoño y mayor en invierno. El estudio de las consecuencias de estos cambios de precipitación sobre los ecosistemas no ha recibido mucha atención por parte de la comunidad científica, y menos aún en ecosistemas semiáridos. Nosotros hemos evaluado el efecto de una reducción en las precipitaciones y un cambio en la distribución estacional de las lluvias sobre un ecosistema mediterráneo semiárido del SE de España mediante la instalación de 16 estructuras automatizadas de exclusión parcial de la precipitación de 2x3m cada una. Se ofrecen datos sobre la efectividad de estas estructuras excluyendo la lluvia y alterando la humedad del suelo, así como de su mínimo impacto sobre las variables micrometeorológicas. Se presentan además resultados de los primeros años del proyecto en los que no se ha localizado ningún tipo de respuesta de los procesos de la vegetación y suelo a las variaciones de precipitación provocadas. De cualquier modo este tipo de estructuras se muestran como una aproximación muy interesante para el estudio de las consecuencias de estos cambios climáticos sobre los ecosistemas semiáridos.

Introducción

Como consecuencia del cambio climático debido a modificaciones en la composición de la atmósfera, y a los cambios de uso del suelo, se están produciendo grandes alteraciones en el funcionamiento y estructura de los ecosistemas que afectan fundamentalmente a la productividad, al régimen hídrico y a la diversidad biológica. Es de esperar, además, que estos cambios resultantes de la actividad humana se intensifiquen en un futuro inmediato (Sala *et al.* 1999).

El cambio climático que estamos sufriendo está dando lugar a profundos efectos en los ecosistemas terrestres (Rustad & Norby 2002; Fay *et al.* 2000). Un elemento muy importante y todavía casi inexplorado son sus efectos sobre los patrones de precipitación, que pueden tener múltiples efectos en numerosos procesos biológicos (Fay *et al.* 2000), pues pueden afectar al ciclo de nutrientes, al crecimiento de las plantas, las dinámicas de poblaciones y comunidades, a la composición de especies, etc.

Entre los principales efectos se encuentra un aumento en la variabilidad de los regímenes de lluvia, así como el calentamiento atmosférico (IPCC 2001). Diversos modelos de Circulación General de la atmósfera predicen una mayor frecuencia de eventos de precipitación extremos, un menor número de días de lluvia, y un período intermedio de sequía más largo (IPCC 2001; Rind *et al.* 1989).

La estructura y función de los ecosistemas terrestres son vulnerables a estos cambios hidrológicos, con independencia de los relacionados con la precipitación anual total (IPCC 2001; Mearns *et al.* 1997; Knapp *et al.* 2002). Por tanto el análisis de las consecuencias del cambio climático no debe depender de escenarios basados solamente en medias climáticas (Katz & Brown 1992), sino que debe incorporar las modificaciones estacionales previstas en cuanto a tamaño y frecuencia de eventos (Mearns *et al.* 1997) para predecir con alguna fiabilidad la respuesta de los ecosistemas a regímenes de lluvia más o menos secos. Si a esto añadimos que la mayoría de los modelos predicen una mayor aridez en la Cuenca Mediterránea, ya realmente muy vulnerable a la disponibilidad de agua (Llorens *et al.* 2003; Larcher 2000), el estudio de las

posibles consecuencias de estos cambios de precipitación sobre la vegetación es de vital importancia.

Los ecosistemas mediterráneos son menos conocidos y más variables que otros, como los de zonas templadas, porque han sido menos estudiados y son más diversos. Junto a una gran variabilidad climática y una gran complejidad topográfica, presentan unos marcados gradientes en los usos del suelo y de disponibilidad de agua, y una gran biodiversidad. Por todo ello son especialmente sensibles al cambio climático. Las predicciones generadas por modelización indican que los ecosistemas arbustivos mediterráneos serán muy vulnerables al incremento de la temperatura y a la reducción de la disponibilidad de agua (Usodomenech *et al.* 1995).

La predicción, sin embargo, se hace extremadamente compleja a nivel regional. Al contrario del incremento de CO₂, que ocurre de una manera uniforme en toda la geografía terrestre, el cambio climático es fuertemente dependiente de la localidad. En los ecosistemas mediterráneos el calentamiento ya se está produciendo y ocurre más de noche que de día (Easterling *et al.* 1997), lo mismo que en muchas otras regiones. Sin embargo, y al contrario que en el norte de Europa, las precipitaciones han disminuido por término medio un 20% durante el siglo XX, aunque no en todas las localidades (Piñol *et al.* 1998; Esteban-Parra *et al.* 1998). Así por ejemplo para Almería se espera para el siglo XXI una situación de condiciones sensiblemente más secas que las correspondientes al período 1961-1990. Resultados de diversos estudios sugieren un aumento de la precipitación invernal, fundamentalmente causado por un cambio en la frecuencia de sucesos de alta intensidad (Frei *et al.* 1998), lo cual significa un aumento de la torrencialidad que, unido a la disminución de las precipitaciones primaverales y otoñales, puede tener importantes consecuencias para el entorno, acelerando, por ejemplo, los procesos de desertificación en zonas ya de por sí áridas (Rodrigo 2002).

Esta menor disponibilidad general de agua limitaría aún más la productividad del ecosistema, pero los cambios de estacionalidad afectarán a la dinámica de algunas especies (principalmente perennes) que, incapaces de adaptarse a las nuevas condiciones, pueden llegar a desaparecer localmente. Así, la germinación de semillas en otoño se puede ver notablemente reducida, por lo que las poblaciones de algunas especies verán reducido su reclutamiento y

pueden desaparecer a medio plazo. La aceleración de los cambios implica que se rompa el ciclo regenerativo y que se pierda riqueza específica, pues sólo las especies con amplia tolerancia ambiental podrían responder a las nuevas situaciones ecológicas (Cramer *et al.* 2001; Jump & Peñuelas 2005).

En definitiva, el cambio climático acentuará las condiciones de sequía, pero también alterará los patrones estacionales de distribución de lluvia, lo que puede tener efectos importantes a corto, medio y largo plazo en el funcionamiento de los ecosistemas. Los efectos sobre los ciclos del agua, del carbono o del nitrógeno pueden fácilmente traducirse en cambios en la composición de especies y en la estructura de los ecosistemas, con efectos de momento desconocidos.

La mayoría de los estudios sobre cambio climático se han llevado a cabo en ecosistemas templados del hemisferio norte y en la región ártica, pero las respuestas pueden ser muy diferentes en ecosistemas cálidos y secos más meridionales (Llorens *et al.* 2003). Además, son muy escasos los trabajos que han abordado la modificación de los patrones de lluvia, y ninguno en la región mediterránea.

Para comprender y predecir cómo el cambio climático afectará los ecosistemas son necesarios estudios de campo que comporten la manipulación de la precipitación del ecosistema de una forma realista y sin producir artefactos. El efecto de la frecuencia y la cantidad de precipitación ha sido raramente evaluado experimentalmente en campo. La mayoría de los estudios de esta naturaleza han sido observacionales, comparando cambios en la composición de especies a lo largo de varios años, en lugar de manipular la precipitación (Svejcar *et al.* 1999). Las estructuras de exclusión de la precipitación son herramientas muy útiles para manipulaciones experimentales de los patrones de lluvia (Fay *et al.* 2000). Estas estructuras pueden concedernos una flexibilidad considerable a la hora de hacer manipulaciones de lluvia. Así “techos” sencillos pueden darnos un control sobre la duración de la sequía. Estructuras más elaboradas pueden incluir sistemas de riego (Arkin *et al.* 1976; Ries & Zachmier 1985; Miller *et al.* 1991; Svejcar *et al.* 1999) que permiten controlar la frecuencia diaria, semanal o estacional y la extensión de los períodos húmedos y secos, independientemente de los patrones de lluvia

ambiente. El uso de sistemas de exclusión de lluvia además permite elegir el diseño experimental y la ubicación de las parcelas, así como la posibilidad de llevar a cabo manipulaciones experimentales a largo plazo (Fay *et al.* 2000).

Numerosos diseños de sistemas de exclusión de lluvia fijos y móviles han sido descritos en la bibliografía. Estos varían desde pequeñas estructuras fijas diseñadas para excluir la precipitación sobre las raíces de una sola planta (Jacoby *et al.* 1988) a estructuras móviles construidas para cubrir hasta 700m² (Martin *et al.* 1988).

Hay algunos criterios básicos de diseño aplicables a todas las estructuras de exclusión de lluvia, la principal es que deben ser efectivos en su papel de evitar la precipitación, pero además deben causar la menor alteración de las condiciones microclimáticas, deben resistir condiciones meteorológicas adversas, e ir acompañadas de algún mecanismo para controlar el movimiento del agua de escorrentía e infiltrada (Fay *et al.* 2000; Foale *et al.* 1986; Hatfield *et al.* 1990). Los “techos” móviles son normalmente grandes estructuras de metal o fibra de vidrio montadas en rieles (Upchurch *et al.* 1983; Dugas & Upchurch 1984; Ries & Zachmeier 1985; Kuja *et al.* 1986; Martin *et al.* 1988; Miller *et al.* 1991) que se desplazan sobre la parcela experimental sólo mientras está lloviendo. El resto del tiempo ocupan un espacio de igual tamaño junto a la parcela. Esto dobla el espacio necesario para el experimento y a menudo requieren una costosa infraestructura de mecanismos de control y automatismos. Otros, por contra, solucionan este problema de espacio plegando o enrollando la superficie de exclusión cuando la lluvia cesa (Beier *et al.* 2004). La gran ventaja de estas estructuras móviles es el mínimo efecto microclimático que tiene sobre la vegetación y el suelo, ya que estas cubiertas están sobre la parcela de estudio solo durante una pequeña parte del tiempo (Dugas & Upchurch 1984). Los grandes sistemas de exclusión móviles han sido usados frecuentemente en investigaciones agrarias. Ya que los ecosistemas naturales son a menudo mucho más variables que los sistemas agrarios en cuanto a características del suelo, vegetación, etc., un adecuado número de réplicas es necesario para detectar con certeza el efecto de los tratamientos (Svejcar *et al.* 1999). La simpleza y bajo coste de construcción de las estructuras de exclusión de lluvia fijos, pueden permitir un número suficiente de réplicas (Fay *et al.* 2000). Sin embargo, el mayor

compromiso que tienen que superar es la existencia de efectos microclimáticos crónicos. Los efectos típicos de estas estructuras fijas incluyen aumentos en la temperatura del aire, disminuciones en la radiación solar, viento y déficit de presión de vapor (Dugas & Upchurch 1984; Jacoby *et al.* 1988; Kvien & Branch 1988; Clarck & Reddell 1990; Huang *et al.* 1994; Hudak & Patterson 1996). Incluso cuando estas estructuras fijas son diseñadas para minimizar estos efectos, deben de ir acompañadas de replicas de control sin cubrir para evaluar los impactos de las estructuras (Fay *et al.* 2000).

Material y Métodos

En este estudio hemos llevado a cabo las manipulaciones sobre la precipitación predichas por los modelos de cambio climático mediante un sistema que disminuye la perturbación de las condiciones ambientales (luz, velocidad del viento, temperatura) que provocan tecnologías utilizadas en otros estudios (Beier *et al.* 2004).

Para cuantificar el impacto del incremento en la variabilidad intraanual de la precipitación en un ecosistema intacto, se alteró la distribución temporal y el tamaño de los eventos de lluvia, además de modificar la cantidad anual total de lluvia. Se combinaron dos factores:

1. Reducción de un 30% de la precipitación anual total manteniendo la distribución temporal actual.
2. Alteración de los patrones estacionales de lluvia, aumentando en un 30% la lluvia en invierno, sin variar la frecuencia de los eventos de precipitación, pero sí la torrencialidad de estos, tal y como auguran los modelos de cambio climático. Por otro lado, se reducirá la precipitación de primavera y otoño aproximadamente en un 15%.

El experimento tiene un diseño factorial con dos factores, cantidad anual de lluvia y distribución estacional, que dan lugar a cuatro tratamientos, uno con las condiciones actuales de precipitación y distribución estacional; otro en el que alteramos la cantidad anual pero no la distribución estacional; un tercero en el que sólo cambiaremos la distribución estacional (aumentándola en invierno y disminuyéndola en otoño y primavera); y, por último, una

combinación de ambos, disminuyendo la cantidad total anual y la distribución estacional, respondiendo a las predicciones (Knapp *et al.* 2002; Mearns *et al.* 1997; IPCC 2001).

Sistema de exclusión de precipitación

Está formado por una estructura metálica (tubo de acero galvanizado de 40 mm) rectangular de 2 x 3 m, suspendida por 4 patas del mismo material a una altura media de 1,10 m del suelo. En la estructura rectangular se insertan una serie de placas de policarbonato de 4 mm de grosor y 2 m de largo dobladas en “V” con un ángulo de 120°. La estructura rectangular y las placas de policarbonato funcionan a modo de tejado, con una inclinación aproximada de 20°. (Figura 1 y Foto1).

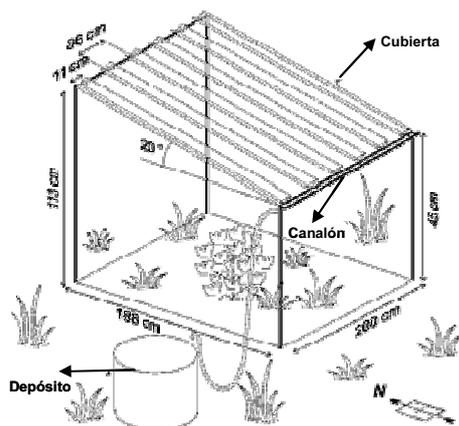


Figura 1.- Esquema de un sistema de exclusión de lluvia similar al construido. Las indicaciones métricas corresponden a las usadas originalmente por Yahdjian & Sala (2002).



Foto 1.- Fotografía de los sistemas de exclusión de lluvia instalados en las proximidades de Tabernas, en terrenos de la Plataforma Solar de Almería. Las láminas están en posición de interceptar la lluvia.

Las placas de policarbonato poseen un mecanismo de giro sobre un eje metálico, de manera que están situadas con el vértice de la “V” mirando al suelo durante los eventos de lluvia, y en posición vertical cuando deja de llover; así conseguimos que las perturbaciones sean mínimas, puesto que las condiciones ambientales permanecen muy cercanas a las naturales. El movimiento de las placas es controlado por un sistema automático que acciona un detector de lluvia creado y diseñado en nuestro centro (Foto 2).



Foto 2.- Detalles de instalación del sistema automático que controla el movimiento de las bandas de policarbonato. a) Controlador del sistema. b) Detalle pantalla LCD. c) Motor que controla el movimiento en cada sistema de exclusión de lluvia.

TRATAMIENTO	OTOÑO		INVIERNO		PRIMAVERA		VERANO	
Reducción 30%	-30%	9 bandas de 11cm	-30%	9 bandas de 11cm	-30%	9 bandas de 11cm	-30%	9 bandas de 11cm
reducción 15% en otoño y primavera e incremento 30% en invierno	-15%	5 bandas de 10 cm	130%	Motor parado (interruptor off) + refuerzo con microtubos	-15%	5 bandas de 10 cm	100%	Motor parado (interruptor off)
combinación dos anteriores	-40%	9 bandas de 14 cm	-10%	5 bandas de 6,6 cm	-40%	9 bandas de 14 cm	-30%	7 bandas de 14 cm
control	100%	Nada	100%	Nada	100%	Nada	100%	Nada

Tabla 1.- Número y tamaño de las bandas de policarbonato usadas en cada tratamiento y estación. Nótese que los anchos de banda indicados corresponden a la banda una vez plegada en “V” con un ángulo de 120°, es decir es el ancho de exclusión real.

Para excluir las distintas proporciones de precipitación deseadas en los diferentes momentos del año se ha variado el número de bandas de policarbonato en cada estación (desde 5 a 9 bandas) y la anchura de las mismas (de 6 a 16 cm) adaptando ambas magnitudes en función del tratamiento experimental a cada momento del año (Tabla 1).

En la parte inferior de esta cubierta de láminas se sitúa una canaleta metálica que recoge el agua de lluvia excluida, que es conducida a un depósito individual (Figura 1 y Foto 1) para cada sistema de exclusión mediante un tubo transparente. Así, comparando el agua recogida en estos depósitos con la medida por pluviómetros instalados en la zona de estudio podemos conocer el porcentaje real de agua de lluvia excluida (Yahdjian & Sala 2002; Lloret *et al.* 2005).

Los depósitos escogidos fueron bidones metálicos de 230 l de capacidad a los que se practicó cerca de la base un agujero de 19 mm donde se enroscó una boquilla metálica con un tubo transparente de 95 cm, que se fijó por el otro extremo a la parte superior del depósito. En total se montaron 12 depósitos, uno en cada parcela. Al final de cada estación se medía y cotejaba la cantidad recogida con los datos de pluviometría de la zona (Consejería Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía) y se procedía a vaciar los depósitos mediante una bomba autoaspirante cuidando de verter el agua recogida lejos de las parcelas de estudio.



Foto 3.- Techos y microtubos usados para el refuerzo de lluvia durante el invierno en las parcelas sometidas a una alteración de la distribución estacional de la precipitación.

Para conseguir el incremento de lluvia durante el invierno en el tratamiento correspondiente (Tabla 1), se construyeron 4 techos rectangulares (1 por parcela) de 1,10 x 1,70 m y 1 m de altura usando acero galvanizado de 40 mm sobre el que se situó un panel transparente ondulado de poliéster (Uralita, NATURVEX, España) de 1,10 x 1.80 m, lo que supone el 30% de la superficie de la parcela en estudio (Foto 3). El agua recogida en esta superficie era conducida mediante 10 microtubos de 6,5 x 4,5 a la parcela. Se tuvo gran cuidado en asegurar la distribución homogénea del agua en el suelo.



Foto 4.- Vista general de los terrenos de la Plataforma Solar de Almería (Tabernas, Almería) y de la ubicación de los sistemas de exclusión de lluvia en ellos.

En febrero de 2004 se situaron 16 estructuras de exclusión de lluvia (4 replicas por tratamiento) en la Plataforma Solar de Almería (PSA; Tabernas, Almería), un lugar que reúne las características necesarias para este estudio (Foto 4).

Las 16 estructuras se instalaron con una orientación S-N, en la que la zona más alta estaba orientada al sur, y el canalón y la zona más baja de las bandas de policarbonato al norte, de manera que la sombra de todos los elementos de la estructura fuera mínima (Yahdjian y Sala, 2002). A efectos de duración, el experimento comenzó oficialmente en enero de 2005.

El área de la PSA (Foto 4) está a unos 45 km del litoral almeriense y a 500 m de altitud (37°5' N, 2°21' W); las precipitaciones rondan 250 mm/año y las heladas, posibles de noviembre a marzo, no son frecuentes, siendo la media de las mínimas del mes más frío de 3.8 °C; la media de las máximas del mes más cálido es 34.5 °C y la máxima absoluta 45.5 °C; se trata de un clima relativamente continental (14° de oscilación térmica diaria, en promedio). El suelo está formado por una notable proporción de arenas procedentes de micaesquistos con cuarcitas. Así en la PSA son características especies anuales silíceas como *Linaria nigricans* Lange, *Silene littorea* Brot., y otras más cosmopolitas como *Stipa capensis* Thunb., *Reichardia tingitana* (L.) Roth o *Bromus rubens* L. En cuanto a las perennes, destacan *Phagnalon saxatile* (L.) Cass., *Andryala ragusina* L., *Artemisia barrelieri* Bess. y *A. hispanica* Lam.

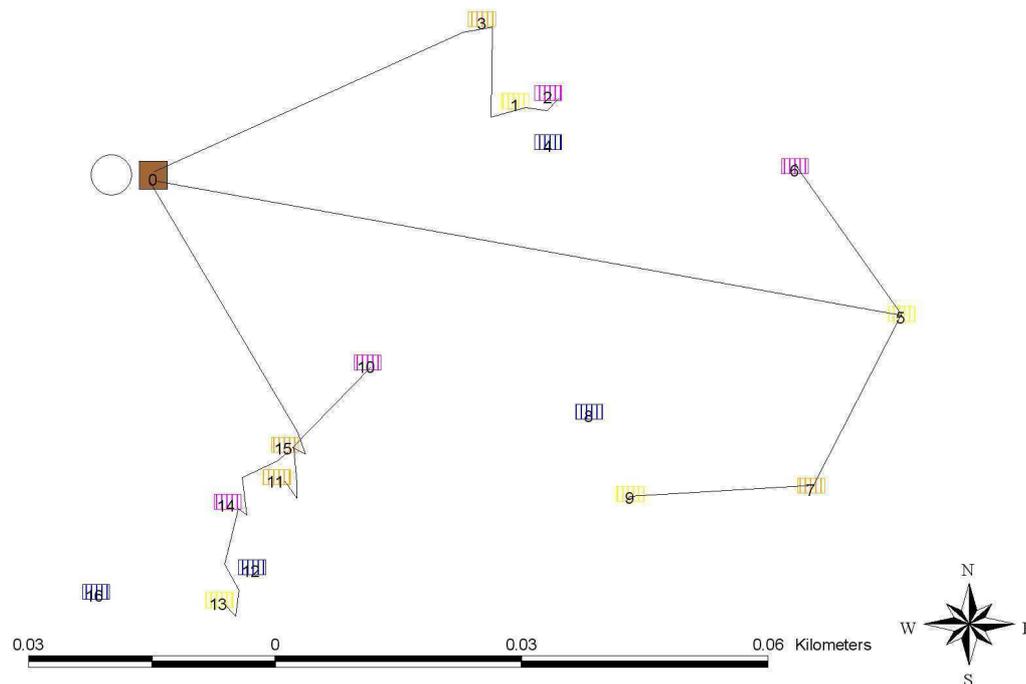


Figura 2.- Distribución de las 16 parcelas en los terrenos de la PSA. Las parcelas 1, 5, 9 y 13 corresponden a parcelas que sufren reducción en la cantidad; las número 2, 6, 10 y 14 están sometidas a cambios en la distribución estacional tal y como se han descrito; las numeradas como 3, 7, 11 y 15 sufren tanto una reducción en la cantidad como un cambio estacional; el resto (4, 8, 12 y 16) son las parcelas control. El número 0 indica la posición del controlador de lluvia. Las líneas rectas indican la distribución de cables de alimentación para los motores en el espacio.

Estas 4 especies perennes fueron elegidas para marcar la distribución de las 16 parcelas de estudio en el terreno (Figura 2), de manera que en cada parcela hubiera al menos un ejemplar de cada especie alejado de los bordes. Además en la zona hay algunos ejemplares de *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. y *Stipa tenacissima* L. aunque en menor número.

Mediciones realizadas

Características micrometeorológicas

Además de las medidas realizadas para cotejar el agua de lluvia excluida en cada una de las parcelas de estudio, se llevaron a cabo medidas para comprobar el efecto que sobre las condiciones micrometeorológicas podían tener los artefactos instalados para excluir la precipitación. Para ello desde septiembre de 2005 se registró estacionalmente durante 7-15 días la temperatura a nivel de suelo y la radiación solar en parcelas control, en parcelas con bandas de policarbonato instaladas, y en zonas de claro entre parcelas.

Estas variables se controlaron en otoño de 2005 (6-17 de octubre), invierno 2005 (25 de enero - 8 de febrero de 2006), primavera de 2006 (10-18 de mayo), verano 2006 (13-20 de septiembre), invierno de 2006 (19-27 de diciembre), primavera de 2007 (19-26 de marzo) y verano de 2007 (18-24 de junio). En cada una de estas ocasiones se colocaron 8 sondas de temperatura (Campbell Sci., Logan, USA) y 8 sensores de radiación PAR (SKP 215 PAR Quantum, Skye Instruments Ltd., Powys, UK) conectados a un registrador de datos CR-10X y a un multiplexor AM16/32 (Campbell Sci., Logan, USA), realizando medidas cada 30 segundos y conservando el valor medio cada 10 minutos. Tres de estas sondas y sensores se colocaron en el interior de una parcela control, otros 3 dentro de una parcela cubierta con bandas de policarbonato, y los otros 2 en zonas de claro entre parcelas. Tanto en las parcelas control como en las parcelas afectadas por la reducción de lluvia las sondas y sensores se colocaban bajo la perpendicular de los ejes de giro de las placas de policarbonato. Se compararon tanto los valores medios como los máximos y mínimos para ambas variables y para cada uno de los períodos de medida mediante ANOVA usando el paquete Statistica 6.0 (Statsoft Inc, Tulsa, USA).

Junto a estos sensores, entre marzo y abril de 2006 se colocaron en cada parcela dos psicrómetros tipo PST-55(-SF) de Wescor (Logan, USA) a 10 y 30 cm de profundidad en el centro de la parcela. Este tipo de sensores permitieron medir cada hora el potencial hídrico y temperatura en el suelo, usando como registrador de datos un CR-7 (Campbell Sci., Logan, USA). Ambas variables fueron medidas en periodos de 5-7 días en mayo de 2006 y en mayo y junio de 2007. En el caso de la temperatura del suelo se compararon tanto los valores medios como los máximos y mínimos para cada uno de los períodos de medida mediante una ANOVA factorial. Los datos de potencial hídrico del suelo fueron analizados mediante una ANCOVA usando la fecha de medida como covariable. Para ello previamente se calculó un valor medio por parcela para las dos profundidades, y a continuación un valor promedio diario por parcela. Para todos los análisis se empleó el paquete Statistica 6.0 (Statsoft Inc, Tulsa, USA).

Variables medidas sobre la vegetación

Para detectar diferencias en cobertura y productividad de la vegetación debidas a la alteración de los patrones de lluvia, se llevaron a cabo medidas del índice verde (*Normalised Difference Vegetation Index* o NDVI) a partir de los valores de reflectancia del rojo y el infrarrojo cercano con una cámara fotográfica (ADC, Dycam Inc., Chatsworth, CA, USA), un sistema muy adecuado para este tipo de medidas en ecosistemas arbustivos (White *et al.* 2000).

Se tomaron datos de cobertura en cada una de las parcelas y sobre 3 especies arbustivas presentes en las áreas de estudio. En ambos casos, por cada fotografía realizada con la cámara se tomaba también un blanco para poder hacer comparables los valores de NDVI, ya que el blanco nos permite calibrar todas las imágenes tomadas como si hubiesen sido registradas con la misma iluminación. Para evaluar la cobertura de la parcela se tomaron dos fotografías siempre en la misma posición, cubriendo el área central. Cada fotografía enmarcaba un área aproximada de 1 m². Se calculó el valor medio de las dos fotografías para el análisis. Para evaluar las 3 especies arbustivas (*Andryala ragusina*, *Artemisia barrelieri* y *Artemisia hispanica*) se tomó una fotografía de un individuo por especie en cada parcela. Además se tomaron medidas de la altura y de dos diámetros perpendiculares (Norte-Sur y Este-Oeste). Una vez descargadas y normalizadas las imágenes, se usaron distintos métodos para el cálculo de NDVI, incluyendo su valor para la fotografía completa (NDVI total), en 20 cuadraditos homogéneos y seleccionados aleatoriamente (NDVI medio), y también el NDVI en la zona central de la imagen. Tanto para la calibración como para los cálculos de NDVI se usaron los programas suministrados con la cámara (Briv32, Dycam Inc., Chatsworth, CA, USA).

Se tomaron también medidas de reflectancia con un radiómetro (Skye Instruments Ltd., Powys, UK), a partir de los valores registrados en los 660 nm (rojo) y 730 nm (infrarrojo cercano) para obtener otra medida de NDVI, calculada como $NDVI = (730 \text{ nm} - 660 \text{ nm}) / (730 \text{ nm} + 660 \text{ nm})$. Todas las medidas se realizaron dirigiendo el radiómetro verticalmente hacia abajo a una distancia aproximada de 50 cm sobre las plantas.

Los datos de NDVI fueron analizados mediante un análisis de la varianza de dos vías utilizando Statistica 6.0.

Para ver la respuesta de las especies anuales a las modificaciones de precipitación, en mayo de 2007 se tomaron muestras en cada una de las parcelas. Se cortaron a ras de suelo todos los individuos de *Stipa capensis* presentes en dos marcos de 10 x 10 cm lanzados al azar. Las plantas fueron pesadas inmediatamente en el campo (peso campo) y a continuación fueron etiquetados y colocados de pie en una cámara oscura y húmeda de PVC con sus extremos cubiertos de algodón saturado en agua. Tras 36 horas se obtuvo de nuevo el peso de cada una de las muestras (peso saturado) y pesadas de nuevo tras secarlas a 70 °C en una estufa con ventilación forzada durante 48 h. A partir de estas 3 pesadas se obtuvo el valor del contenido relativo en agua ($RWC = [\text{peso campo} - \text{peso seco}] / [\text{peso saturado} - \text{peso seco}]$).

De cada muestra se obtuvo también el número de individuos, su altura, peso total y biomasa media por individuo. Los valores obtenidos fueron usados para obtener la productividad media por parcela. Estos valores fueron analizados mediante ANOVA de dos vías y, a continuación, mediante ANCOVA usando como covariable el peso de las muestras tomadas en marcos de 10 x 10 cm alrededor de las parcelas, para controlar la variabilidad debida a la posición de cada parcela.

En un intento de recoger el estado fisiológico de las 4 especies perennes sometidas a alteraciones en los patrones de precipitación, en mayo de 2006 se llevaron a cabo medidas de fluorescencia de clorofilas in vivo, repitiéndolas en mayo de 2007. Se usaron *A. barrelieri*, *A. hispanica* y *Andryala ragusina*, así como una especie anual muy común en la zona, *Stipa capensis*. Se midió la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII) mediante la razón F_v/F_m . Este parámetro se mide en condiciones de oscuridad cuando el sistema fotoquímico está totalmente relajado y representa una medida de la capacidad potencial del PSII para realizar trabajo fotoquímico. Se consideran valores óptimos para la mayoría de las especies entre 0.82 y 0.84 (Martínez-Ferri 1999). Valores por debajo de este rango se interpretan como indicadores de fotoinhibición crónica (Long *et al.* 1994; Adams *et al.* 1995) mostrando que la planta ha estado sometida a estrés (Maxwell y Johnson, 2000). Las medidas se llevaron a cabo por la mañana (6:30-8 GMT) sobre 1 individuo de cada especie en cada parcela, salvo para *Stipa capensis* en la que se tomaron medidas sobre 2 individuos. Las hojas se mantuvieron en oscuridad durante 30

minutos y se usó un fluorímetro de inducción (PEA, Hansatech, Kings Lynn, UK). Los datos obtenidos para cada año y especie fueron analizados mediante ANOVA.

Simultáneamente se tomaron muestras foliares de *Andryala ragusina* para el cálculo del Área Específica Foliar una (SLA), variable que tiene una buena correlación con la tasa de crecimiento relativo del individuo y con la tasa máxima de fotosíntesis (Cornelissen *et al.* 2003). Se seleccionó un individuo en cada parcela al que se le cortaron dos hojas. Se intentó seguir el mismo criterio para la selección de las hojas de todos los individuos (posición dentro del individuo, aspecto, tamaño, libres de daños por herbivoría o patógenos, etc.). Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde fueron escaneadas y procesadas con el programa *MideBMP* v.4.2. (Ordiales-Plaza 2000) para el cálculo del área foliar. Tras este paso fueron secadas durante 48 h a 70 °C y pesadas. Los datos de SLA para cada año fueron analizados mediante ANOVA.

Variables del suelo

En mayo de 2007 se extrajo suelo para realizar diferentes análisis. Las muestras (cilindros de 195 cm³) se introdujeron en recipientes estériles que fueron sellados con parafilm y cinta de precinto y conservados en una nevera portátil hasta llegar al laboratorio. Una de las muestras fue congelada para su posterior uso, mientras que otra fue pesada inmediatamente en el laboratorio, secada en una estufa ventilada durante 5 días a 70° C y pesada de nuevo para calcular la humedad gravimétrica. Después, la muestra fue enviada al Laboratorio Agroalimentario de Atarfe (Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía) donde se llevaron a cabo análisis, incluyendo fósforo asimilable, materia orgánica oxidable, nitrógeno total, pH, potasio asimilable, salinidad, y textura (arcilla, arena y limo). Los datos de suelo fueron comparados mediante ANOVA.

También llevamos a cabo medidas de respiración del suelo, que proporcionan los principales flujos de carbono desde el ecosistema a la atmósfera y son un componente muy importante del balance global de carbono (Schimel 1995). Las tasas de respiración del suelo son muy sensibles a la temperatura y a los contenidos de humedad, por tanto futuros cambios

pueden alterar el flujo de CO₂ y la capacidad de almacenamiento del suelo (Jenkinson *et al.* 1991; Harper *et al.* 2005). Sin embargo, los procesos en suelos sometidos a sequía, y en concreto los Mediterráneos, han recibido poca atención (Raich & Schlesinger 1992; West *et al.* 1994; Raich & Potter 1995). No obstante, y aunque los ecosistemas áridos no tengan mucha relevancia en términos relativos por la cantidad de carbono acumulado, ocupan un tercio de la superficie emergida (Emanuel *et al.* 1985) y son tremendamente vulnerables al cambio climático (West *et al.* 1994), por lo que en términos absolutos son muy importantes. Parece además que en estos ecosistemas el número de eventos lluviosos durante el verano puede jugar un papel fundamental para determinar el intercambio neto de carbono anual, por lo que los cambios previstos de precipitación podrían tener mayores efectos que el aumento de temperatura sobre la respiración y, por tanto, sobre el balance de carbono en ecosistemas mediterráneos (Rey *et al.* 2002). Futuros incrementos de temperatura y reducciones de lluvia producirían disminuciones en la respiración del suelo de estos ecosistemas (Rey *et al.* 2002).

Para las medidas de respiración del suelo, en mayo de 2007 se colocaron sendos anillos de PVC de 10.5 cm de diámetro y 7 cm de alto en cada parcela, uno bajo *Artemisia barrelieri* (al borde de la copa, en posición W) y otro en un claro de la parcelas. Los anillos fueron introducidos alrededor de 3 cm en el suelo y se tomaron dos medidas (posición N y S) de la porción de anillo no enterrado para homogenizar las medidas. Entre las 10 y 12 de la mañana (GMT +2) se llevaron a cabo las medidas usando una cámara de suelo dinámica que incluye un monitor ambiental de gases para CO₂ (EGM-4, PP-Systems, Hitchin, UK), y una cámara de respiración de suelo (SRC-1, PP-Systems, Hitchin, UK). El EGM-4 incluye un analizador de gases por infrarrojo (IRGA). Las medidas fueron realizadas en los anillos de PVC insertados en el suelo, sobre los que la SRC-1 era colocada. El EGM-4 calculó la diferencia de concentración de CO₂ en 90 segundos. El flujo de CO₂ fue calculado como:

$$CO_2 \text{ flux} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = \frac{\Delta CO_2 (\mu\text{mol m}^{-3})}{\Delta t (s)} \times \frac{\text{chamber volume} (m^3)}{\text{collar surface} (m^2)}$$

Junto a esta medida se tomaba una medida instantánea de temperatura mediante un termómetro y de humedad volumétrica de suelo mediante un sensor volumétrico (SBIB, EEZA, Almería).

Los valores de temperatura, humedad volumétrica y de respiración del suelo se analizaron mediante ANOVA, comparando los anillos situados bajo *Artemisia*, los colocados en claro, y el promedio de ambos como valor de cada parcela. Los efectos de temperatura y humedad del suelo sobre la respiración se estimaron mediante ANCOVA, introduciendo como covariables la humedad volumétrica y/o la temperatura. Todos los análisis se llevaron a cabo con Statistica 6.0.

Resultados

Efectividad del sistema de exclusión de lluvia

Basándonos en un diseño de sistema de exclusión de lluvia similar (Figura 1), aunque algo más rudimentario (Yahdjian & Sala 2002), era previsible que la efectividad del mismo en cuanto a conseguir la intercepción deseada fuera muy alta, y que su efecto sobre las condiciones micrometeorológicas fuera mínimo.

La efectividad en la intercepción de la precipitación se puede observar en la Figura 3, que muestra la desviación frente a la intercepción prevista; valores positivos indican mayor exclusión de la esperada y, por el contrario, desviaciones negativas indican menor intercepción de la esperada. En general, las desviaciones son pequeñas (Figura 3), con excepción de los valores de verano cuando se observa además que la desviación fue mayor en parcelas sometidas sólo a reducción de la precipitación.

En los dos periodos de medida se obtuvieron diferencias significativas en potencial hídrico del suelo causadas por el factor ‘cantidad’ (ANCOVA $F_{1,31} = 5.039$; $p = 0.032$ en 2006 y ANCOVA $F_{1,121} = 5.253$; $p = 0.024$ en 2007), pero menos significativas debidas al factor ‘estacionalidad’ (ANCOVA $F_{1,31} = 3.979$; $p = 0.055$, en 2006). La interacción entre ambos factores fue marginalmente significativa en ambos periodos (ANCOVA $F_{1,31} = 3.582$; $p = 0.068$ y ANCOVA $F_{1,121} = 3.321$; $p = 0.071$, en 2006 y 2007, respectivamente). El tratamiento control se diferenció del resto, aunque con menores diferencias respecto al tratamiento ‘estacionalidad’ que con ‘reducción’ y “reducción x estacionalidad”, iguales entre sí. El potencial hídrico sufrió una disminución media de un 27.36%, paralela a la reducción del 30% en precipitación.

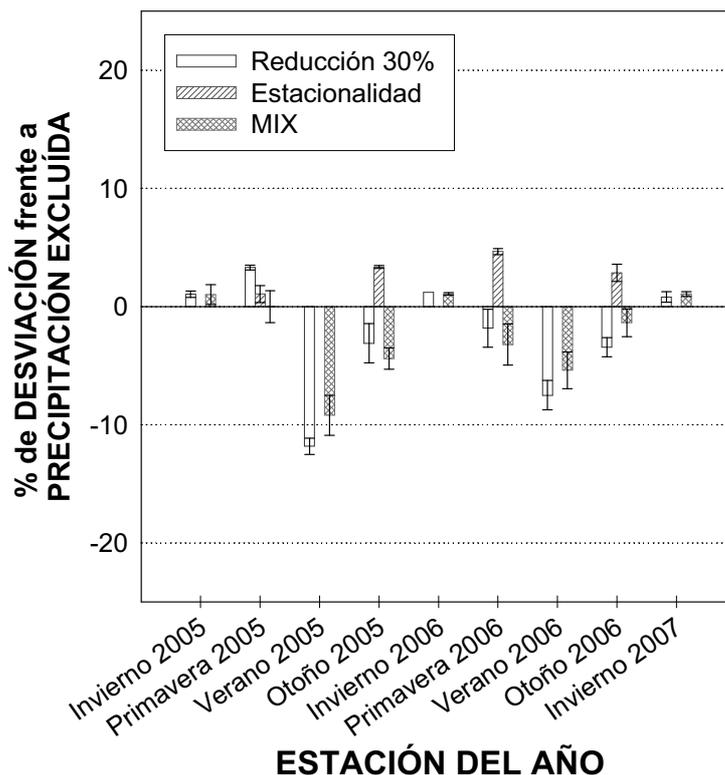


Figura 3.- Desviaciones (%) frente a la exclusión prevista en cada uno de los tratamientos de manipulación de la precipitación. La desviación resulta de restar al porcentaje de exclusión prevista lo que realmente hemos excluido. Las barras son valores medios \pm 1 ES (n=4).

Características micrometeorológicas

En general no se detectaron diferencias significativas para las variables estudiadas en las 3 posiciones en las que se colocaron los sensores. Únicamente los valores de radiación PAR máxima mostraron diferencias en la primavera de 2006, siendo más alta bajo toldo (Tabla 2); respecto a la temperatura mínima, durante el verano de 2006 el valor en claros fue significativamente menor que en el resto de posiciones (Tabla 2), mientras que en invierno de 2006 el valor medido bajo toldo fue significativamente menor que el medido en las posiciones de claro y control (Tabla 2).

De la misma manera tampoco se detectaron diferencias significativas al comparar los valores medios, máximos y mínimos de temperatura en el suelo a 10 y 30 cm de profundidad (Figura 4).

		TOLDO		CONTROL		CLARO		F	
		PAR	TEMP	PAR	TEMP	PAR	TEMP	PAR	TEMP
Otoño 2005	Media	308.6±11.6	22.58±0.57	309.6±11.6	21.97±0.57	326.6±14.2	21.69±0.60	0.564 ns	0.539 ns
	Máximo	1963.7±29.2	48.59±1.08	1976.0±38.0	45.63±2.58	1982.0±10.0	45.35±3.81	0.080 ns	0.589 ns
	Mínimo	17.7±0.2	10.75±0.63	17.7±0.2	10.45±0.22	17.9±0.1	10.20±0.23	0.170 ns	0.347 ns
Invierno 2005-06	Media	194.9±4.4	9.76±0.14	187.9±0.9	9.43±0.23	196.8±4.8	9.21±0.15	1.700 ns	1.932 ns
	Máximo	1367.0±40.6	33.82±2.41	1362.3±55.8	29.26±0.95	1335.0±14.0	28.46±1.16	0.117ns	2.646 ns
	Mínimo	18.5±0.01	0.22±0.31	18.5±0.2	0.52±0.18	18.6±0.1	0.35±0.18	0.300 ns	0.401 ns
Primavera 2006	Media	461.4±2.1	26.37±0.92	503.5±5.5	26.33±0.64	493.5±40.7	26.69±0.70	2.024 ns	0.052 ns
	Máximo	2052.0±16.2 b	55.37±2.45	1944.3±10.5 a	53.70±0.64	1921.0±14.0 a	55.92±0.40	25.11**	0.458 ns
	Mínimo	17.6±0.2	13.36±0.28	17.7±0.2	13.34±0.23	17.9±0.01	13.25±0.23	0.34 ns	0.042 ns
Verano 2006	Media	408.4±14.0	26.50±0.27	399.8±5.7	25.71±0.35	451.2±10.5	25.37±0.47	5.415 ns	2.73 ns
	Máximo	1846.3±61.5	54.64±1.01	1756.0±19.9	50.03±2.65	1746.5±8.5	50.15±1.09	1.657 ns	1.928 ns
	Mínimo	17.1±0.2	14.64±0.12a	17.2±0.1	14.80±0.15a	17.4±0.04	13.87±0.04b	0.53 ns	12.67*
Invierno 2006-07	Media	162.6±2.8	8.14±0.12	145.8±18.4	8.39±0.45	168.6±2.7	8.54±0.08	0.884 ns	0.383 ns
	Máximo	1108.3±15.6	28.68±0.35	1014.3±59.04	27.08±2.37	1059.5±15.5	25.69±0.8	1.451 ns	0.766 ns
	Mínimo	16.1±0.2	-1.00±0.30b	16.03±0.08	0.12±0.16a	16.2±0.3	0.73±0.05a	0.170 ns	14.268**
Primavera 2007	Media	426.5±22.1	17.84±1.48	406.6±17.3	16.89±0.79	460.2±19.2	17.09±0.06	1.575 ns	0.213 ns
	Máximo	1791.7±26.4	45.73±4.73	1836.0±19.7	43.54±1.75	1865.5±47.5	46.55±0.85	1.580 ns	0.246 ns
	Mínimo	15.7±0.2	2.78±0.50	15.9±0.01	3.15±0.21	15.9±0.04	2.35±0.12	0.940 ns	1.092 ns
Verano 2007	Media	566.3±20.7	34.45±0.20	601.1±7.9	34.30±0.76	600.7±0.1	35.13±0.14	4.760 ns	0.600 ns
	Máximo	1964.0±22.1	61.59±0.62	1937.3±7.7	60.16±0.48	1949.0±39.0	60.58±0.43	0.420ns	1.970 ns
	Mínimo	14.9±0.2	17.13±0.27	14.9±0.2	17.92±0.21	15.1±0.01	18.20±0.17	0.300 ns	5.300 ns

Tabla 2. Valores medios, máximos y mínimos de temperatura y radiación PAR bajo toldos con bandas de policarbonato (n=3), toldos control (n=3) y en claro (n=2). Los valores representados son el valor medio±ES. Se muestra además los valores de $F_{2,5}$ del análisis estadístico ANOVA de una vía. Los asteriscos indican la significación estadística de la F (*, ** y *** para $p<0.05$, $p<0.01$ y $p<0.001$ respectivamente; ns =no significativo). Letras distintas indican diferencias significativas entre posiciones (Análisis post-hoc de Scheffé).

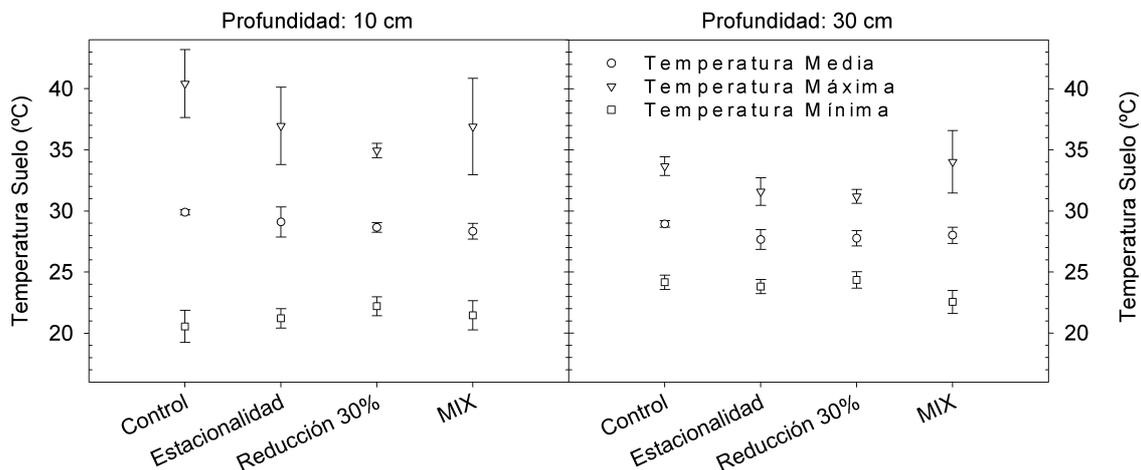


Figura 4.- Valores de temperatura media, máxima y mínima del suelo medidos a 10 y 30 cm en el centro de cada parcela. Las barras son valores medios ± ES (n=4). El tratamiento nombrado como “MIX” corresponde a la combinación de una reducción de la cantidad y la alteración del patrón estacional.

Tal como se puede observar (Tabla 2 y Figura 4), aún teniendo en cuenta estas diferencias, el efecto de las manipulaciones debido a la instalación de los sistemas de exclusión

de lluvia fue mínimo, lo cual unido a los buenos resultados obtenidos en la efectividad de exclusión hace de nuestro diseño un sistema aceptable para los objetivos perseguidos.

Variables del suelo

Las características edáficas no arrojaron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 3). En algún caso era deseable el no detectar diferencias por razones de homogeneidad de las parcelas (por ejemplo, pH, salinidad o textura); sin embargo, hemos observado una marcada tendencia respecto a N total, P asimilable, K asimilable y MO, con valores más altos en el control que en el resto de tratamientos; destaca el tratamiento de alteración estacional con valores intermedios (a veces incluso más cercanos al control) entre las otras dos modificaciones y el tratamiento control (Tabla 3).

Variable	Manipulación de la Precipitación			
	CONTROL	ESTACIONALIDAD	REDUCCIÓN 30%	EST*R30%
P asimilable (ppm)	2.25±0.48	1.25±0.25	1.50±0.29	1.50±0.50
Mat. Org oxidable (%)	0.31±0.046	0.23±0.030	0.19±0.029	0.20±0.053
N total (%)	0.041±0.005	0.039±0.003	0.033±0.001	0.036±0.003
K asimilable (ppm)	21.25±2.39	17.50±2.50	18.75±1.25	15.00±0.00
pH	8.80±0.07	8.88±0.09	8.93±0.05	8.90±0.11
Salinidad (mmhos/cm)	0.263±0.005	0.255±0.006	0.253±0.003	0.245±0.015
Arcilla (%)	4.61±0.36	4.40±0.35	4.24±0.23	4.18±0.36
Arena (%)	81.06±0.65	81.25±1.65	83.09±0.79	82.87±1.31
Limo (%)	14.33±0.50	14.35±1.30	12.67±0.57	12.96±1.05

Tabla 3. Valores medios \pm 1ES de las variables edafológicas estudiadas para cada una de las modificaciones de la precipitación aplicadas. No se detectaron diferencias significativas para ninguna de las variables en un ANOVA de dos vías (estacionalidad * reducción de lluvia).

No se observaron diferencias significativas respecto a respiración del suelo, ya fuera incluyendo la humedad volumétrica y/o temperatura del suelo como covariable o sin incluirla (Figura 5). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre tratamientos al comparar temperatura del suelo y humedad volumétrica medidas a la par que el intercambio gaseoso. El

valor medio medido fue de $0.4869 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que el máximo fue de $0.9257 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

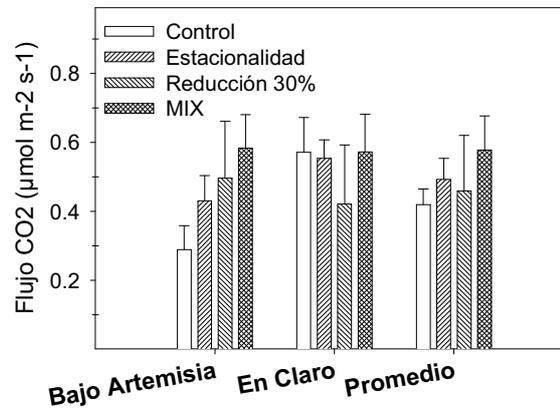


Figura 5.- Valores de respiración del suelo (flujo de CO_2). Las barras son valores medios ± 1 ES ($n=4$). Se realizó una ANOVA factorial para cada una de las posiciones. El tratamiento nombrado como “MIX” corresponde a la combinación de una reducción de la cantidad y la alteración del patrón estacional.

Los valores más altos fueron en general obtenidos para las medidas realizadas en claro, mientras que las medidas bajo *Artemisia* fueron las más bajas (Figura 5). El flujo de CO_2 entre tratamientos bajo *Artemisia* mostró una tendencia –no significativa- a aumentar a medida que se excluye más agua, (incluyendo la temperatura del suelo como covariable).

Variables medidas sobre la vegetación

A pesar de la efectividad obtenida en el diseño de las estructuras, no se detectaron diferencias significativas en el análisis de NDVI, ni a nivel de parcela ni de especie (Figura 6). El método de cálculo que mostró menores varianzas fue aquel en el que se tomaban 20 pequeñas medidas aleatorias de este índice de vegetación, y a partir de ellas se obtenía el valor medio para cada imagen (datos no mostrados).

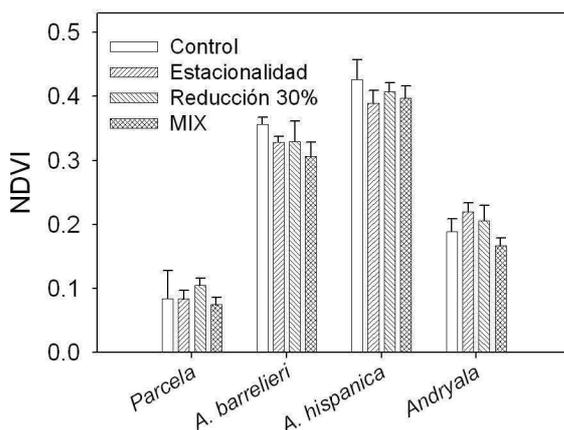


Figura 6.- Valores de “NDVI medio”. Las barras son valores medios ± 1 ES ($n=8$ para las parcelas y $n=4$ para el resto). Se realizó una ANOVA factorial para cada una de las especies y posiciones. El tratamiento nombrado como “MIX” corresponde a la combinación de una reducción de la cantidad y la alteración del patrón estacional.

No se obtuvieron diferencias significativas en las medidas de fluorescencia (Fv/Fm), SLA, biomasa, altura, número de individuos, biomasa media y RWC en ninguna de las especies analizadas (Figuras 7 y 8, Tabla 4).

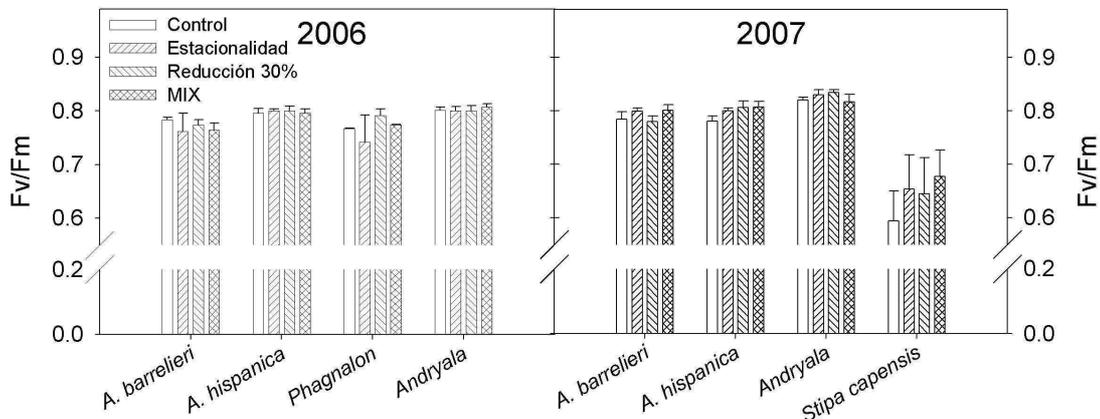


Figura 7.- Valores obtenidos en el muestreo de fluorescencia para cada una de las especies en cada uno de los tratamientos y años de muestreo. Las barras son valores medios \pm ES (n=4). Se realizó una ANOVA factorial para cada una de las especies; $p \gg 0.05$ para todas las especies. El tratamiento nombrado como “MIX” corresponde a la combinación de una reducción de la cantidad y la alteración del patrón estacional.

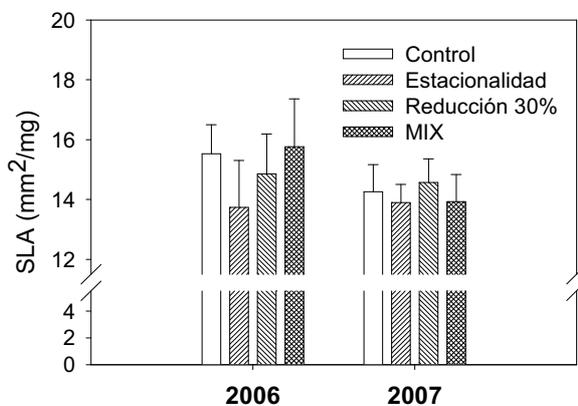


Figura 8.- Valores de SLA en *Andryala ragusina* para cada uno de los tratamientos y años de muestreo. Las barras son valores medios \pm 1 ES (n=4). Se realizó una ANOVA factorial para cada año; $p > 0.05$ para los datos de SLA en ambos años. El tratamiento nombrado como “MIX” corresponde a la combinación de una reducción de la cantidad y la alteración del patrón estacional.

Variable	Manipulación de la Precipitación			
	CONTROL	ESTACIONALIDAD	REDUCCIÓN 30%	EST*R30%
RWC (%)	33.55±3.22	37.96±4.13	44.45±4.71	34.27±6.37
Biomasa (g)	2.02±0.54	1.01±0.22	0.65±0.25	1.18±0.35
Nº de individuos (n)	14.75±4.75	10.75±2.44	6.75±1.93	14.75±4.78
Biomasa/n (g)	0.144±0.015	0.102±0.013	0.102±0.032	0.084±0.012
Altura media (cm)	27.89±0.76	24.31±1.26	25.82±3.51	25.91±1.72

Tabla 4. Valores medios \pm 1ES de las variables edafológicas estudiadas para cada una de las modificaciones de la precipitación aplicadas. No se detectaron diferencias significativas para ninguna de las variables en un ANOVA de dos vías (estacionalidad * reducción de lluvia) ni en el ANCOVA de dos vías (estacionalidad* reducción de lluvia) incluyendo como covariables el valor medio de las muestras tomadas alrededor de cada parcela y el número de muestras tomadas por parcela.

Discusión

Efectividad del sistema de exclusión de lluvia

Podemos afirmar que nuestro sistema de exclusión de lluvia actúa en la dirección deseada, excluyendo la fracción de precipitación que queremos en cada momento. Las desviaciones frente al valor previsto de exclusión fueron pequeñas (Figura 3), si exceptuamos ambos veranos en que el carácter torrencial de la precipitación provocó una menor intercepción. Se observa además que en ambos períodos la desviación fue mayor en parcelas sometidas solamente a reducción de la precipitación (Figura 3). Esto se debe al mayor tamaño (y menor número de bandas) presentes en el tratamiento en el que se combinaban la reducción de la precipitación y la alteración del patrón estacional. En el verano de 2005 se recogieron 18 mm en los pluviómetros cercanos (Consejería Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía), 13 de los cuales se recogieron en sólo dos días y en muy poco tiempo. Algo similar ocurrió durante el verano de 2006, en el que 27 de los de 37 mm de precipitación que cayeron en junio, julio y agosto se recogieron en un sólo día. Evidentemente estas cantidades de precipitación desbordaron el sistema de exclusión. No obstante hay que valorar en general estos resultados como positivos, pues además de ser unas desviaciones en su mayoría ligeras, son desviaciones conocidas, con lo cual en todo momento controlamos la cantidad real de lluvia excluida de las parcelas.

Otro sistema de exclusión parcial similar al nuestro consiguió resultados parecidos (Yahdjian & Sala 2002). En su estudio ellos pretendían reducir la lluvia en 3 cantidades diferentes (30, 55 y 80 %) obteniendo exclusiones efectivas para todos los niveles de reducción excepto el de 80% en el que solo consiguieron excluir el 71%. El contenido hídrico del suelo mostró en general una reducción significativa entre los tres tratamientos y las parcelas control, no obteniéndose diferencias de humedad entre los 3 grados de reducción pretendidos.

En latitudes más cercanas a la nuestra, en un tratamiento de modificación de la precipitación durante la estación de crecimiento, se obtuvieron reducciones de humedad del suelo en torno al 30% frente al control (Peñuelas *et al.* 2004; Beier *et al.* 2004). Mientras tanto en otros experimentos en que la exclusión se producía de manera total y luego el agua recogida era redistribuida por un sistema de riego, las reducciones del contenido hídrico no fueron significativas, mientras que sí lo fueron cuando el tratamiento aplicado era de aumento del período de sequía entre eventos (Fay *et al.* 2000).

Características micrometeorológicas

Tal como se puede observar (Tabla 2 y Figura 4), aún teniendo en cuenta estas diferencias, el efecto de los sistemas de exclusión de lluvia es mínimo; lo que, unido a los buenos resultados obtenidos en la efectividad de exclusión, hace de nuestro diseño un buen sistema para manipular la precipitación en ecosistemas semiáridos. Además hay que tener en cuenta que las medidas de temperatura y PAR se llevaron a cabo manteniendo las bandas de policarbonato en posición horizontal y que cuando están plegadas las diferencias son aún menores.

Efectos sobre el suelo

Las características del suelo no se vieron afectadas por las manipulaciones aplicadas (Tabla 3). Se detectó, sin embargo, una tendencia a disminuir con los tratamientos en 4 variables (N total, P asimilable, K asimilable y materia orgánica oxidable). Esta tendencia tiene interés si pensamos que las alteraciones en los patrones de lluvia provocados pueden tener cierto efecto

sobre las comunidades microbianas, produciendo cambios en los ciclos de nutrientes y materia orgánica, y por tanto si las manipulaciones de precipitación se mantienen en el tiempo habría que esperar diferencias en estos parámetros y un impacto sobre la comunidad vegetal. Por otro lado, los valores del tratamiento de alteración estacional es lógico que sean más parecidos al tratamiento control si pensamos en que esta alteración es más suave que las otras dos.

No se observaron diferencias significativas en cuanto a respiración del suelo, ya fuera incluyendo la humedad volumétrica y/o temperatura como covariables o sin incluirla (Figura 5). Este resultado es lógico si consideramos que las plantas contribuyen a la producción de CO₂ mediante la respiración de raíces y a través de exudados radiculares (Harper *et al.* 2005), y que en las medidas realizadas en estos años sobre plantas en las parcelas de estudio no obtuvimos diferencias significativas debidas a los tratamientos.

Otros trabajos han detectado escasas diferencias en respiración del suelo debido a tratamientos de sequía (Fay *et al.* 2000; Knapp *et al.* 2002), si bien se detectaron diferencias significativas en flujos de CO₂ debido al incremento de los periodos de sequía y a mayores tamaños de eventos de lluvia. No obstante, tuvieron que transcurrir casi 3 años para poder detectar reducciones en la respiración del suelo causados por una menor precipitación en ecosistemas méxicos de Norteamérica (Fay *et al.* 2000; Harper *et al.* 2005).

Variables medidas sobre la vegetación

A pesar de la efectividad obtenida en el diseño de las estructuras, no se detectaron diferencias significativas en el análisis de NDVI, ni a nivel de parcela ni de especie (Figura 6). En un trabajo reciente (Filella *et al.* 2004) encontraron valores más bajos de NDVI en parcelas sometidas a una reducción de lluvia que en parcelas con precipitación natural. Esto indica una menor productividad en parcelas sometidas a sequía. De todas maneras estos resultados se empezaban a mostrar al cabo de un año desde el inicio del tratamiento. Por el contrario, no encontraron diferencias significativas al realizar medidas de reflectancia sobre los dos arbustos perennes dominantes en esa comunidad (Filella *et al.* 2004), resultados que coinciden con los nuestros. Es por tanto necesario continuar con este tipo de medidas a lo largo del tiempo, y

recomendable realizarlas de manera estacional para estudiar los cambios fenológicos que se puedan producir en las especies estudiadas (Filella *et al.* 2004).

Los datos de reflectancia y de fluorescencia en diversas especies, y de SLA en *Andryala*, nos hacen pensar que el tiempo transcurrido desde el inicio del experimento aún no es suficiente para detectar efectos significativos de los patrones de lluvia sobre las especies vegetales de estos ambientes. En trabajos en los que se ha estudiado el efecto de la reducción de la precipitación sí se han encontrado efectos sobre diferentes procesos en especies perennes. Sirvan de ejemplo Peñuelas *et al.* (2004), Lloret *et al.* (2004) Llorens *et al.* (2003); poco se sabe sin embargo de los cambios estacionales, y menos aún sobre especies perennes (Knapp *et al.* 2002). Sin embargo es de esperar una resiliencia de las comunidades de ambientes semiáridos a las perturbaciones climáticas; en algunos trabajos no se han detectado cambios como respuesta a las manipulaciones impuestas hasta 4 años después del inicio del tratamiento (Bates *et al.*, 2006).

De igual manera, la falta de respuesta en la especie (anual) *Stipa capensis*, coincide con trabajos con otras especies anuales (Sala & Lauenroth 1982; Williams *et al.* 1998); incluso cuando se ha detectado una disminución en la productividad de una comunidad debido a una menor precipitación, las especies anuales dominantes no respondían a este patrón (Fay *et al.* 2002; Knapp *et al.* 2002). Se atribuye a que las especies anuales de ambientes con gran variabilidad en las precipitaciones tienen la capacidad de adaptarse mediante plasticidad, a la variabilidad climática y de resistir y de ser capaces de sacar beneficio de diferentes cantidades de agua.

A modo de conclusión podemos decir que, aunque el sistema se muestra como un buen diseño con alta eficiencia para estudiar los efectos de distintos patrones de lluvia en ecosistemas semiáridos, este estudio requiere un seguimiento a más largo plazo para poder detectar cambios. Aún así y como ya hemos indicado, hay resultados que apoyan la falta de respuesta de ecosistemas áridos y semiáridos a cambios climáticos incluidos en la variabilidad propia de la región (Fernández 2007; Williams *et al.* 1998; Sala & Lauenroth 1988) e incluso hay que apuntar a menores respuestas de especies procedentes de hábitats con mayor estrés comparadas

con especies de hábitats más mésicos (Novoplansky & Goldberg 2001; Sher *et al.* 2004; Reynolds *et al.* 2007).

Este tipo de estudios, sin embargo, son muy necesarios, ya que nos proporcionará un mejor conocimiento de los cambios funcionales y estructurales de los ecosistemas mediterráneos en respuesta a un clima más árido, y permitirá, por tanto, una mejor evaluación del riesgo que corren ante el cambio climático para mejorar su conservación y gestión.

Referencias

- Adams III WW, Demmig-Adams B, Verhoeven AS, Barker DH (1995). "Photoinhibition" during winter stress: involvement of sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 261-276.
- Arkin GF, Ritchie JT, Thompson M, Chaison R (1976). Rainout shelter installation for studying drought stress. *Agronomy Journal*, **68**: 429-431.
- Bates JD, Svejcar T, Miller RF, Angell RA (2006). The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation. *Journal of Arid Environments*, **64**: 670-697.
- Beier C, Emmett B, Gundersen P *et al.* (2004). Novel Approaches to Study Climate Change Effects on Terrestrial Ecosystems in the Field: Drought and Passive Nighttime Warming. *Ecosystems*, **7**: 583-597.
- Clark GA, Reddell DL (1990). Construction details and microclimate modifications of a permanent rain-sheltered lysimeter system. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **33**: 1813-1822.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**: 335-380.
- Cramer W, Bondeau A, Woodward FI *et al.* (2001). Carbon balance of the terrestrial biosphere in the twentieth century. *Global Biogeochemical Cycles*, **15**: 183-206.
- Dugas WA Jr, Upchurch DR (1984). Microclimate of a rainfall shelter. *Agronomy Journal*, **76**: 867-871.
- Easterling DR, Horton B, Jones PD, *et al.* (1997). Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, **277**: 364-367.
- Emanuel WR, Shugart HH, Stevenson MP (1985). Climatic-change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystems complexes. *Climatic Change*, **7**: 29-43.

- Esteban-Parra MJ, Rodrigo FS, Castro-Díez Y (1998). Spatial and temporal patterns of precipitation in Spain for the period 1880- 1992. *International Journal of Climatology*, **18**: 1557-1574.
- Fay PA, Carlisle JD, Danner BT *et al.* (2002). Altered Rainfall Patterns, Gas Exchange, and Growth in Grasses and Forbs. *International Journal of Plant Sciences*, **163**: 549-557.
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000). Altering Rainfall Timing and Quantity in a Mesic Grassland Ecosystem: Design and Performance of Rainfall Manipulation Shelters. *Ecosystems*, **3**: 308-319.
- Fernández RJ (2007). On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. *Journal of Arid Environments*, **68**: 688-691.
- Fillela I, Peñuelas J, Llorens L, Estiarte M (2004). Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO₂ uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment*, **90**: 308-318.
- Foale MA, Davis R, Upchurch DR (1986). The design of rain shelters for field experimentation: a review. *Journal of Agricultural Engineering Research*, **34**: 1-16.
- Frei C, Schär C, Lüthi D, Davies HC (1998). Heavy Precipitation Processes in warmer climate. *Geophysical Research Letters*, **25**: 1431-1434.
- Harper CW, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD (2005). Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, **11**: 322-334.
- Hatfield PM, Wright GC, Tapsall WR (1990). A large, retractable, low-cost and relocatable rain out shelter design. *Experimental Agriculture*, **26**: 57-62.
- Huang L, Murray F, Yang X (1994). Interactions between mild NaCl salinity and sublethal SO₂ pollution on wheat *Triticum aestivum* cultivar “Wilgoyne” (Ciano/Gallo). I. Responses of stomatal conductance, photosynthesis, growth and assimilate partitioning. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **48**: 163-178.
- Hudak CM, Patterson RP (1996). Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction. *Agronomy Journal*, **88**: 478-485.

- IPCC (2001). Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.
- Jacoby PW, Ansley RJ, Lawrence BK (1988). Design of rain shelters for studying water relations of rangeland shrubs. *Journal of Range Management*, **41**: 83-85.
- Jenkinson DS, Adams DE, Wild A (1991). Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature*, **351**: 304-306.
- Jump AS, Peñuelas J (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, **8**: 1010-1020.
- Katz RW, Brown BG (1992). Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic Change*, **21**: 289-302.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in Mesic Grassland. *Science*, **298**: 2202-2205.
- Kuja A, Jones R, Enyedi A (1986). A mobile rain exclusion canopy system to determine dose-response relationships for crops and forest species. *Water air and soil pollution*, **31**: 307-315.
- Kvien CS, Branch WD (1988). Design and use of a fully automated portable rain shelter system. *Agronomy Journal*, **80**: 281-283.
- Larcher W (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllus plants. *Plant Biosystems*, **134**: 279-295.
- Long SP, Humphries S, Falkowsky PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **45**: 633-662.
- Llorens L, Peñuelas J, Estiarte M (2003). Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions, *Physiologia Plantarum*, **119**: 231-243.
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2005). Effect of vegetation canopy and climate on seedling recruitment in a Mediterranean Shrubland. *Journal of Vegetation Science*, **16**: 67-76.

- LLoret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*, **10**: 248-258.
- Martin EC, Ritchie JT, Reese SM, Loudon TL, Knezek B (1988). A large-area, lightweight rainshelter with programmable control. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **20**: 845-849.
- Martínez-Ferri E (1999). Definición de tipos funcionales en especies mediterráneas arbóreas sobre la base de su eficiencia en el uso de la luz. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659-668.
- Mearns LO, Rosenzweig C, Goldberg R (1997). Mean and variance change in climate scenarios: methods, agricultural applications, and measures of uncertainty. *Climatic Change*, **35**: 367-396.
- Miller KW, Cole MA, Banwart WL (1991). Microbial populations in an agronomically managed mollisol treated with simulated acid rain. *Journal of Environmental Quality*, **20**: 845-849.
- Novoplansky A, Goldberg DE (2001). Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 199-208.
- Ordiales-Plaza R (2000). Midebmp, V.4.2. Estación Experimental de Zonas Áridas, Almería, Spain.
- Peñuelas J, Gordon C, Llorens L *et al.* (2004). Nonintrusive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought Among Sites, Seasons, and Species in a North-South European gradient. *Ecosystems*, **7**: 598-612.
- Piñol J, Terradas J, Lloret F (1998). Climate warming, wildfire hazard and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change*, **38**: 345-357.
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon-dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 23-36.

- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus Series B*, **44**: 81-99.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, De Parri I, Jarvis PG, Valentini R (2002). Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, **8**: 851-866.
- Reynolds HL, Mittelbach GG, Darcy-Hall T L, Houseman GR, Gross KL (2007). No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology*, **95**: 723–733.
- Ries RE, Zachmeier LG (1985). Automated rainout shelter for controlled water research. *Journal of Range Management*, **38**: 353-357.
- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989). Change in climate variability in the 21st century. *Climatic Change*, **14**: 537.
- Rodrigo FS (2002). Cambio Climático y extremos pluviométricos. En: Contreras, S., Piquer, M. y Cabello, J. (coords) Agricultura, Agua y Sostenibilidad en la provincia de Almería. pp. 283-299. Almería.
- Rustad LE, Norby RJ (2002). Temperature Increase: Effects in Terrestrial Ecosystems. En: Mooney HA, Canadell JG (eds). The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. Vol. 2 Encyclopedia of Global Environmental Change, pp. 575-581. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Sala OE, Lauenroth WK (1982). Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**: 301-304.
- Sala OE, Chapin III FS, Gardner RH, Lauenroth WK, Mooney HA, Ramakrishnan PS (1999). Global change, Biodiversity and ecological complexity. En: Walker B *et al.* (eds) The terrestrial biosphere and global change – implications for natural and managed ecosystems. pp. 304– 328. Cambridge University Press.
- Schimel DS (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon-cycle. *Global Change Biology*, **1**: 77-91.

- Sher AA, Goldberg DE, Novoplansky A (2004). The effect of mean and variance in resource supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia*, **141**: 353-362.
- Svejcar T, Angell R, Miller R (1999). Fixed location rain shelters for studying precipitation effects on rangelands. *Journal of Arid Environments*, **42**: 187-193.
- Upchurch DR, Ritchie JT, Foale MA (1983). Design of a large dual-structure rainout shelter. *Agronomy journal*, **75**: 845-848.
- Usodomenech JL, Villacampaesteve Y, Stubingmartinez G, Karjalainen T, Ramo MP, (1995). MARIOLA: A model for calculating the response of mediterranean bush ecosystem to climatic variations. *Ecological Modelling*, **80**: 113-129.
- West NE, Stark JM, Johnson DW *et al.* (1994). Effects of climatic-change on the edaphic features of arid and semiarid land of western north-America. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, **8**: 307-351.
- White MA, Asner GP, Nemani RR, Privette JL, Running SW (2000). Measuring Fractional Cover and Leaf Area Index in Arid Ecosystems: Digital Camera, Radiation Transmittance, and Laser Altimetry Methods. *Remote Sensing of Environment*, **74**: 45-57.
- Williams KJ, Wilsey BJ, McNaughton SJ, Banyikwa FF (1998). Temporally variable rainfall does not limit yields of Serengeti grasses. *Oikos*, **81**: 463-470.
- Yahdjian L, Sala OE (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, **133**: 95-101.

Capítulo 2

***Cambios en los patrones de lluvia y plantas
anuales de comunidades mediterráneas
semiáridas***

CAPÍTULO 2

CHANGING RAINFALL PATTERNS AND MEDITERRANEAN SEMIARID ANNUAL PLANT COMMUNITIES

Abstract

Climate change models forecast a reduction in annual precipitation and more extreme events (less rainy days and longer drought periods between rainfall events), which may have deep effects on terrestrial ecosystems. Plant growth, and population and community dynamics in dry environments should be affected by these changes since productivity is chiefly limited by water availability. We tested the effects of lower annual precipitation and fewer rain events on three semiarid plant communities of SE Spain dominated by annual species. Three rain-out shelters that excluded rainfall were setup and rainfall manipulations on quantity and frequency were applied from autumn to early summer. Our results show that a 50% reduction in rainfall amount reduced productivity, plant cover, and diversity in all three communities. However, neither smaller reductions, nor changes in the frequency of rain events affected these variables. These patterns could be due to the identity and resistance of the communities involved, which are adapted to rainfall variability which characterizes arid habitats. Therefore, rainfall reductions of 25% or smaller may not affect these plant communities in the short term, although higher reductions or long-term changes would probably reduce productivity and diversity in these communities.

Resumen

Los modelos de cambio climático predicen una reducción en la precipitación anual y mayor número de eventos extremos (menos días de lluvia y períodos de sequía más largos entre

eventos de precipitación), lo cual puede tener profundos efectos en los ecosistemas terrestres. En ambientes áridos, el crecimiento vegetal y la dinámica de poblaciones y comunidades se verán afectados por estos cambios puesto que la productividad está limitada principalmente por la disponibilidad hídrica en estos ambientes. Nosotros hemos comprobado los efectos de menores cantidades de precipitación anual y menor número de eventos lluviosos en 3 comunidades vegetales semiáridas del SE ibérico dominadas por especies vegetales anuales. 3 toldos de exclusión de lluvia fueron instalados para manipular la cantidad y la frecuencia de la precipitación desde el otoño al comienzo del verano. Nuestros resultados muestran que una reducción del 50% en la precipitación anual provoca una disminución de la productividad, el grado de cobertura vegetal y la diversidad específica en las 3 comunidades. Sin embargo, ni reducciones más pequeñas, ni cambios en la frecuencia de la lluvia afectaron a estas variables. Estos patrones podrían deberse a la identidad y resistencia de las comunidades estudiadas, las cuales están adaptadas a la variabilidad en el régimen de precipitaciones que caracteriza los ambientes áridos y semiáridos. Por tanto, reducciones del 25% o inferiores y cambios en la frecuencia de los eventos de lluvia probablemente no afectarán estas comunidades vegetales a corto plazo, aunque reducciones más elevadas o cambios más a largo plazo, disminuirán probablemente la productividad y diversidad de estas comunidades.

Introduction

Climate change involves modifications in temperature and in the quantity and frequency of precipitation, varying on a regional scale (IPCC 2001). These changes, which most likely will intensify in the near future (Suttle *et al.* 2007), entail significant consequences for terrestrial ecosystems and are still poorly known. In the Mediterranean region most climate change scenarios predict increased temperature and an overall decrease in rainfall, with more rain events in winter, fewer rain days, and longer drought periods between events, making thus rainfall patterns more extreme (Rind *et al.* 1989; Palutikof 1999; Easterling *et al.* 2000; IPCC 2001; De Luís *et al.* 2001). These shifts in rainfall should have greater effects where rainfall is already low (Knapp *et al.* 2002) such as semi-arid environments. In these areas, precipitation is

often the main factor limiting productivity and survival (Noy-Meir 1985), and its quantity and temporal distribution determine germination and plant growth patterns (Turner & Randall 1989; Pake & Venables 1996) as well as composition, density and structure of plant communities (Pugnaire & Lázaro 2000; Knapp *et al.* 2002; Lázaro 2004, Pugnaire *et al.* 2006).

The consequences of precipitation change on plant communities have extensively been addressed, particularly its effects on productivity (Huxman *et al.* 2004; Sala *et al.* 1988), spatial distribution and cover (Woodell *et al.* 1969; Yin *et al.* 2005), seed germination and seedling survival (Wiegand *et al.* 2004; Ackerman 1979; Lloret *et al.* 2004; Maier *et al.* 2001, Padilla *et al.* 2007), and phenology (Vidiella *et al.* 1999; Bertiller *et al.* 1991; Reynolds *et al.* 1999; Bendix *et al.* 2006). It has been shown that mean annual precipitation strongly correlates with plant productivity (Huxman *et al.* 2004); however, discrete, pulsed rainfall events in arid ecosystems trigger brief but important episodes of activity (Potts *et al.* 2006). Therefore the analysis of ecological consequences of climate change should not be based solely on climate averages (Katz & Brown 1992), but rather include predicted seasonal changes (Mearns *et al.* 1997). Fewer, heavier rainfall events may have important consequences for ecosystem functioning (Lázaro 2004; Fay *et al.* 2000; Fay *et al.* 2002), yet little is known on how ecosystems respond to changes in the seasonal precipitation regime (Weltzin *et al.* 2003).

Plants respond to long-lasting water deficits in different ways. For instance, annual species often show early flowering, while it is delayed in perennial species and there may be abscission of leaves and fruits (Fox 1990; Ghazanfar 1997). Thus, changes in the temporal distribution of rainfall should have consequences for plant communities regardless of the magnitude of the decrease (Mearns *et al.* 1997) as field manipulations are evidencing (Knapp *et al.* 2002; Harper *et al.* 2005).

The purpose of this research was to estimate the effects of reduced precipitation and changes in the number of rain events on annual communities in semiarid Mediterranean environments. We set up rain-out shelters in three different plant communities of SE Spain and supplied water in treatments that altered the natural rainfall patterns by combining reduced watering amount and changes in the number of events. We expected smaller production and

lower diversity values in drier plots. We also expected less biomass and lower number of species in plots subjected to smaller frequencies of watering as well as significant interactions between treatments.

We monitored productivity and diversity in our 3 communities from September 2005 to June 2006, thus encompassing a whole life cycle of annual plants.

Materials and Methods

Field site

In late October 2005, three rainout shelters were set up in three different communities in the Almeria province (Southeast Spain). We focused on annual plants because they should respond to precipitation changes faster than perennial species and because they often make up an important fraction of biomass in temperate and semiarid environments. The three selected sites were a coastal sand dune in Cabo de Gata Natural Park; an inland abandoned field in the Tabernas basin, and a salty site on marls in El Cautivo area, all distant between 10 and 30 km from each other. These sites represented a wide diversity of habitats and stretched over an environmental gradient where annual species were abundant. The Cabo de Gata site is in an area of stabilized sand dunes close to the sea shore (36°49' N, 2°15' W, 5 m elevation), characterised by an annual precipitation of 200 mm and mild temperatures (mean annual temperature 19°C, without frost; Capel-Molina 1996). The community is dominated by *Hypochoeris glabra* and *Bromus fasciculatus*. El Cautivo shelter was placed in the foothills of the Sierra Alhamilla range, in the Tabernas desert (37°0' N, 2°26' W, 30 Km inland and 300 m elevation) on a silty, saline soil with gypsum. Mean annual precipitation is around 230 mm and mean annual temperature is 18°C, with infrequent frosts (Lázaro *et al.* 2004). *Stipa capensis*, *Linum strictum*, *Plantago ovata*, *Asteriscus aquaticus* and *Moricandia foetida* are the dominant species. The Tabernas-PSA site was a flat, sandy area 45 Km inland, also in the Tabernas basin (37°5' N, 2°21' W, 500 m elevation). Here precipitation is slightly higher (250 mm/year) and mean annual temperature is 17°C (Lázaro *et al.* 2001). Most frequent species are *Linaria nigricans*, *Silene littorea* and *S. decipiens*. There are few species common to the 3 sites, like *Stipa capensis*,

Reichardia tingitana or *Bromus rubens*.

Rainout-shelter design

At each site we selected a homogeneous 4.5 m x 7.6 m plot to setup a large shelter consisting of a steel frame supporting a clear plastic roof, 0.2 mm thick, 3-coated polyethylene film (*TRIPLAST*; Plastimer S.A., El Ejido, Spain). The shelter was a single roof (1.90 m and 1.50 m maximum and minimum heights, respectively) anchored in the ground and secured with external wires; shelter sides remained open to maximize air movement and minimize temperature and relative humidity artefacts. It was planned so that rainfall would be excluded from the 2.60 x 5.75 m inner core where watering treatments were applied (Figure 1). Disturbance of the central plot core was carefully avoided during all phases of shelter construction.

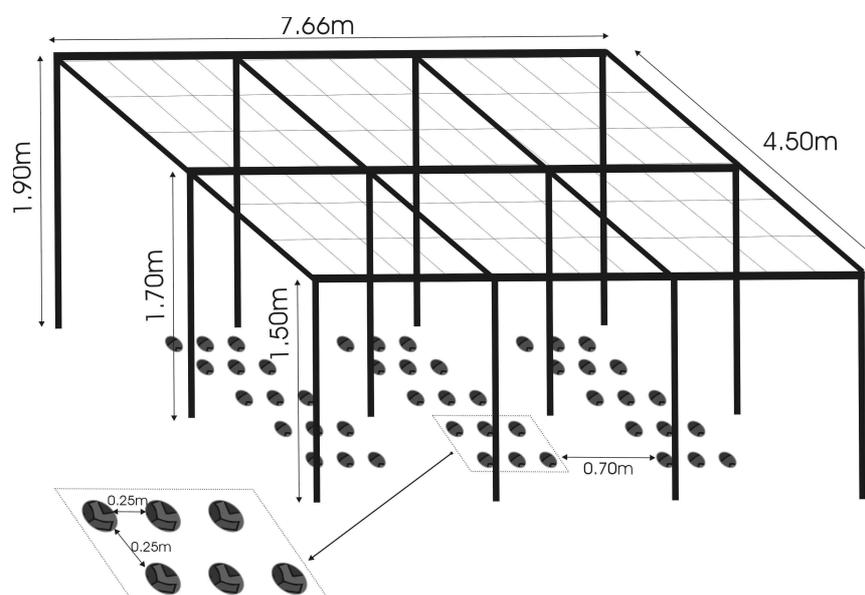


Figure 1.- Rainout shelter design and position of the 45 PVC rings inside the core plot.

Roofs were installed in October 2005 and removed in June 2006. Inside the plot core we established 45 PVC rings (32 cm diameter, 6 cm high) arranged in three rows distant 70 cm from each other (Figure 1). Rings in each row were inserted 3 cm into the soil and placed 25 cm

apart (Figure 1). Rings were randomly assigned to one of the watering treatments, which included a factorial design with two factors, reduced rainfall and altered number of rainfall events. We defined three levels of watering, a control level based on average annual precipitation (224 mm year^{-1}), and 25% and 50% reductions; we established also three watering frequencies, weekly, every other week, and once a month, and fully crossed the watering and frequency factors. The three sites were visited every week during the course of the experiment and rings were watered according to their treatment (Table 1). Outside each shelter, 5 rings were established to obtain data on community productivity.

Measurements and data analysis

To test whether plant cover and productivity were affected by different rainfall patterns, Normalised Difference Vegetation Index (NDVI) measurements were determined on each ring as the red:near-infrared reflectance ratio [$\text{NDVI} = (\text{NIR} - \text{RED}) / (\text{NIR} + \text{RED})$] using an ADC camera (ADC, Dycam Inc., Chatsworth, CA, USA). These measurements can be efficient and accurately used for comparison purposes in arid ecosystems (White *et al.* 2000). Photographs were taken vertically from approximately 1 m above the soil surface, always under sunny conditions, and white standard measurements were made before NDVI measurements. We used the Briv32 software (Dycam Inc., Chatsworth, CA, USA) to calibrate and measure images. NDVI measurements were made on 20 April 2006 in all three sites. In May 2006 we harvested aboveground biomass by clipping plants at ground level. Individuals were sorted out by species, placed in paper bags, dried for at least 48 hours in a ventilated oven at $70 \text{ }^{\circ}\text{C}$ and weighed. For each ring we recorded number of species and number of individuals per species, and combined both to obtain mean individual mass. The Shannon-Wiener (H') and the 1-Simpson ($1-\lambda$) indices were calculated from these data.

QUANTITY	FREQUENCY			ANNUAL QUANTITY
	Every Week	Every other week	Every month	
100%	0.500	1.000	2.000	224mm*year ⁻¹
75%	0.375	0.750	1.500	166mm*year ⁻¹
50%	0.250	0.500	1.000	112mm*year ⁻¹

Table 1.- Water quantity (litres) supplied to each experimental treatment every watering day. $n = 5$ rings per combination in each site.

Comparisons among treatments were made by factorial ANOVA followed by Scheffé post-hoc comparison tests. Variables were normalized and transformed to avoid heteroscedasticity when required; total biomass and individual mass were log transformed ($y = \ln(x+1)$), while the equation $y = \sqrt{(x + 1/2)}$ was applied to the number of individuals and species. Since NDVI data were always heteroscedastic and persisted after transformation, we used Generalized Linear Models with Identity link functions and log-likelihood ratio tests with type-3 hypotheses. Since this test is based on maximum likelihood (Agresti 2002) and not on the variance ratio, there was no need for variance homogeneity. Plant biomass harvested on rings outside the rainout shelter were used as covariate in a factorial ANCOVA (site x quantity x frequency). Comparisons between treatments were repeated using a factorial ANOVA for each shelter area, followed by Scheffé post-hoc comparisons. Variables were transformed as above when required.

Some species were very common in each site, like *Bromus fasciculatus*, *Euphorbia terracina* and *Hypochoeris glabra* in Cabo de Gata; *Stipa capensis* and *Linum strictum* in El Cautivo; and *Stipa capensis*, *Silene decipiens*, *Tolpis barbata*, *Scabiosa monspeliensis*, *Loeflingia baetica* and *Logfia clementei* in Tabernas-PSA. For these species a factorial ANOVA was carried out within each site comparing plant mass and number of individuals. A factorial ANOVA was also used to compare plant mass and number of individuals for species occurring in 2 sites (i.e. *Stipa capensis* in El Cautivo and Tabernas). All analyses were carried out using the Statistica package (v.6.0; StatSoft, Tulsa, Okla, USA).

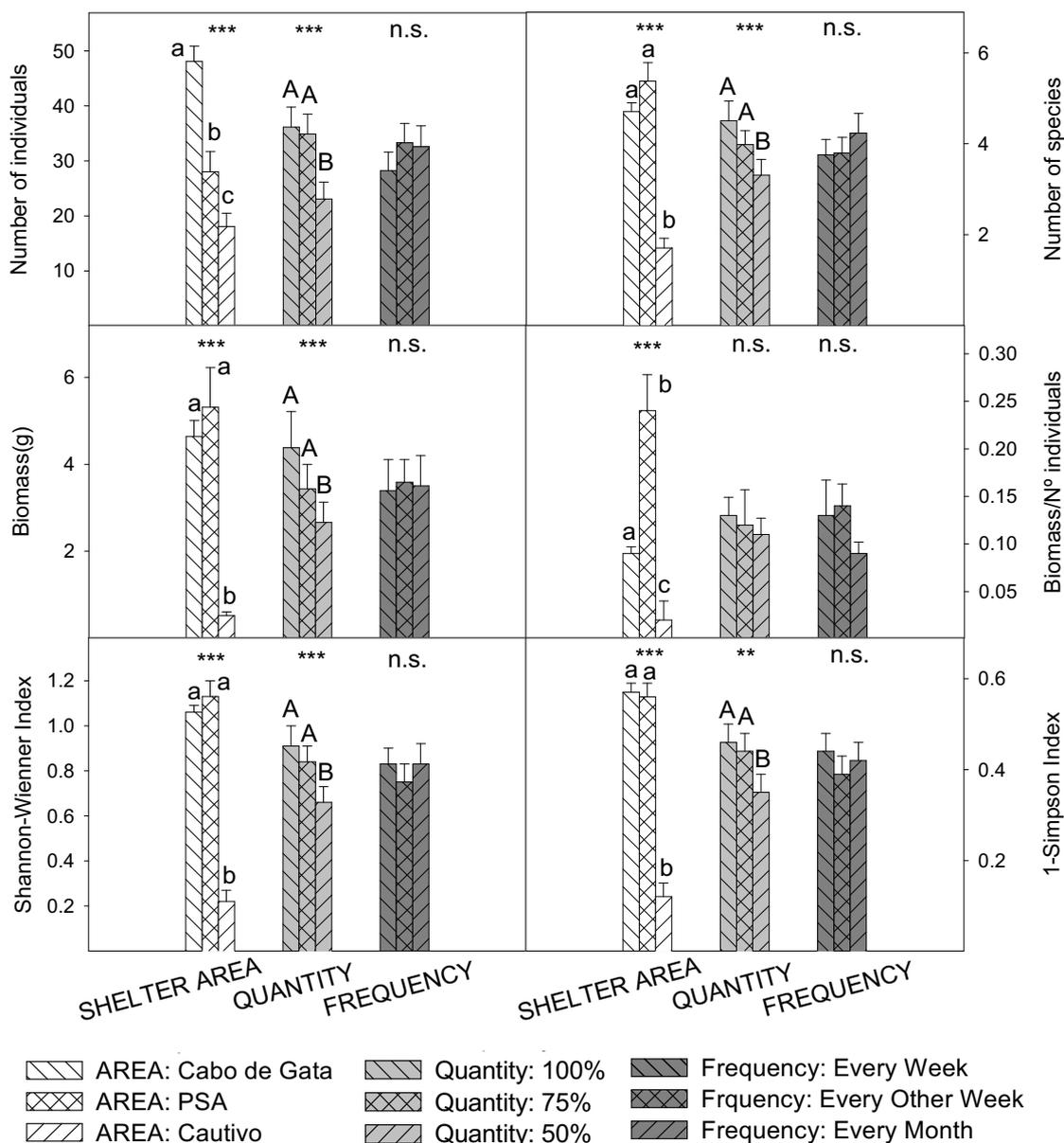


Figure 2.- Values of the variables measured at harvest in the three sites averaged \pm 1SE to main factors (site, water quantity and frequency). There were no three term and two term significant interactions (factorial ANOVA, site x quantity x frequency). Significance of each main factor is shown by * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), *** ($p < 0.001$) and ns (not significant), ANOVA $F_{2,108}$. Different letters within a factor show significant differences ($p < 0.05$) after Scheffé post-hoc test. $n = 45$ for each factor.

Results

Rainfall manipulations caused consistent changes in measured variables. Considering all 3 sites together, a 50% reduction in water availability did significantly affect the number of individuals and species, total plant mass, and diversity indices. However, a 25% reduction did not exert any significant effect (Figure 2). Similarly, no differences were detected due to

changes in rainfall frequency (Figure 2). Total plant mass under a 50% watering reduction was 23.5% smaller than mass in the 25% reduction treatment, and 40% smaller than control (Figure 2). The highest values were always found in control plots. Similar effects were recorded for number of individuals, number of species, and diversity indices (Figure 2). All these variables decreased 17-22% in the 50% treatment relative to the 25% treatment, and decreased 24-28% in the higher reduction relative to the control watering (Figure 2). There were no differences in individual plant mass among treatments. Rainfall manipulations produced significant changes on NDVI only with a 50% water reduction; smaller reductions or changes in rainfall frequency did not have significant effects (Table 3). We obtained values around 0.004 in the control and the 25% reduction treatments, and negative values for the 50% water reduction treatment (Table 3).

There were significant differences among sites in measured variables (Figure 2). In general, values in the Tabernas site were similar to the Cabo de Gata site (Figure 2), although the number of individuals in Cabo de Gata almost doubled that of Tabernas. Individual plant mass in Tabernas was almost 62% higher than in the other two places. Values in El Cautivo were the lowest in every variable measured (Figure 2), and differences among places were related to environmental conditions (Table 2). Although there were NDVI differences among sites, they did not follow the productivity pattern, they followed a pattern similar to the number of individuals (Figure 2 and Table 3).

VARIABLE	SHELTER AREA			<i>F</i>
	Cabo de Gata	Tabernas-PSA	El Cautivo	
Total number of species	29	42	12	
Biomass (g/m²)	84.577±10.633 a	92.918±7.957 a	23.201±3.044 b	F_{2,12} = 39.435 ***

Table 2.- Total number of species identified in each area and biomass measured in 5 rings installed outside each shelter. Different letters show significant differences ($p < 0.05$) after Scheffé post-hoc tests. Values are means \pm 1SE ($n=5$) for biomass. *F* value from ANOVA and its significance are shown in the last column. (*, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectively; ns =not significant).

The effect of some manipulations became apparent by analyzing each site separately (Figure 3). For instance, an intermediate watering frequency produced significantly higher values of biomass and more individuals in El Cautivo site than other treatments, and the intermediate and low event frequencies produced larger individuals than weekly waterings (Figure 3). No differences due to watering frequency were detected in the number of species or biodiversity indexes in this site (Figure 3). The overall decrease in water reduced all the variables analysed in El Cautivo site except biodiversity indices (Figure 3) while almost no significant differences were found in the other two areas (Figure 3).

A singular pattern appeared also in El Cautivo site, as the five rings corresponding to the 50% reduction + weekly watering produced no individuals and therefore no biomass at all. In the other two sites almost all variables measured reached the lowest values in this treatment (data not shown).

	Shelter Area (1)			Water Quantity (2)			Water Frequency (3)					
	χ^2	Cabo de Gata	PSA	Cautivo	χ^2	100%	75%	50%	χ^2	Every week	Every other week	Every month
NDVI (*10 ⁻³)	151.502 ***	55.82±3.48 a	-14.91±6.93 b	-42.64±2.73 c	6.876 *	4.04 ±8.41 A	4.11 ±7.79 A	-9.89 ±7.09 B	0.854 n.s.	2.53 ±7.80	-1.33 ±8.06	-2.93 ±7.66

Table 3.- Averaged NDVI values ± 1SE in the three sites and under different water quantity and frequency levels and χ^2 values for each of the main factors as result of a factorial Generalized Linear Models (site x quantity x frequency) with identity link functions and log-likelihood ratio tests with type-3 hypotheses. Different letters show significant differences at p < 0.05. There were no significant interactions. * and *** for p<0.05, and p<0.001, respectively; ns = not significant. n = 45 for each factor.

No differences were detected regarding common species. Rainfall manipulations did not seem to affect these species (data not shown). Only some differences were detected in *Stipa capensis*, as the number of individuals produced was higher in El Cautivo than in the Tabernas-PSA site (18.92± 2.23 vs. 9.02± 1.13). On the contrary, biomass and the ratio biomass/number of individuals were much higher in the Tabernas-PSA site (1.93 ± 0.26 vs. 0.57 ± 0.09; 0.24 ± 0.03 vs. 0.03 ± 0.001).

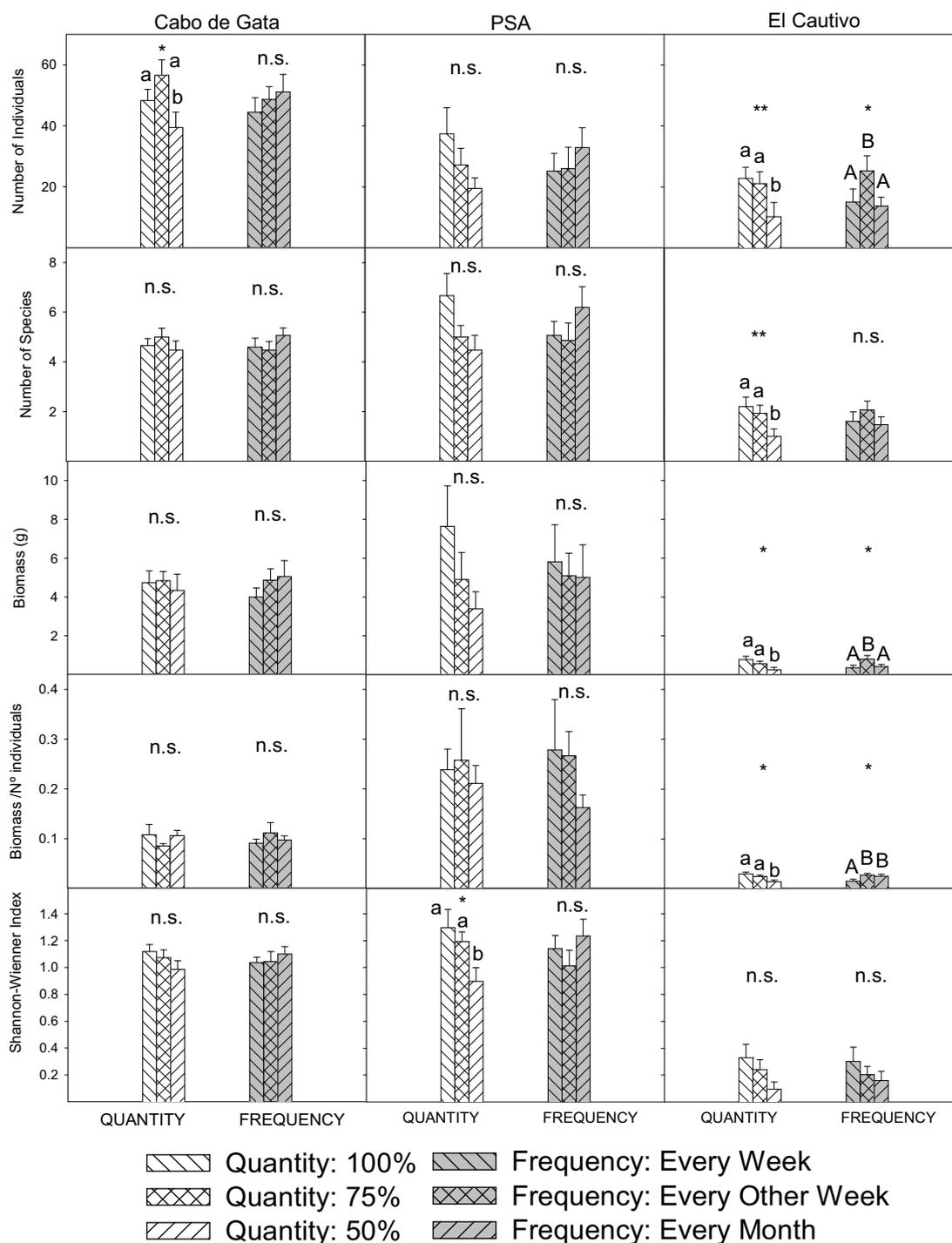


Figure 3.- Number of individuals and species, total and individual plant mass, and H' index in 3 field sites. Results of factorial ANOVA “Quantity x Frequency” for each area. Significance values ($F_{2,36}$) for each main factor are shown (*, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectively; ns =not significant). Different letters show significant differences ($p < 0.05$) after Scheffé post-hoc tests. Values are means \pm 1SE (n=15 for each factor).

Discussion

We found that a 50% reduction in the quantity of water supplied decreased plant productivity, plant cover (measured in terms of NDVI), and diversity of annuals in three semi-arid plant communities of south-east Spain, whereas neither smaller reductions, nor changes in the frequency of rain events or a combination of both had any effect. Although rainfall is unpredictable in arid systems and processes are pulsed (Schwinning *et al.* 2004) our regular watering allowed comparisons between treatments and supply patterns, providing insights into plant responses to predicted rainfall changes in quantity and frequency.

There is emerging evidence that rainfall variability, more than total rainfall, controls plant diversity and productivity in arid environments (Yahdjian & Sala 2006; Schwinning *et al.* 2003). Perhaps a variable supply of limiting resources promotes diversity by alternating competitive advantages over time, so that plants are able of using advantages gained in favorable times for persisting through more critical periods (Cheson & Huntly 1989). It is also known that mean annual precipitation correlates strongly with productivity (Huxman *et al.* 2004; Yahdjian & Sala 2006). Other research (Williams *et al.* 1998) has reported similar effects to our results in a Serengeti grassland but, by contrast, in more mesic grasslands net primary production, plant physiology and diversity were affected by both mean annual quantity and rainfall variability (Knapp *et al.* 2002; Fay *et al.* 2002). However, these changes did not affect dominant and subdominant species in the same way, as dominant species were unaffected because of greater tolerance to rainfall variability (Fay *et al.* 2003; Williams *et al.* 1998). Our results agree with such reports since we did not find differences caused by rainfall manipulations on the common species found in each site. Similarly, we found differences on productivity and species diversity caused by reduced rainfall, but no changes due to longer drought periods between events, as they did.

We did not obtain significant effects with 25% rainfall reduction, nor with different watering frequencies, because of the characteristic inter-annual climatic variability in our three sites. Inter-annual climate variability is the norm in arid environments (Jump & Peñuelas 2005, Lázaro *et al.* 2001). In our study sites, placed in the driest region of Europe (Capel-Molina

2000), inter-annual variability reaches 36% and intra-annual variability up to 207% (Lázaro *et al.* 2001). Data of Lázaro *et al.* (2001) suggests that plants in this area are not only adapted to low precipitation but also to high unpredictability. Most species tolerate such short-term variability through phenotypic plasticity (Jump & Peñuelas 2005), and the low and unpredictable rainfall events common in the area may have shaped communities adapted to such constraints. Additionally, research has reported small responses of species from stressful habitats compared to species from more mesic habitats (Novoplansky & Goldberg, 2001; Sher *et al.*, 2004, Reynolds *et al.* 2007), due to physiological constraints that prevent species from responding to pulses of resources (Chapin, 1991).

Similarly, some authors have proposed that species on arid and semiarid environments develop quick responses to rainfall events, taking advantage of different sources of water, and therefore influencing their persistence in these regions (Sala & Lauenroth 1982). They suggest that annual species in these environments are opportunistic “water spenders”, using water as fast as they can when it is abundant (Williams *et al.* 1998). Opportunistic species are able to respond with rapid growth following a rainfall event, even if exposed to water stress between events (Pugnaire *et al.* 1996). This behaviour could provide competitive advantage in environments where rain is scarce and unpredictable, tending to stabilize biomass (and therefore food web flows) in highly variable climates (Williams *et al.* 1998). This behaviour may explain the lack of response in our communities to changes in rainfall frequencies and small watering reductions.

While productivity and diversity were different among sites (Figure 2) because different environmental conditions (Table 2), the site x rainfall interaction produced no significant effects. Thus, patterns reported here can be extrapolated to other semiarid communities. No changes were detected even when factorial ANOVA was performed including biomass measured outside each shelter (Table 2) as a covariate.

Rings in El Cautivo site subjected to 50% water reduction and weekly rain pulses did not produce any individual; in the other two sites similar rings produced the lowest values in all variables. It is likely that the small quantity of water supplied in a single event was insufficient

to trigger germination or seedling survival. In arid and semi-arid ecosystems temporal variation in water availability and plant responses are nonlinearly related and exhibit thresholds behaviours (Snyder & Tartowski 2006; Padilla & Pugnaire 2007). It is known that the higher the proportion of sand in soil, the higher the water infiltration. The Cabo de Gata and Tabernas-PSA sites have sandy soils, while in El Cautivo it is silty (Solé *et al.* 1997; Cantón *et al.* 2003). In addition, El Cautivo site supports a high cover of biological soil crust mainly constituted by lichens and cyanobacteria, which decreases water infiltration (Solé *et al.* 1997; Kidron & Yair 1997; Eldridge *et al.* 2000). Because of this, runoff and evaporation are higher in El Cautivo and, when the lowest amount of water per event is supplied (the combination of 50% water reduction and weekly rain pulses), water availability is under the threshold that triggers germination or survival.

Climate models predict shifts in the intensity and size of rain events, with heavy events becoming more common and followed by longer drought periods between events (IPPC 2001; Rind *et al.* 1989). Often, plant responses depend on the previous year's precipitation. It has been shown that productivity after a drought period lags in its response to increased water, and that the lag is proportional to the duration of the drought (Yahdjian & Sala 2006). In addition, such responses depend on concurrent changes in other climatic variables e.g. CO₂ concentration, temperature increase (Sponseller 2007; Shaver *et al.* 2000). Our understanding of these potential changes is still small (Weltzin *et al.* 2003), and in this way our results have several implications for predicting the magnitude and direction of these changes in semiarid ecosystems. First, species richness, productivity, and plant cover do not respond easily to changes in rainfall magnitude or frequency, because arid and semiarid species are adapted to cope with great inter-annual variability and are able to take advantage of different portions of water (Sala & Lauenroth 1982; Williams *et al.* 1998). Second, productivity and diversity in these environments would be affected only by stronger changes in annual precipitation or longer drought periods between rain events. However, more research is needed to fully understand the response of arid and semiarid environments to changing rainfall patterns.

References

- Ackerman TL (1979). Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. *The Southwestern Naturalist*, **24**: 399-408.
- Agresti A (2002). *Categorical Data Analysis, 2nd Ed.* John Wiley and Sons Inc., New Jersey.
- Bendix J, Homeier J, Ortiz EC, Emck P, Breckle SW, Richter M, Beck E (2006). Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology*, **50**: 370-384.
- Bertiller MB, Beeskow AM, Coronato F (1991). Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments*, **21**: 1-11.
- Cantón Y, Solé-Benet A, Lázaro R (2003). Soil-geomorphology relations in gypsiferous materials of the Tabernas Desert (Almería, SE Spain). *Geoderma*, **115**: 193 – 222.
- Capel-Molina JJ (1986). *El clima de la provincia de Almería*. Publicaciones de la Caja de Ahorros de Almería, Almería, 262 pp.
- Capel-Molina JJ (2000). *El clima de la Península Ibérica*. Ariel Geografía, Barcelona.
- Chapin FS (1991). Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, **41**: 29-36.
- Chesson P, Huntly N (1989). Short-term instabilities and long-term community dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**: 293-298.
- De Luís M, García-Cano MF, Cortina J, Raventós J, González-Hidalgo JC, Sánchez JR (2001). Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland. *Forest Ecology and Management*, **147**: 25–37.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns L (2000). Climate extremes: observations, modelling and impacts. *Science*, **289**: 2068-2074.
- Eldridge DJ, Zaady E, Shachak M (2000). Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. *Catena*, **40**: 323-336.
- Fay PA, Carlisle JD, Danner BT *et al.* (2002). Altered Rainfall Patterns, Gas Exchange, and Growth in Grasses and Forbs. *International Journal of Plant Sciences*, **163**: 549-557.
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2003). Productivity responses to altered

- rainfall patterns in C₄- dominated grassland. *Oecologia*, **137**: 245-251.
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000). Altering Rainfall Timing and Quantity in a Mesic Grassland Ecosystem: Design and Performance of Rainfall Manipulation Shelters. *Ecosystems*, **3**: 308-319.
- Fox, GA (1990). Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*, **77**: 69-86.
- Ghazanfar SA (1997). The phenology of desert plants: a 3 year study in a gravel desert wadi in northern Oman. *Journal of Arid Environments*, **35**: 407-417.
- Harper CW, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD (2005). Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, **11**: 322-334.
- Huxman TE, Smith MD, Fay PA *et al.* (2004). Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, **429**: 651-654.
- IPCC (2001). *Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York.
- Jump AS, Peñuelas J (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, **8**: 1010-1020.
- Katz RW, Brown BG (1992). Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic Change*, **21**: 289-302.
- Kidron GJ, Yair A, (1997). Rainfall-runoff relationship over encrusted dune surfaces, Nizzana, western Negev, Israel. *Earth Surface Processes and Landforms*, **22**: 1169–1184.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in Mesic Grassland. *Science*, **298**: 2202-2205.
- Lázaro R, Rodríguez-Tamayo ML, Ordiales R, Puigdefábregas J (2004). El Clima. In: *Subdesiertos de Almería: naturaleza de cine* (eds Mota J, Cabello J, Cerrillo MI, Rodríguez-Tamayo ML), pp. 63 – 79. Consejería de Medio Ambiente- Junta de Andalucía, Almería.

- Lázaro R (2004). Implications of precipitation on vegetation of water-limited lands. *Recent Research Development in Environmental Biology*, **1**: 553 – 591.
- Lázaro R, Rodrigo FS, Gutiérrez L, Domingo F, Puigdefábregas J (2001). Analysis of a Thirty Year Rainfall Record (1967-1997) from Semi-Arid SE Spain: A Plant Ecological Perspective. *Journal of Arid Environments*, **48**: 373 – 395.
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*, **10**: 248-258.
- Maier AM, Perryman BL, Olson RA, Hild AL (2001). Climatic influences on recruitment of 3 subspecies of *Artemisia tridentata*. *Journal of Range Management*, **54**: 699-703.
- Mearns LO, Rosenzweig C, Goldberg R (1997). Mean and variance change in climate scenarios: methods, agricultural applications, and measures of uncertainty. *Climatic Change*, **35**: 367-396.
- Novoplansky A, Goldberg DE (2001). Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 199-208.
- Noy-Meir I (1985). Desert ecosystem structure and function. In: *Ecosystem of the world. Hot deserts and arid shrublands*. (eds Evenari M, Noy-Meir I, Goodall DW), pp. 93-103. Elsevier, Amsterdam.
- Padilla FM, Miranda JD, Pugnaire FI (2007). Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil*, **296**: 103-113.
- Padilla FM, Pugnaire FI (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, **21**: 489-495.
- Pake CE, Venables DL (1996). Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, **77**: 1427-1435.
- Palutikof JP, Goodess CM, Watkins SJ, Adcock ST, Trigo JM (1999). Scenarios for target areas – extreme events. In: *Final Report of the MEDALUS III Project (Mediterranean Desertification and Land Use)*. (eds Kirkby M), pp. 233 – 276. John Wiley & Sons, Chichester.

- Potts DL, Huxman TE, Enquist BJ, Weltzin JF, Williams DG (2006). Resilience and resistance of ecosystem functional response to a precipitation pulse in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, **94**: 23-30.
- Pugnaire FI, Haase P, Incoll LD, Clark SC (1996). Response of the tussock grass *Stipa tenacissima* to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology*, **10**: 265–274.
- Pugnaire FI, Lázaro R (2000). Seed bank understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of scrub age and rainfall. *Annals of Botany*, **86**: 807-813.
- Pugnaire FI, Luque MT, Armas C, Gutiérrez L (2006). Colonization processes in semi-arid Mediterranean old-fields. *Journal of Arid Environments*, **65**: 591-603.
- Reynolds HL, Mittelbach GG, Darcy-Hall TL, Houseman GR, Gross KL (2007). No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology*, **95**: 723–733.
- Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PR, de Soyza AG, Tremmel DC (1999). Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island. *Ecological Monographs*, **69**: 69-106.
- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989). Change in climate variability in the 21st century. *Climatic Change*, **14**: 537.
- Sala OE, Lauenroth WK (1982). Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**: 301-304.
- Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, Lauenroth WK (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, **69**: 40-45.
- Schwinning S, Starr BI, Ehleringer JR (2003). Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size. *Oecologia*, **136**: 252-260.
- Schwinning S, Sala OE, Loik ME, Ehleringer JR (2004). Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 191-193.
- Shaver GR, Canadell J, Chapin III FS *et al.* (2000). Global Warming and Terrestrial Ecosystems: A Conceptual Framework for Analysis. *Bioscience*, **50**: 871-882.
- Sher AA, Goldberg DE, Novoplansky A (2004). The effect of mean and variance in resource

- supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia*, **141**: 353-362.
- Snyder KA, Tartowski SL (2006). Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, **65**: 219-234.
- Solé-Benet A, Calvo A, Cerdà A, Lázaro R, Pini R, Barbero J (1997). Influences of micro-relief patterns and plant cover on runoff related processes in badlands from Tabernas (SE Spain). *Catena*, **31**: 23-38.
- Sponseller RA (2007). Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, **13**: 426-436.
- Suttle KB, Thomsen MA, Power ME (2007). Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, **315**: 640-642.
- Turner FB, Randall DC (1989). Net production by shrubs and winter annuals in Southern Nevada. *Journal of Arid Environments*, **17**: 23-36.
- Vidiella PE, Armesto JJ, Gutierrez JR (1999). Vegetation changes and sequential flowering after rain in the southern Atacama Desert. *Journal of Arid Environments*, **43**: 449-458.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S *et al.* (2003). Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *BioScience*, **53**: 941-952.
- White MA, Asner GP, Nemani RR, Privette JL, Running SW (2000). Measuring Fractional Cover and Leaf Area Index in Arid Ecosystems: Digital Camera, Radiation Transmittance, and Laser Altimetry Methods. *Remote Sensing of Environment*, **74**: 45-57.
- Wiegand K, Jeltsch F, Ward D (2004). Minimum recruitment frequency in plants with episodic recruitment. *Oecologia*, **141**: 363-372.
- Williams KJ, Wilsey BJ, McNaughton SJ, Banyikwa FF (1998). Temporally variable rainfall does not limit yields of Serengeti grasses. *Oikos*, **81**: 463-470.
- Woodell RJ, Mooney HA, Hill AJ (1969). The behaviour of *Larrea divaricata* (creosote bush) in response to rainfall in California. *Journal of Ecology*, **57**: 37-44.
- Yahdjian L, Sala OE (2006). Vegetation structure constraints primary production response to

water availability in the patagonian steppe. *Ecology*, **87**: 952-962.

Yin ZY, Guo QF, Ren H, Peng SL (2005). Seasonal changes in spatial patterns of two annual plants in the Chihuahuan Desert, USA. *Plant Ecology*, **178**: 189-199.

Capítulo 3

Respuesta del banco de semillas de especies anuales mediterráneas a cambios en los patrones de suministro hídrico

CAPÍTULO 3

RESPONSE OF A MEDITERRANEAN ANNUAL SEED BANK TO CHANGING PATTERNS OF WATER SUPPLY

Abstract

Climate change may produce deep effects on terrestrial ecosystems, however, changes of rainfall patterns is an important element of climate change almost unexplored, which may have large consequences on a wide range of biological processes such as seed germination, seedling establishment, plant growth, community composition and population and community dynamics. Climate change models forecast a reduction in annual precipitation and more extreme events (less rainy days and longer drought periods between rainfall events), together with seasonal changes. We experimentally addressed the response of the soil seed bank of a semiarid Mediterranean community to higher aridity and changes in seasonal rainfall patterns in two glasshouse experiments by modifying water supply both in amount and frequency. With different watering treatments we 1) simulated a delay in the onset of autumn rainfalls (i.e., a longer summer drought period) and 2) decreased watering amount and frequency as predicted by climate change models, changing also the seasonality of water supply. We found that delayed watering patterns led to delays in flowering time and decreases in productivity of the annual plant community. On the other hand, decreased watering amount and frequency, and altered seasonality, produced also a reduction in biomass and individuals recruited, but no changes was detected in flower phenology. Species diversity was not affected by watering delay; however it was reduced by changes in frequency, amount and seasonality. These data underline the need to consider rainfall patterns as another element that might alter seed bank dynamics and thus ecosystem structure and functioning. Therefore, the analysis of climate

change consequences must not depend on climatic means-based scenarios only, but it must take into account seasonal changes on rainfall quantity and event frequency that are expected.

Resumen

El cambio climático puede tener profundos efectos en los ecosistemas terrestres, sin embargo, los cambios de los patrones de precipitación son un elemento importante del cambio casi inexplorado, que puede tener una gran cantidad de consecuencias sobre un amplio número de procesos biológicos como la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas, el crecimiento de plantas, la composición de la comunidad y la dinámica de comunidades y poblaciones. Los modelos de cambio climático predicen un reducción anual de la precipitación y más eventos extremos (menos día de lluvia y períodos de sequía entre eventos más largos), junto a cambios estacionales. Nosotros hemos estudiado experimentalmente la respuesta del banco de semillas de una comunidad mediterránea semiárida a una mayor aridez y cambios en la distribución estacional de los patrones de lluvia en dos experimentos de invernadero mediante la modificación del suministro hídrico tanto en cantidad como frecuencia. Con diferentes tratamientos de riego nosotros 1) hemos simulado un retraso en el comienzo de las lluvias otoñales (i.e., un periodo sequía más largo) y 2) hemos disminuido la cantidad de agua en el riego y la frecuencia de los mismos imitando las predicciones hechas por los modelos climáticos, además de cambiar también la estacionalidad del suministro de agua. Hemos encontrado que el retraso de los riegos conduce a retrasos de la floración y disminuciones de productividad de la comunidad anual. Por otro lado, la disminución de la cantidad y frecuencia, y una estacionalidad alterada, producen también una reducción de la biomasa y del número de individuos, pero ningún cambio en la fenología. La diversidad de especie no fue afectada por el retraso de los riegos, pero, sin embargo, se vio reducida por cambios en la frecuencia, cantidad y estacionalidad de las precipitaciones. Estos datos subrayan la necesidad de considerar los patrones de lluvia como otro elemento que podría alterar la dinámica del banco de semillas y por tanto la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Por tanto, el análisis de las consecuencias del cambio climático no debe depender únicamente de escenarios basados en

cambios de la media, sino que debe tener en cuenta los cambios estacionales, de cantidad y frecuencia esperados.

Introduction

The soil seed bank has a strong influence on plant communities, affecting their structure, dynamics and functioning (Fenner 1985; Brown *et al.* 1979; Kemp 1989). There is wide evidence of its importance in arid ecosystems (Caballero *et al.* 2003) where many aspects have been studied, including its composition and density (Parmenter & MacMahon 1983; Pugnaire & Lázaro 2000), spatial variability (Aguilar & Sala 1997; Moro *et al.* 1997; Marone *et al.* 1998), temporal changes (Price & Joyner 1997; Mayor *et al.* 1999), age structure (Moriuchi *et al.* 2000), dispersal and post-dispersal flows (Harrington & Driver 1995; Marone *et al.* 1998), control of seed predation (Gutiérrez *et al.* 1997; Mandujano *et al.* 1997; Anderson & MacMahon 2001), as well as the links between soil seed bank and seedling emergence and recruitment (Inouye 1980; Cabin & Marshall 2000). Some attempts have evaluated the evolutive role of soil seed banks in population dynamics and viability (Cabin 1996; Cabin *et al.* 1998; Turelli *et al.* 2001). Surprisingly, however, the ecology and structure of soil seed banks of annual species in arid environments are not well understood, despite the large number of studies carried out and its importance for ecosystems biodiversity and function (Facelli *et al.* 2005).

In arid and semiarid ecosystems a high spatial and temporal variability is one of the most important characteristics of seed banks (Thompson 1987; Rundel & Gibson 1996), which is chiefly a consequence of, and response to, unpredictable precipitation patterns (Cohen 1966; Philippi 1993). The soil seed bank preserves the genetic variability of local populations through unfavourable periods (Harper 1977; Baskin & Baskin 1978; Grime 1979; Templeton & Levin 1979) while in favourable periods it supports population growth, enhancing species coexistence (Chesson 2000). This “storage effect” (Chesson 1994) is important for short-lived species and particularly for annual species. In arid regions with harsh, unpredictable environmental conditions this storage effect is assumed to be beneficial (Venable & Brown 1988; Bonis *et al.* 1995) as it has been widely confirmed in annual plant communities of Mediterranean-type

ecosystems (Inouye *et al.* 1980; Kemp 1989; Levassor *et al.* 1990; Russi *et al.* 1992). In fact, seed bank diversity and density in habitats characterized by a strong summer drought is among the highest in the world (Leck *et al.* 1989).

Scant and irregular rainfalls are the main constraints on plant productivity in arid ecosystems (Fischer & Turner 1978), where seeds of both perennial and annual species accumulate in the soil. The distinction between permanent and transient seed banks in these environments is weak, as germination rate depends on rainfall (Pugnaire & Lázaro 2000). Since the soil moisture threshold for germination varies among species (Pake & Venables 1996, Pugnaire *et al.* 2006), variability in rainfall amount and frequency should strongly influence community composition (Knapp *et al.* 2002). Seasonal changes in rainfall could have important consequences on plant communities and productivity (Yahdjian & Sala 2006), and the structure and functioning of terrestrial ecosystems could be vulnerable to temporal hydrological changes, even if changes in annual precipitation do not take place (Mearns *et al.* 1997; Knapp *et al.* 2002, Pugnaire *et al.* 2006). Moreover, despite most climate models forecast a tendency to increased aridity along with higher rainfall variability in the Mediterranean basin (IPPC 2001), the effects of changes in seasonal rainfall patterns have largely been unexplored (Fay *et al.* 2000). Climate change may thus have deep effects on terrestrial ecosystems since models forecast a reduction of annual precipitation, more extreme events (i.e., less rainy days and longer drought periods between events) and seasonal rainfall changes

We experimentally addressed the response of the soil seed bank of a semiarid Mediterranean community to higher aridity and changes in seasonal rainfall patterns by modifying watering supply. With different watering treatments we 1) simulated a delay in the onset of autumn rainfall (i.e., a longer summer drought periods) and 2) decreased watering quantity and frequency as predicted by climate change models, changing the seasonal availability of water. The beginning of autumn rains is a pivotal point since it determines the length of the summer and the end of the drought season (usually June-September). In Mediterranean ecosystems the only certainty is a summer drought, which defines strong annual cycles (Lázaro *et al.* 2001), and therefore the onset of the wet period launches many biological

processes after a period that could be lethal for some species (Padilla & Pugnaire 2007). We hypothesized that modified water supply patterns would affect plant diversity, biomass and phenology of the recruiting species.

Material and Methods

Two greenhouse experiments were carried out from October 2004 to July 2005 using soils from a semiarid Mediterranean plant community from the Tabernas desert (Almería, Spain, 37°5' N, 2°21' W, 500 m.a.s.l.) dominated by small shrubs such as *Artemisa barrelieri*, *A. hispanica* and *Phagnalon saxatile*, and annual species like *Bromus rubens*, *Reichardia tingitana* and *Stipa capensis*. Climate in this area is characterised by a mean annual precipitation of 242 mm and a drought period without rains from June to September. Mean annual temperature is 17.9 °C, with a mean maximum temperature of 10.7 °C in January and 34.7 °C in August; frosts, although possible in winter are not common (Lázaro *et al.* 2001). Sandy soils from mica-schists and quartzites are most common.

The soil seed bank of this community was collected in mid-October by randomly sampling within a 0.5 Ha area the first 3 centimetres of soil surface in 30 quadrats 20 x 20 cm, as in arid systems the soil seed bank is mainly found in the first 2 cm of soil (Childs & Goodall 1973). Samples were brought to the laboratory, thoroughly homogenized, sieved through a 2 mm mesh, and air-dried at room temperature for 36 h.

Delay in autumn water supply

Forty-five aluminium trays (29 cm long, 19 cm wide, and 4.5 cm deep) with their bases perforated to allow water drainage were filled up with a mixture 1:1 (volume) of perlite (Otavi Ibérica SLu; El Ejido, Almería, Spain) and type 2-3 vermiculite (Verlite®; Vermiculita y Derivados S.L., Gijón, Spain), and placed in a glasshouse under natural conditions of light and temperature. On 22 October, 60 cm³ of soil was spread on each tray forming a thin film. Afterwards each tray was assigned randomly to one of 5 treatments established according to the beginning of watering (M), M0 on 22/10/2004, M1 on 16/11/2004, M2 on 16/12/2004, M3 on

17/01/2005 and M4 on 25/02/2005, with 9 replicates per treatment. Trays were watered twice a week to saturation. Fertilization was supplied weekly by adding 175 ml of water containing 0.275 ml of fertilizer (7%N, 5%P₂O₅, 6%K₂O, COMPO, BASF Española S.A., Spain).

Altered patterns of water supply

Seventy-two PVC pots (14.5 cm in diameter, 21 cm high) were filled up with the same mixture as above. On 22 October, 18 cm³ of soil were spread on each pot. Three factors with two levels each were combined, including watering amount (100% and a reduction of 30%), number of watering events (normal and half the number), and seasonal distribution of watering (normal and altered). The altered seasonal pattern consisted of a reduction of 15% during spring and autumn, and an increase of 30% during winter. These reductions concurred with climate change forecasts (Rodrigo 2002). Thus, there were 8 treatments with 9 replicates per treatment. We used rainfall data from the Tabernas weather station (Confederación Hidrográfica del Sur, Ministerio de Medio Ambiente, Spain) as a reference of watering levels. Average values and mean number of rain events per month were calculated. At the beginning of the experiment 0.5 g of a slow-liberalization fertilizer (12-10-18, NPK, Ikebana, Quimunsa, Spain) were added to each pot. Plants grew in the same glasshouse for 36 weeks and fertilization was supplied monthly by adding 0.35 g of fertilizer.

Measured variables and data analysis

Every week all trays and pots were checked to identify individuals and species that set flowers. Every individual that bloomed was harvested. We recorded the flowering date and the aboveground mass of individuals after drying samples at 72 °C for 48 h. To the extent that it was possible, we identified, harvested, dried and weighted the individuals that died before flowering. The last plants were harvested on 4 July 2005.

During and at the end of both experiments we recorded mass and number of individuals of each species. At the end of the experiments we calculated species richness and Simpson (λ) and Shannon-Wiener (H') diversity indices. After harvest, each tray from the first experiment

was photographed and bryophyte cover was calculated using maximum likelihood supervised classification utility from ENVI (ITT Visual Information Solutions, Boulder, CO, USA). A system to hold the camera was built in order to guarantee that all pictures were taken at the same distance and position.

Significance of temporal differences in total biomass, number of individuals, and individual mass were tested by ANCOVA using sample date as covariate. A factor was considered significant when the interaction between this factor and the date was significant (following García-Serrano *et al.* 2005). Analyses were followed by pair's comparisons using Sidak adjustment for multiple comparisons. Differences at the end of the experiment due to watering manipulations on number of species, total mass, number of individuals, mean individual mass, and Simpson's (λ) and Shannon-Wiener's (H') biodiversity indices were tested by ANOVA. In the experiment on delayed watering, total mass, number of individuals, and individual mass of the most common species in the community, *Lophochloa pumilla*, *Phagnalon saxatile*, *Silene decipiens*, and *Stipa capensis*, were analysed separately using one-way ANOVA followed by honestly significant difference tests. In the experiment on altered patterns of water supply, total mass and number of individuals of the mentioned species, plus *Crassula tillaea* and *Loeflingia hispanica* were analysed similarly through factorial ANOVA. For these species, a Kaplan-Meier analysis was carried out to test whether the flowering date had been affected by rainfall manipulations. These analyses were followed by post-hoc paired comparisons using Cox's F test. Significance of Cox's F values were corrected by Bonferroni after adjusted by Legendre & Legendre (1998), which includes Hochberg's (1988) variation on Holm's (1979) method. In the first experiment, we repeated the Kaplan-Meier analysis using the number of days to flower from the first watering supplied. These analyses were repeated to check also if the delay of watering had any effects on the number of "wet days" needed for flowering. One-way ANOVA was used to check if there were significant differences on bryophytes cover due to delayed watering. Variables were normalized when required to avoid heteroscedasticity. All analyses were carried out with Statistica (v. 6.0; StatSoft, Tulsa, Okla.) and SPSS (v. 13.0.1, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) statistical packages.

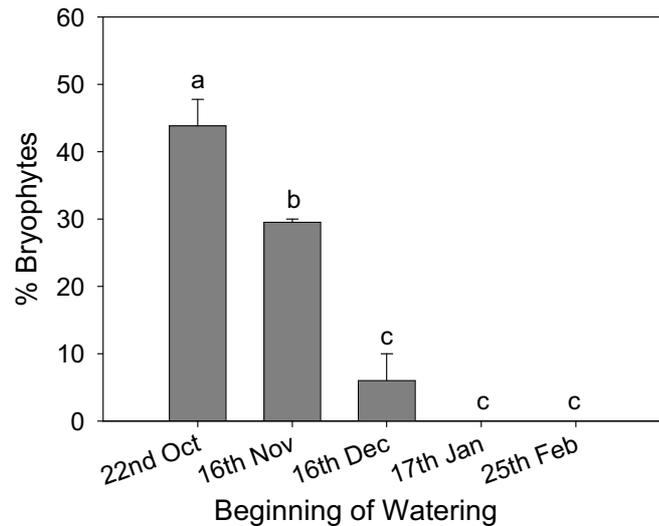


Figure 1.- Bryophyte cover (expressed as %) for each delay of watering. Bars are mean values \pm 1SE, $n = 9$. Different letters show significant differences between treatments at $p < 0.01$ after Scheffé post-hoc tests.

Results

Effects of delayed autumn watering

Bryophyte cover was clearly affected by the delay in the beginning of watering (ANOVA $F_{4, 40} = 62.0081$, $p < 0.001$, Figure 1). Cover varied from 44%, corresponding to no delay (M0), to 0% corresponding to the beginning of watering in January (M3) and February (M4). The delay of watering did also affect markedly the pattern of biomass gain with time (ANCOVA $F_{4, 800} = 21.153$; $p < 0.001$, Figure 2) and the recruitment of individuals (ANCOVA $F_{4, 800} = 7.938$; $p = 0.000$, Figure 2). At harvest, we recorded more than 3 times higher biomass in trays not subjected to delay (ANOVA $F_{4, 40} = 5.4209$, $p < 0.001$, Figure 2), and the total number of individuals recorded in the most-delayed treatment (M4) was half the individuals registered in the rest of manipulations (ANOVA $F_{4, 40} = 2.6577$ $p < 0.05$, Figure 2). Mean individual mass in trays subjected to no delay (M0) more than doubled that of the other treatments (ANOVA $F_{4, 40} = 3.5427$; $p < 0.05$). However, the delay of watering did not produce any significant effect on the number of species and biodiversity indices (ANOVA $F_{4, 40} < 0.900$; $p > 0.5$).

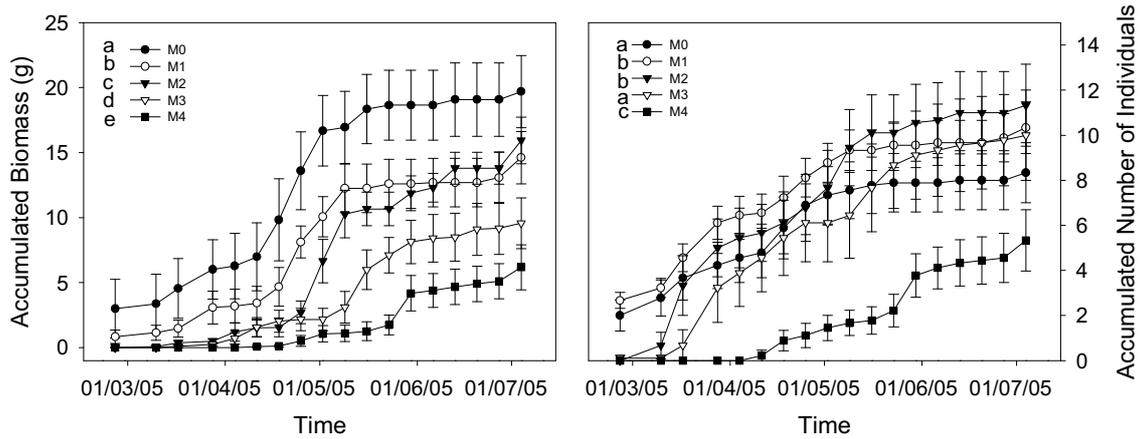


Figure 2.- Accumulated biomass and accumulated number of individuals for each delay of watering. Symbols represent average value \pm 1 SE for each date and treatment, n= 9. Different letters show significant differences ($p < 0.05$) between treatments (ANCOVA, Sidak adjustment for multiple comparisons).

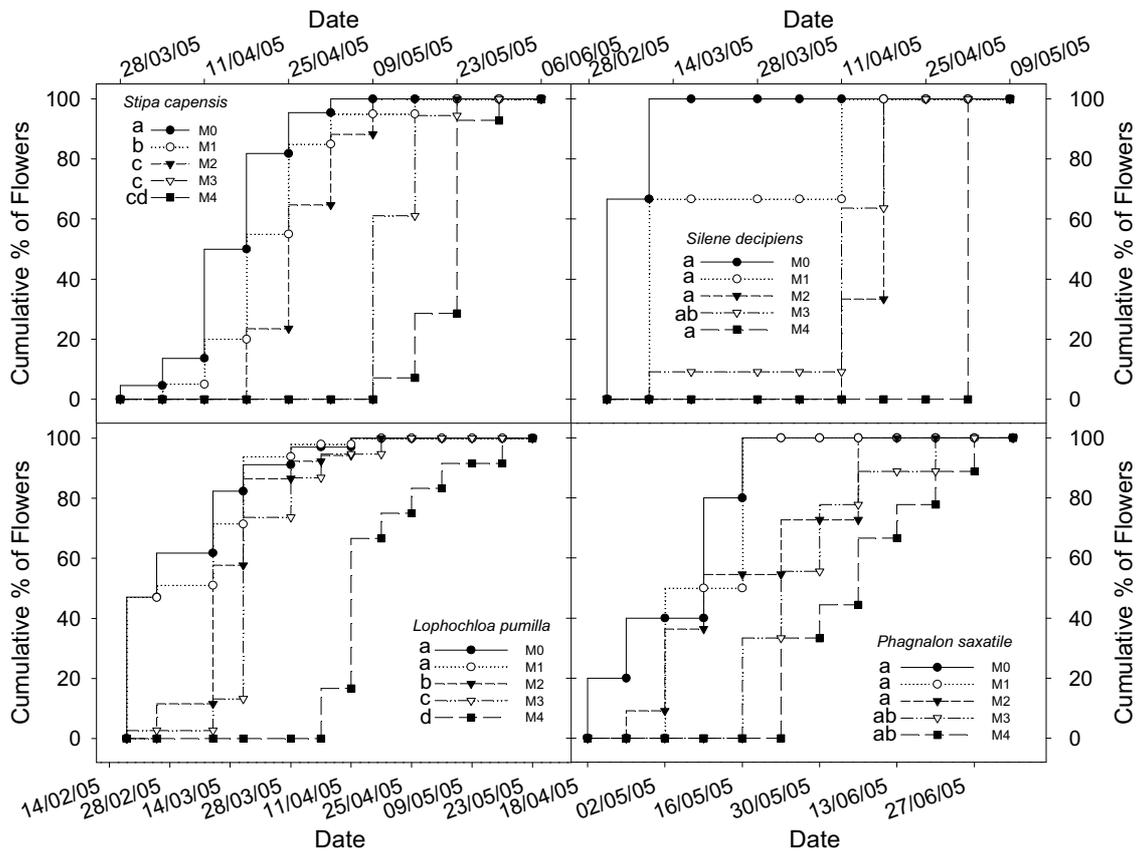


Figure 3.- Cumulative % flowers/ears for each species and delay of watering. X-axis represents flowering date. Different letters show significant differences between treatments for each species (Kaplan-Meier analysis; Cox's F test, $p < 0.05$).

Similar results were found with the commonest species but no significant differences were found when comparing the number of individuals and weight of the following species

Lophochloa, *Silene*, *Stipa* and *Phagnalon* (ANOVA, $p > 0.150$). On the contrary, we detected slight differences when the mean individual biomass of these species was analysed. The lowest values were observed in the trays subjected to M3 and M4 treatment; and there were no differences between M0, M1 and M2 (Tukey HSD test $p < 0.05$).

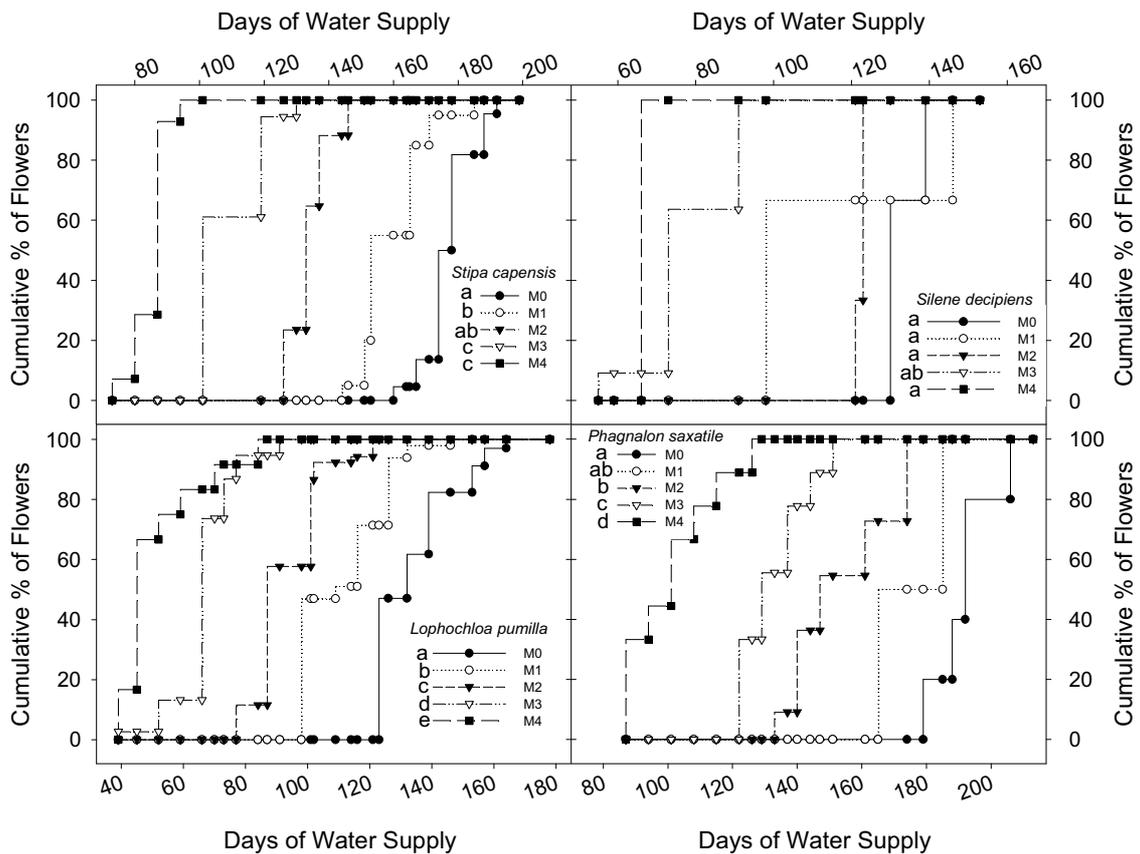


Figure 4.- Cumulative % flowers/ears for each species and delay of watering. X-axis represents the number of wet days required to flower from the beginning of the treatment. Different letters show significant differences between treatments for each species (Kaplan-Meier analysis; Cox's F test, $p < 0.05$).

Phenology data showed that the higher the delay in watering, the higher the delay in flowering of the studied species, but when data were analysed compared to the number of days elapsed from the beginning of watering (or number of "wet days"), we found that fewer watering days were needed when prolonged delays were applied. Kaplan-Meier analyses showed that there were differences not only in blooming time but also on the course of the experiment (Figures 3 and 4). We also found significant differences (one-way ANOVA) when

analyzing mean number of days needed for flowering from the beginning of watering (Table 1 and Figure 4).

	<i>Lophochloa pumilla</i>	<i>Silene decipiens</i>	<i>Phagnalon saxatile</i>	<i>Stipa capensis</i>
	$F_{4,91}=89.202^{***}$	$F_{4,105}=59.984^{***}$	$F_{4,26}=44.013^{***}$	$F_{4,70}=83.955^{***}$
M0	138.53± 2.49 a	141.33± 2.86 a	200.40± 5.75 a	181.82±1.75 a
M1	115.18± 2.15 b	131.67± 13.06 a	181.00± 9.90 a	163.15± 2.11 b
M2	96.73± 1.40 c	127.67± 2.86 b	158± 5.05 ab	138.65± 1.70 c
M3	71.53± 1.66 d	90.63± 3.49 c	136.89± 4.12 b	122.11± 1.05 d
M4	57.25± 3.72 d	73± 0.01 d	107.22± 4.54 c	104.93± 7.61 e

Table 1.- Mean number of wet days (\pm S.E.) needed for flowering from the beginning of watering for each of the commonest species and delay treatment (M). *F* values from the specific ANOVA are shown: *, ** and *** for $p<0.05$, $p<0.01$ y $p<0.001$ respectively; ns =not significant. Different letters within a specie show significant differences ($p<0.05$) between treatments after Scheffé post-hoc test.

Effects of altered patterns of water supply

The analysis of biomass gain with time showed that a reduction of water amount, higher torrentiality, and changes in seasonality significantly decreased aboveground biomass (Table 2 and Figure 5).

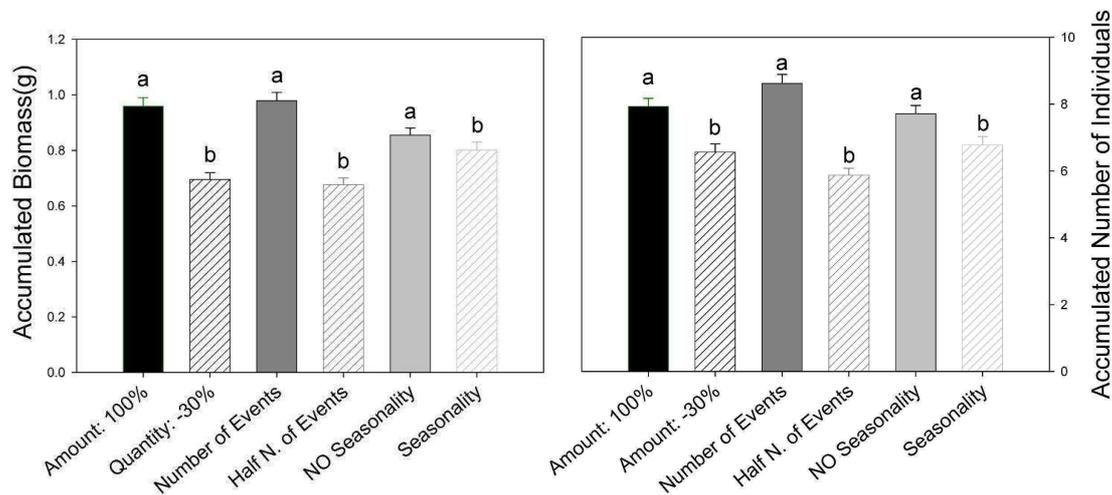


Figure 5.- Accumulated biomass (g) and accumulated number of individuals for each rainfall manipulations. Bars are mean values \pm 1SE. Different letters show significant differences ($p<0.05$) between the two levels of each single factor of our experimental design (ANCOVA $F_{1,1359}>11$ and $F_{1,1359}>15$, respectively; Sidak's adjustment for multiple comparisons).

However, these factors significantly interacted, particularly “amount x seasonality” and “number of events x seasonality” (Table 2). Altered seasonality together with fewer watering events produced a decrease of up to 30% in biomass at harvest (Figure 6a). On the other hand, altered seasonality with no changes in the number of events increased aboveground biomass (Figure 6a). We detected similar results with the “amount x seasonality” interaction except that differences created by an altered seasonality on its own were smaller and not significant (Figure 6b). Altered watering patterns also reduced total number of individuals by 19% (amount factor) 32% (torrentiality) and 12 % (seasonality; Table 2 and Figure 5), but there were some two-term significant interactions, “amount x torrentiality” and “torrentiality x seasonality” (Table 2). In the first one, altered torrentiality decreased the number of individuals, but decreases were higher (from 37.1 to 47.5%) if the number of events was reduced simultaneously with amount (Figure 7a). In the “torrentiality x seasonality” interaction, altered number of events did not produce changes in total number of individuals unless alteration of seasonality was applied at the same time, and altered frequency and seasonality together reduced the number of total individuals by 50% (Figure 7b).

MODEL	Amount (A)	Events (E)	Seasonality (S)	A*E	A*S	E*S	A*E*S
Accumulated biomass (g)	69.491***	102.452***	11.068***	0.261ns	15.174***	104.727***	0.012ns
Accum. Individuals	51.284***	150.371***	26.434***	36.439***	0.650ns	126.420***	1.975ns
Ratio	5.862*	3.309ns	4.746*	4.243*	15.228***	5.789*	3.425ns

Table 2.- *F* values for ANCOVA on accumulated biomass, accumulated number of individuals and their ratio s. *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectively; ns =not significant.

Both amount and seasonality reduced mean individual mass (13 and 15% respectively, Table 2), and we detected two-term significant interactions (Table 2). In the “amount x number of events” interaction the value reached whith no reduction of quantity and number of events was around 20% higher than in other combinations. However, the “amount x seasonality” interaction increased around 30% this variable when seasonality was altered with no amount reduction. We found similar results in the interaction “number of events x seasonality”, the

maximum value was reached when seasonality was altered with reduced torrentiality; this value being at least 20% higher than the rest of combinations.

MODEL	Amount(A)	Events(E)	Seasonality(S)	A*E	A*S	E*S	A*E*S
Simpson Index	6.2569*	6.2829*	6.8373*	6.0972*	2.8936ns	0.1621ns	3.7480ns
Shannon-Wiener Index	6.792*	7.996**	5.344*	4.846*	2.225ns	0.007ns	1.737ns
Number of species	8.5156**	13.3056***	3.3264ns	4.0249*	0.8316ns	0.0333ns	0.1331ns

Table 3.- F values for ANOVA ($F_{1,64}$) on biodiversity indices and number of species. *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectively; ns =not significant. Significant differences are shown with bold letters.

Altered watering had a significant effect on diversity and species composition (Table 3). Reduced amount and increased torrentiality decreased diversity. However, a reduction of species was also found with amount and number of events reduced (Table 3). Altered seasonality did also reduce diversity, but not in all studied variables.

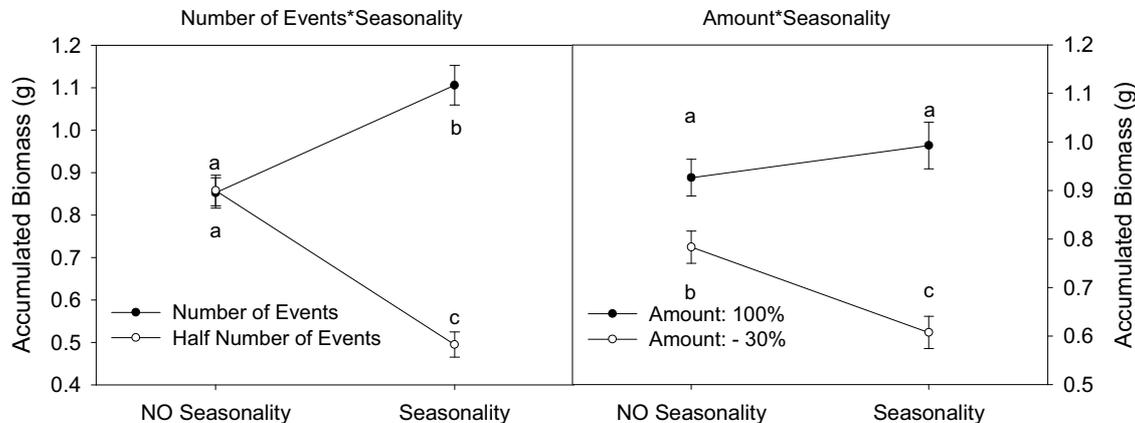


Figure 6.- Accumulated biomass (g) for each rainfall manipulations. Bars are mean values $\pm 1SE$. Different letters show significant differences between the 4 levels of the “Number of Events x Seasonality” interaction (7.a) and the “Quantity x Seasonality” interaction (7.b) (ANCOVA, Sidak’s adjustment for multiple comparisons $p < 0.05$).

No significant differences in the number of individuals, biomass or mean individual mass were detected in the species *Crassula tillaea*, *Loeflingia hispanica*, *Lophochloa pumilla*, *Phagnalon saxatile*, *Silene decipiens*, and *Stipa capensis*. We observed only a significant

decrease in *Stipa capensis*, in which a reduction of 30% in watering amount diminished total biomass by around 55%, and individual biomass by 61%.

No phenological differences were observed in response to changes in amount, number of events and watering seasonality (Kaplan-Meier analysis, $p \ll 0.05$).

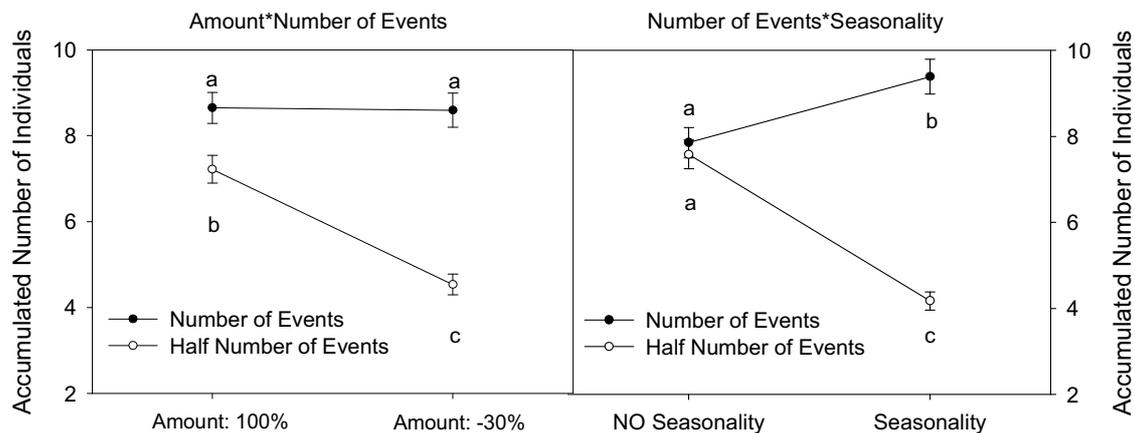


Figure 7.- Accumulated number of individuals for each rainfall manipulations. Bars are mean values $\pm 1SE$. Different letters show significant differences between the 4 levels of the “Quantity x Number of Events” interaction (9.a) and the “Number of Events x Seasonality” interaction (9.b) (ANCOVA, Sidak’s adjustment for multiple comparisons $p < 0.05$).

Discussion

Effects of delayed autumn watering

Our results showed that a delay in the beginning of watering decreased aboveground productivity, number of individuals and mean individual mass. These data suggest that a delay in the beginning of autumn precipitation i.e., a longer summer drought period, could have a great impact in semiarid plant communities. In our study area a recurrent summer drought marks strong annual cycles (Lázaro *et al.* 2001), and a delay in the starting of new rains seems is decisive to trigger germination of annual species.

Research has reported temperature as a factor responsible for phenological changes such as flowering, fruit ripening, and leaf unfolding and shedding in plant species (Schwartz *et al.* 2006; Menzel 2005; Menzel *et al.* 2006; Peñuelas & Filella 2001). However, here showed that a delay in water supply is also of great importance for flowering. The higher the delay of watering, the higher the delay of flowering, which entails that more prolonged summer droughts

would delay phenology under climate change scenarios. These data are in agreement with research conducted in more mesic Mediterranean environments (Peñuelas *et al.* 2002; Gordo y Sanz 2005), which reported significant correlations between precipitation and life cycles. Importantly enough, changes in flowering date could lead to a reduction in the number of fruits, number of seeds and seedling recruitment (Peñuelas *et al.* 2004), affecting plant communities at a long-term scale (Peñuelas *et al.* 2002). Indeed, productivity in arid environments is water limited (Fischer & Turner 1978), and the reductions in size and number of seeds produced due to changes in rainfall patterns could imply a reduction in the genetic variability of these communities, turning them into communities that are more sensitive to unfavourable conditions (Harper 1977; Baskin & Baskin 1978; Grime 1979; Templeton & Levin 1979). Also, this likely seed size reduction relates to seedling performance and establishment and survival (Bonfil 1998; Leishman & Westoby 1994; Benard & Toft 2007). The time at which a seedling emerges can determine its fate; early emergence increasing seedling survival and growth (Castro 2006) even if survival due to early emergence is greater in perennial than in annual species (Verdu & Traveset 2005). It is also possible that phenology changes might be accompanied by decoupling of species interactions, such the interaction between plants and their pollinators, or between birds and their plant and insect food supply (Peñuelas *et al.* 2002), as described for climate warming (Peñuelas & Filella 2001).

No effect of delayed watering was detected in community diversity (measured by species number and biodiversity indices) likely due to a change in the number of species recruited. However, we reported a clear impact on bryophytes, disappearing with marked delays, probably because they need colder temperatures to thrive.

Some of the effects reported here for delayed watering (i.e., on mass and delayed flowering) could be due to light and temperature changes. Thus, later flowering in treatments subjected to later watering, and the necessity of fewer “wet days” for flowering was probably due to an increase of temperatures and light along the course of the experiment. However, the delay in the beginning of autumn rains in the field would also be coupled with changes in light

and temperature, and since we followed species life cycle and did not change light and temperature patterns, our experiment coarsely recreated field light and temperature dynamics.

Effects of altered patterns of water supply

Our data show that altered watering patterns produce changes beyond productivity. These alterations are quite complex, as reflected by the significant interactions found in all statistical analyses, and mean that changes in amount, number of events, and seasonal distribution of watering have, in a single or combined way, negative effects on productivity. This statement agrees with other reports where ecosystem productivity was determined by both rainfall amount and its temporal distribution (Knapp *et al.* 2001; Fay *et al.* 2003).

Surprisingly, we found that altered seasonality with no changes in the number of events increased aboveground biomass. Similarly, we obtained an increase of around 30% in the mean individual mass when seasonality was altered with no water reduction, and similar results with the “number of events x seasonality” interaction, getting the highest value when seasonality was altered along with reduced torrentiality. These effects on biomass and number of individuals when seasonality interacted with any of the other factors might be an experimental artefact. With only a change in seasonal rainfall distribution, productivity increased markedly probably due to the existence at the same time of more water and milder temperatures inside the glasshouse in winter. This increase, however, could be significant if we think on climatic models that forecasts concurrent changes of rainfall patterns and increased temperatures (IPPC 2001; Jones *et al.* 1999).

Changes in species composition and diversity indexes are easier to analyze, since there is only one significant interaction (quantity x number of events). Reduced amount and increased torrentiality decreased diversity in our experiment. However, seasonal rain distribution had less importance. There are reports of similar changes in plant community composition (Knapp *et al.* 2002; Lloret *et al.* 2004). These changes could compromise the response and functioning of ecosystems, since its species composition and structure affect ecosystem stability and resilience (Chapin *et al.* 1997; Chapin & Shaver 1985; Cramer *et al.* 1999; Lauenroth *et al.* 1978) and

damp the effects of extreme events (Lawton & Brown 1993; McNaughton 1993; Tilman & Downing 1994; Walker 1992).

Except for *Stipa capensis*, which reduced its mass and mean individual weight in response to a 30% decrease of rainfall, no other changes were detected in response to changes in amount, torrentiality, or rainfall seasonality. Similar results were found by Williams *et al.* (1998) in a Serengeti grassland, although annual net primary production, plant physiology and diversity were affected by both mean annual quantity and rainfall variability in a more mesic grassland (Knapp *et al.* 2002; Fay *et al.* 2003). These changes, however, did not affect dominant or subdominant species in the same way, being dominant species unaffected because of their greater tolerance to rainfall variability (Fay *et al.* 2003; Williams *et al.* 1998). Our results agree with such reports since we did not find differences due to watering manipulations in the most common species.

Some authors have proposed that species from arid and semiarid environments are adapted to respond quickly to rainfall events, taking advantage of different portions of water, and therefore influencing their persistence in these regions (Sala & Lauenroth 1982). Generally annual plants from arid and semiarid ecosystems respond fast to rain pulses, germinating, growing and producing a high number of seeds in a short period of time (Holmgren *et al.* 2006). In this sense, some species from these environments are opportunistic “water spenders”, maximizing water uptake when it is abundant (Pugnaire *et al.* 1996, Williams *et al.* 1998), and are able to adjust their growth rate to water supply, which could provide a competitive advantage in environments where rain is scarce.

Rainfall is known to affect leaf and flower phenology even in regions with plenty water supply (Wielgolaski 2001), although it is more determinant in dry regions. It stimulates greenup onset and determines the duration of growth and flowering in desert plants (Fox 1990; Abd El-Ghani 1997; Ghazanfar 1997). It has also been shown to affect leafing and flowering phenology in Mediterranean species (Peñuelas *et al.* 2002) and of trees in tropical dry forests (Borchert 1994). However, there are other studies that report non-significant effects of soil moisture on phenology (Dunne *et al.* 2003; Peñuelas *et al.* 2002), and our data are consistent with them

probably because our species show a more drought-tolerant behaviour. In this way, there are reports of small phenological responses to rainfall patterns in more drought-tolerant species (Peñuelas *et al.* 2004; Peñuelas *et al.* 2002).

In conclusion, we found that altered watering patterns could lead to changes in flowering and productivity in a semiarid annual plant community. Delayed watering patterns led to delays in flowering and reduced productivity. Furthermore, decreased water amount and frequency, and altered seasonality produced a reduction in plant size and number of individuals recruited, but no changes in flowering phenology. Species diversity was not affected by watering delay, but it did by changes in frequency, water amount and seasonality. These alterations are quite complex, as reflected by the significant interactions found in all statistical analyses, and mean that changes in amount, number of events, and seasonal distribution of watering have, individually or combined, negative effects on productivity and species diversity. These data allow us to stress the need of considering rainfall patterns as another element that might alter ecosystem structure and functioning. Thus, the analysis of climate change consequences must not depend on climatic mean-based scenarios (Katz y Brown 1992) but must take into account seasonal changes on rainfall quantity and frequency (Mearns *et al.* 1997).

References

- Abd El-Ghani NM (1997). Phenology of ten common plant species in western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **35**: 673-683.
- Aguiar MR, Sala OE (1997). Seed distribution constraints the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*, **78**: 93-100.
- Anderson CJ, MacMahon JA (2001). Granivores, exclosures and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments*, **49**: 343-355.
- Baskin JM, Baskin CC (1978). The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological conservation*, **14**: 125-130.
- Bernard RB, Toft CA (2007). Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, **168**: 1027-1033.
- Bonfil C (1998). The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **85**: 79-87.
- Bonis A, Lepart J, Grillas P (1995). Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary variable habitat. *Oikos*, **74**: 81-92.
- Borchert R (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**: 1437-1449.
- Brown JH, Reichman OJ, Davidson DW (1979). Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 201-227.
- Caballero I, Olano JM, Loidi J, Escudero A (2003). Seed bank along a semi-arid gypsum gradient in Central Spain. *Journal of Arid Environments*, **55**: 287-299.
- Cabin RJ, Marshall DL (2000). The demographic role of soil seed banks I. Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground populations of the desert mustard, *Lesquerella fendleri*. *Journal of Ecology*, **88**: 283-292.

- Cabin RJ (1996). Genetic comparisons of seed bank and seedling populations of a perennial desert mustard, *Lesquerella fendleri*. *Evolution*, **50**: 1830-1841.
- Cabin RJ, Mitchell RJ, Marshall DL (1998). Do surface plant and soil seed bank populations differ genetically? A multipopulation study of the desert mustard, *Lesquerella fendleri* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **85**: 1098-1109.
- Castro J (2007). Short delay in timing of emergence determines establishment success in *Pinus sylvestris* across microhabitats. *Annals of Botany*, **98**: 1233-1240.
- Chapin FS, Shaver GR (1985). Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*, **66**: 564-576.
- Chapin FS, Sala OE, Burke IC *et al.* (1997). Ecosystem consequences of changing biodiversity. *BioScience*, **48**: 45-52.
- Chesson P (1994). Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology*, **45**: 227-276.
- Chesson P (2000). Mechanism of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 343-366.
- Childs S, Goodall DW (1973). Seed reserves of desert soils. *US/IBP Desert Biome Research Memorandum RM*: 73-75.
- Cohen D (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, **12**: 119-129.
- Cramer W, Shugart HH, Noble IR *et al.* (1999). Ecosystem composition and structure. In: Walker *et al.* (Eds.) *The terrestrial biosphere and global change – implications for natural and managed ecosystems*. Pp. 190-228. Cambridge University Press.
- Dunne JA, Harte J, Taylor KJ (2003). Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, **73**: 69-86.
- Facelli JM, Chesson P, Barnes N (2005). Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology*, **86**: 2998-3006.

- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2003). Productivity responses to altered rainfall patterns in C₄-dominated grassland. *Oecologia*, **137**: 245-251.
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000). Altering Rainfall Timing and Quantity in a Mesic Grassland Ecosystem: Design and Performance of Rainfall Manipulation Shelters. *Ecosystems*, **3**: 308-319.
- Fenner M (1985). *Seed ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- Fischer RA, Turner NC (1978). Plant productivity in arid and semi-arid zones. *Annual Review Plant Physiology*, **29**: 277-317.
- Fox GA, (1990) Drought and the evolution of the flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*, **77**: 1508-1518.
- García-Serrano H, Escarré J, Garnier E, Sans FX (2005). A comparative growth analysis between alien invader and native *Senecio* species with distinct distribution ranges. *Ecoscience*, **12**: 35-43.
- Ghazanfar SA (1997). The phenology of desert plants: a 3 year study in a gravel desert wadi in northern Oman. *Journal of Arid Environments*, **35**: 407-417.
- Gordo O, Sanz JJ (2005). Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, **146**: 484-495.
- Grime JP (1979). *Plant Strategies and Vegetation*. Wiley, Chichester, 222pp.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera S, Contreras LC, Jaksic FM (1997). Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia*, **109**: 398-406.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*, Academic Press, London, UK.
- Harrington GN, Driver MA (1995). The effect of fire and ants on the seed-bank of a shrub in a semi-arid grassland. *Australian Journal of Ecology*, **20**: 538-547.
- Hochberg Y (1988). A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika*, **75**: 800-803.
- Holm S (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, **6**: 65-70.

- Holmgren M, Stapp P, Dickman CR, *et al.* (2006). Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in ecology and environment*, **4**: 87-95.
- Inouye RS (1980). Density-dependent germination response by seeds of desert annuals. *Oecologia*, **46**: 235-238.
- Inouye RS, Byers GS, Brown JH (1980). Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology*, **20**: 538-547.
- IPCC (2001). *Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York.
- Jones PD, New M, Parker DE, Martin S, Rigor IG (1999). Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Reviews of Geophysics*, **37**: 173-199.
- Katz RW, Brown BG (1992). Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic Change*, **21**: 289-302.
- Kemp PR (1989). Seed banks and vegetation processes in deserts. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds.) *Ecology of soil seed banks*, pp. 257-281. Academic Press, San Diego, CA, US.
- Knapp AK, Briggs JM, Koelliker JK (2001). Frequency and Extent of Water Limitation to Primary Production in a Mesic Temperate Grassland. *Ecosystems*, **4**: 19-28.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in Mesic Grassland. *Science*, **298**: 2202-2205.
- Lauenroth WK, Dodd JL, Sims PL (1978). The effects of water and nitrogen induced stresses on plant community structure in a semiarid grassland. *Oecologia*, **36**: 211-222.
- Lawton JH, Brown VK (1993). Redundancy in ecosystems. In: Schulze ED, Mooney HA (Eds.) *Biodiversity and Ecosystem Function*. Pp. 255-270. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Lázaro R, Rodrigo FS, Gutiérrez L, Domingo F, Puigdefábregas J (2001). Analysis of a Thirty Year Rainfall Record (1967-1997) from Semi-Arid SE Spain: A Plant Ecological Perspective. *Journal of Arid Environments*, **48**: 373 – 395.

- Leck MA, Parker VT, Simpson RL, (1989). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, 462pp.
- Legendre P, Legendre L (1998). *Numerical Ecology* (2nd English Edition). Elsevier, Amsterdam.
- Leishman MR, Westoby M (1994). The role of seed size in seedling establishment in dry soil-conditions - experimental-evidence from semiarid species. *Journal of Ecology*, **82**: 249-258.
- Levassor C, Ortega M, Peco B (1990). Seed bank of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **1**: 339-344.
- LLoret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*, **10**: 248-258.
- Mandujano MC, Golubov J, Montaña C (1997). Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, **36**: 259-266.
- Marone L, Rossi BE, Horno ME (1998). Timing and spatial patterning of seed distribution in a South American warm desert. *Plant Ecology*, **137**: 143-150.
- Mayor MD, Bóo RM, Peláez DV, Elía OR (1999). Soil seed bank variation with depth in the Providence of La Pampa, Argentina. *Phyton*, **64**: 141-148.
- McNaughton SJ (1993). Biodiversity and function in grazing ecosystems. *Ecological studies*, **99**: 361-384.
- Mearns LO, Rosenzweig C, Goldberg R (1997). Mean and variance change in climate scenarios: methods, agricultural applications, and measures of uncertainty. *Climatic Change*, **35**: 367-396.
- Menzel A (2005). Temperature response rates from long-term phenological records. *Climate Research*, **30**: 21-28.
- Menzel A, Sparks T, Estrella N *et al.* (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**: 1969-1976.

- Moriuchi KS, Venable DL, Pake CE, Lange T (2000). Direct measurement of the seed bank age structure of a Sonoran Desert annual plant. *Ecology*, **81**: 1166-1168.
- Moro MJ, Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J (1997). Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology*, **11**: 425-431.
- Padilla FM, Pugnaire FI (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, **21**: 489-495.
- Pake CE, Venables DL (1996). Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, **77**: 1427-1435.
- Parmenter RR, MacMahon JA (1983). Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystems: the role of shrubs. *Oecologia*, **59**: 145-156.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Responses to a warming world. *Science*, **294**: 793-795.
- Peñuelas J, Filella I, Zhang X et al. (2004). Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*, **161**: 837-846.
- Peñuelas J, Filella I, Comas P (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **8**: 531-544.
- Philippi T (1993). Bet hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *American Naturalist*, **142**: 474-487.
- Price MV, Joyner JW (1997). What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank. *Ecology*, **78**: 764-773.
- Pugnaire FI, Lázaro R (2000). Seed bank understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of scrub age and rainfall. *Annals of Botany*, **86**: 807-813.
- Pugnaire FI, Luque MT, Armas C, Gutiérrez L (2006). Factors affecting shrub colonization in semi-arid Southeast Spain. *Journal of Arid Environments*, **65**: 591-603.
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J, Cueto M, Incoll LD, Clark SC (1996). Facilitation and succession under the canopy of the leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, **76**: 455-464.

- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989). Change in climate variability in the 21st century. *Climatic Change*, **14**: 537.
- Rundel PW, Gibson AC (1996). Ecological communities and processes in a Mojave desert ecosystem. Cambridge: Cambridge University Press.
- Russi L, Cocks PS, Roberts EH (1992). Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 763-771.
- Sala OE, Lauenroth WK, (1982). Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**: 301-304.
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A (2006). Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, **12**: 343-351.
- Templeton AR, Levin DA (1979). Evolutionary consequences of seed pool. *American Naturalist*, **114**: 232-249.
- Thompson K (1987). Seeds and seed banks. In : Rorison IH, Grime JP, Hunt R, Hendry AF, Lewis DH (eds). *Frontiers of comparative plant ecology*. London: Academic Press.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363-365.
- Turelli M, Schemske DW, Byerlychudek P (2001). Stable two-allele polymorphisms maintained by fluctuating fitnesses and seed banks: protecting the blues in *Linanthus parryae*. *Evolution*, **55**: 1283-1298.
- Venable D, Brown JS (1988). The selective interaction of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, **108**: 124-132.
- Verdú M, Traveset A (2005). Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, **86**: 1385-1394.
- Walker BH (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18-23.
- Wielgolaski FE (2001). Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology*, **45**: 196-202.
- Williams KJ, Wilsey BJ, McNaughton SJ, Banyikwa FF (1998). Temporally variable rainfall does not limit yields of Serengeti grasses. *Oikos*, **81**: 463-470.

Yahdjian L, Sala OE (2006). Vegetation structure constraints primary production response to water availability in the patagonian steppe. *Ecology*, **87**: 952-962.

Capítulo 4

Respuesta fenológica y reproductiva de un arbusto semiárido a pulsos de agua

CAPÍTULO 4

PHENOLOGICAL AND REPRODUCTIVE RESPONSES OF A SEMIARID WOODY SHRUB TO PULSED WATERING

Abstract

Climate change models forecast a reduction in annual precipitation and more extreme events, which may have deep effects on terrestrial ecosystems. Water availability is often the most limiting factor for plant activity in arid environments. In such environments, water availability is highly pulsed, and discrete rainfall events interspersed with drought periods are important components of the annual water supply. Vegetation not only responds to rainfall quantity, but also to variations in time, and relatively small changes in rainfall frequency (i.e. pulsed inputs) can have strong effects on vegetation. We tested the effects of fewer rain events on flower and fruit phenology, and reproductive success of a small shrub species from SE Spain on a glasshouse trial. We found that, by altering water supply we caused a strong alteration of pots drying dynamics, as well as a decrease in the water content at the end of watering cycles, producing some changes on *Phagnalon saxatile*. Flower and fruit phenology were not significantly affected by this. On a same way, no changes on the number of flowers, fruits and the fruit set were observed due to the different frequencies applied. However, plants growing under lower frequency produced heavier fruits and shoots. These heavier fruits resulted on higher number of seeds, seedlings and seed viability for plants growing under the half events treatment. Heavier shoots and no difference detected on root biomass, drove to a higher R:S ratio for plants watered 4 days a week. We also found plant-based differences on the studied variables, even when no treatment difference was detected. Higher reproductive success achieved by *Phagnalon*'s individuals submitted to low watering frequency may have important

consequences on community dynamics if the soil water content response to less but bigger rain events is an increase of water availability as in our pots.

Resumen

Los modelos de cambio climático predicen una reducción en la precipitación anual y un mayor número de eventos extremos, los cuales pueden tener profundos efectos en los ecosistemas terrestres. En ecosistemas áridos, la disponibilidad de agua es a menudo uno de los factores más limitantes para la actividad vegetal. En estos ambientes, el régimen de lluvias se produce en pulsos, y pequeños eventos de lluvia alternados con periodos de sequía más o menos largos son importantes características del régimen hídrico. La vegetación no solo responde a la cantidad de lluvia, sino que también lo hace a las variaciones en tiempo, y pequeños cambios en la frecuencia de los eventos de precipitación (i.e., pulsos) pueden tener fuertes efectos en la vegetación. Nosotros hemos evaluado los efectos de un número menor de eventos de lluvia en la fenología de flores y frutos y éxito reproductivo de una pequeña especie arbustiva del SE de España a través de un experimento de invernadero. Hemos encontrado que mediante la alteración del suministro hídrico provocamos una disminución del contenido hídrico al final del ciclo de riego, produciendo algunos cambios en *Phagnalon saxatile*. La fenología de flores y frutos no fue afectada significativamente por la alteración del número de riegos. De la misma manera no se detectaron cambios en el número de flores, frutos y número de flores que pasan a frutos debido a las diferentes frecuencias aplicadas. Sin embargo, las plantas que crecieron bajo una frecuencia de riegos menor produjeron frutos y tallos más pesados. Estos frutos de mayor tamaño, contenían un mayor número de semillas, que además resultaron en una mayor tasa de germinación. Los tallos más pesados, y la ausencia de diferencia en el peso de las raíces, condujo a una mayor razón Raíz: tallo para las plantas regadas cuatro días a la semana. Diferencias debidas a la planta también se detectaron, incluso en ausencia de diferencias debidas a los tratamientos aplicados. El mayor éxito reproductivo alcanzado por los individuos de *Phagnalon* sometidos a una menor frecuencia de riego podría tener importantes consecuencias

en la dinámica de la comunidad si el contenido hídrico del suelo aumenta como respuesta a menos eventos pero de mayor tamaño como en nuestros envases.

Introduction

Research on plant phenology is important to understand the responses of plant communities to climate change. Studies based on long phenological series and/or supported by field surveys or remote sensing have reported temperature as a factor responsible of phenological changes such as flowering, fruit ripening, and leaf unfolding and shedding in plant species (Schwartz *et al.* 2006; Menzel 2005; Menzel *et al.* 2006; Peñuelas & Filella 2001; Gordo & Sanz 2005). Rainfall is also known to affect leaf and flower phenology even in regions with good water supply (Wielgolaski 2001), although it is more determinant in dry regions. Rainfall triggers greenup onset and determines the duration of growth and flowering of some desert plants (Fox 1990; Abd El-Ghani 1997; Ghazanfar 1997). It has also been shown to affect leafing and flowering phenology in Mediterranean species (Peñuelas *et al.* 2002) and of trees in tropical dry forests (Borchert 1994). However, there are some studies that report non-significant effects of soil moisture on phenology (Dunne *et al.* 2003; Peñuelas *et al.* 2002).

Importantly, changes in flowering date could lead to a reduction in the number of fruits, number of seeds, and seedling recruitment (Peñuelas *et al.* 2004), affecting plant communities in the long term (Peñuelas *et al.* 2002). Indeed, productivity in arid environments is water-limited (Fischer & Turner 1978), and reductions in size and number of seeds due to changes in rainfall patterns could imply a reduction of genetic variability in populations of these communities, turning them more sensitive to adverse conditions (Harper 1977; Baskin & Baskin 1978; Grime 1979; Templeton & Levin 1979). Also, a smaller seed size could affect seedling performance, reducing establishment and survival (Bonfil 1998; Leishman & Westoby 1994; Benard & Toft 2007). Timing at which a seedling emerges can determine its fate, as early emergence increases seedling survival and growth (Castro 2006) especially in annual species (Verdu & Traveset 2005). It is also likely that phenological changes decouple species

interactions, such as those between plants and their pollinators, or between birds and their plant and insect food supply (Peñuelas *et al.* 2002; Peñuelas & Filella 2001).

Climate change models forecast for SE Spain a reduced annual precipitation and more extreme rainfall events (meaning less rainy days and longer drought periods between events), which may have deep effects on terrestrial ecosystems. In arid environments water availability is highly pulsed, and discrete rainfall events interspersed with drought periods are important components of the annual water supply. Plant communities do not only respond to rainfall quantity (Noy-Meir 1985; Reynolds *et al.* 2004), but also to variations in time (Sala & Lauenroth 1982, Turner & Randall 1989, Lázaro *et al.* 2001; Knapp *et al.* 2002), so that relatively small changes in rainfall frequency (i.e., pulsed inputs) can have a strong effects on communities.

We tested the effects of fewer rain events on flower and fruit phenology, fruit set and fitness of a small shrub species from SE Spain on a glasshouse experiment. We modified watering amount and frequency expecting delays on flowering and fruiting caused by lower watering frequency. A reduction on fruit mass, number of seeds, and seed viability was also expected in relation to a reduction in the number of rain events, since it may mean lower soil water content.

Material and Methods

A number of experiments were carried out on a glasshouse from March 2006 to October 2007 using seeds of different species from a semiarid mediterranean plant community from the Tabernas Dessert (Almería, Spain, 37°5' N, 2°21' W, 500 m.a.s.l.) dominated by small shrubs like *Artemisia barrelieri* Bess., *Artemisia hispanica* Lam. and *Phagnalon saxatile* (L.) Cass., with annual species like *Bromus rubens* L. *Reichardia tingitana* (L.) Roth or, *Stipa capensis* Thunb. Typical silicolous species such as *Linaria nigricans* Lange or *Silene littorea* Brot., as well as isolated individuals of *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. and *Stipa tenacissima* L. are also found in this community. Local climate is Mediterranean, characterised by a mean annual precipitation of 242 mm and a drought period from June to September where rain is scarce most

years. Mean annual temperature is 17.9 °C, with mean extremes of 10.7 °C in January and 34.7 °C in August; frosts, possible from November to March, are not common (Lázaro *et al.* 2001).

In May 2006 20 plastic pots (14.5 cm above diameter, 21 cm high), with their bases perforated to allow drainage, were filled with a mixture 1:1 (in volume) of expanded perlite (OTAVI IBÉRICA SL; El Ejido, Almería, Spain) and fine vermiculite (Verlite®; Vermiculita y Derivados S.L.; Gijón, Spain), and placed in a glasshouse at the Estación Experimental de Zonas Áridas (Almería, Spain) under natural conditions of light and temperature. On 3 May 2006, 10 seedlings of *Phagnalon saxatile* were spread on each pot. *Phagnalon saxatile* (Asteraceae) is a small shrub that colonizes abandoned cereal crop fields and also can be found atop stonewalls and rocks. These seedlings had been grown for 3 weeks on a tray and were obtained from seeds collected manually in the study area at the end of May 2005. Each pot was watered several times a week until 31 July 2006 when seedlings were thinned to 2-3 per pot and two treatments were started:

- Control, 4 x 50 ml events per week and pot (Monday, Tuesday, Thursday and Friday).
- Half the events, 2 x 100 ml events per week and pot (Monday and Thursday).

10 pots were randomly assigned to each treatment.

From the beginning of the experiment, every two weeks 50 ml per pot of a standard fertilizer nutrient solution (7%N, 5%P₂O₅, 6%K₂O, COMPO, BASF Española S.A., Spain) were added as part of the programmed watering.

Measured variables and data analysis

To estimate the effect of altered watering on substrate water content, pot weight before and after watering was recorded daily for a week. In order to standardize measurements, initial pot weight was subtracted from each measurement. Changes on water content were analyzed by ANCOVA using date and time of measurement as a covariate.

Pots were checked every day, and each flower was labelled (the label included a code to identify plant and flower) and the flowering date was recorded. After that, when each flower set fruit, ripen fruits were collected and the date recorded: Fruits were weighted and stored.

Flowering started at the end of October 2006 and finished in May 2007. Fructification of this species spread from lasted from November 2006 to the end of May 2007.

On 12 June 2007, 10 *Phagnalon* fruits per treatment were randomly selected and spread on 20 Petri dishes (one per fruit) and watered every day to check seed viability of plants subjected to different watering regimes. Seedling emergence was recorded every 1-2 days. When seed emergence stopped percent seed viability was calculated.

In July 2007 plants were harvested and the above- and belowground plant fractions separated and dried at 72 °C for 48 h. From these data the root-to-shoot mass ratio(R:S) of each plant was calculated.

Flowering and fructification dates and the number of days elapsed from the beginning of the experiment, and the number of days from flowering to fructification, were analysed using a General Linear Model, treating water treatment as a fixed factor, and pot as random factor nested within the water treatment because of the high number of flowers and fruit was not balanced between treatments and pots, so the appearance of a flower or fruit could be influenced at first by the plant and then by the treatment.

Fruit mass was also analysed using a nested design ANOVA, where pot (random factor) was nested within the treatment (fixed factor).

Variable	Treatment	Pot(Treatment)
Flowering Date	$F_{1,756} = 0.000$ n.s.	$F_{18,756} = \mathbf{5.000}$ ***
Days for Flowering	$F_{1,756} = 0.600$ n.s.	$F_{18,756} = \mathbf{5.700}$ ***
Fructification Date	$F_{1,756} = 1.000$ n.s.	$F_{18,756} = \mathbf{5.000}$ ***
Days for Fructification	$F_{1,756} = 0.800$ n.s.	$F_{18,756} = \mathbf{5.800}$ ***
Days for Fructification after flowering	$F_{1,756} = 0.000$ n.s.	$F_{18,756} = \mathbf{4.520}$ ***
Fruit Mass (g)	$F_{1,756} = \mathbf{9.785}$ **	$F_{18,756} = \mathbf{6.287}$ ***

Table 1.- F values of nested ANOVA on phenology data and fruit mass, where pot (random factor) was nested within the treatment (fixed factor). *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectively; ns =not significant. Significant differences are shown with bold letters.

Number of flowers and fruits, percent of flowers that set fruit, R:S ratio, above and belowground mass were tested by ANOVA. Number of seedlings, non-viable seeds, total number of seeds and seed viability (%) were also analyzed by a one-way ANOVA.

Variables were transformed and normalized when needed to avoid heteroscedasticity. All analyses were carried out using the Statistica package (v.6.0; StatSoft, Tulsa, Okla, USA).

Results

Watering patterns caused significant differences on pot water content. Pots submitted to higher frequency of watering showed a mean reduction of 59% in water content compared with lower-frequency pots (ANCOVA, $F_{1,67} = 15.375$; $p = 0.0002$).

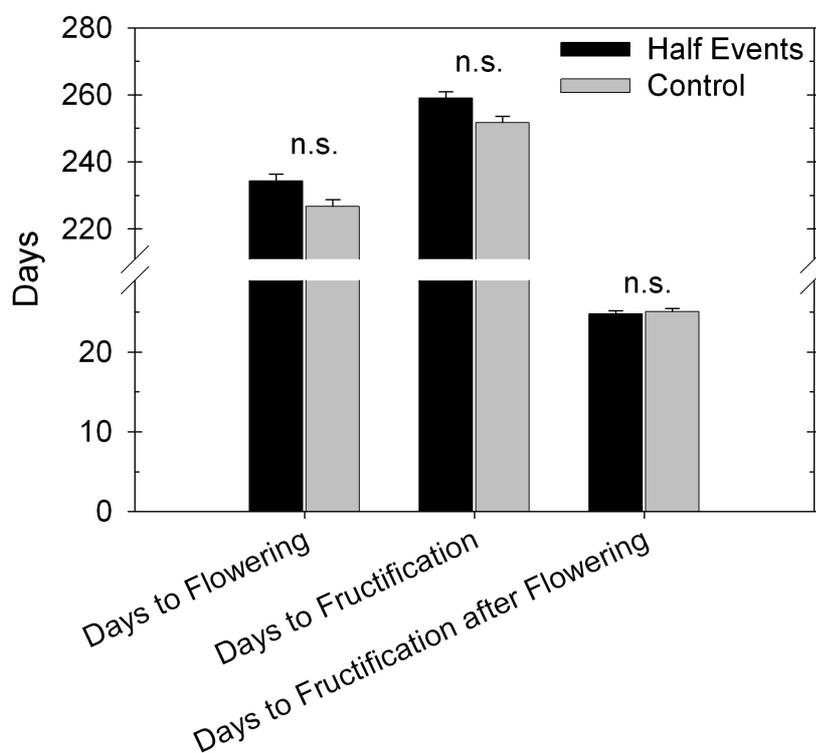


Figure 1.- Number of days to flowering and fructification, and time elapsed from flowering to fructification for *Phagnalon saxatile* plants subjected to two watering frequency levels. Bars are mean values ± 1 SE ($n=776$). ANOVA results are shown as *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$ respectively; ns =not significant.

There were no significant differences between treatments regarding flowering date or number of days elapsed from the beginning of the trial to bloom (Table 1; ANOVA $F_{1, 763} = 0$, $p=0.492$; and $F_{1, 756} = 0.600$, $p=0.452$ respectively). Control plants flowered 7.68 days earlier than plants subjected to low-frequency watering (226.60 ± 2.08 vs. 234.26 ± 2.02 ; Figure 1). Plant significant differences were detected due to high variability in the data (Table 1).

Fruit phenology showed similar results; no significant differences due to watering frequency were detected on fructification date or number of days elapsed from the beginning of the trial to fructification (Table 1), but control plants set fruit around 7.38 days earlier (Figure 1). Fruit phenology showed also high plant-based variability (Table 1).

No differences were detected in the number of elapsed days from flowering to fructification (Table 1; $F_{1, 756} = 0$, $p = 0.9728$). Genetic variability was again significant when this variable was analysed (Table 1).

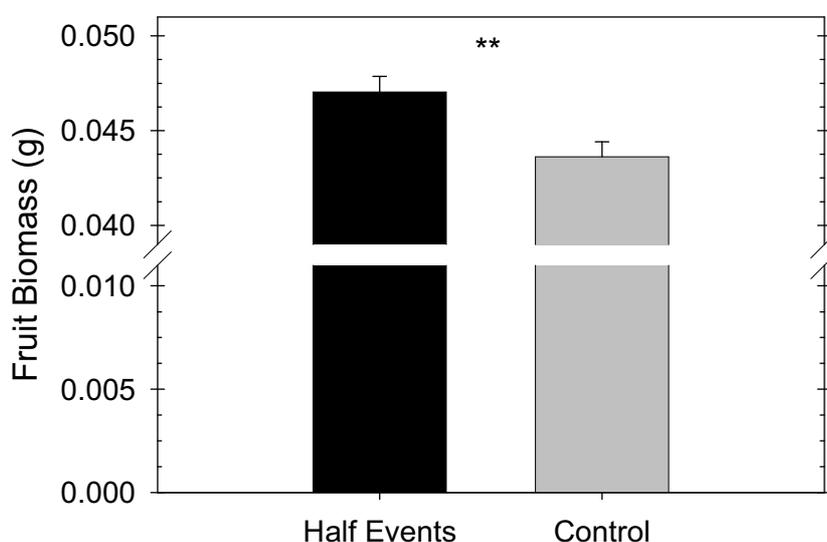


Figure 2.- Mean fruit mass (g) produced by *Phagnalon saxatile* subjected to high and low watering frequencies. Bars are mean values \pm 1 SE ($n = 776$). ANOVA results are shown as *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$ respectively; ns = not significant.

No effect of frequency was detected regarding the number of flowers, the number of fruits or percent of flowers that became a fruit. Plants growing under control conditions produced 41.4 ± 3.90 flowers, while plants growing under lower watering frequency produced 36.9 ± 4.67 flowers. The percentage of flowers that became fruits was $99.27\% \pm 0.55$ for the control treatment and $99.79\% \pm 0.20$ for the reduced number of events treatment.

Fruits growing under half the rainfall events were heavier (by 0.003426 g or 7.56%) than control fruits (Figure 2). This difference resulted on significant differences due to the treatment and plant variability (Table 1).

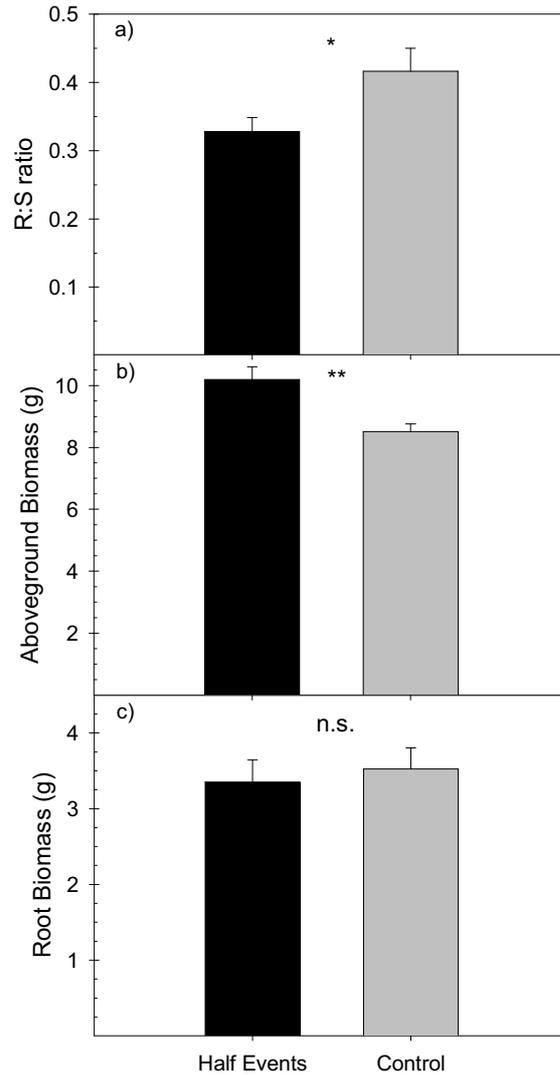


Figure 3.- R:S ratio, above- and belowground plant mass (g) for each watering manipulation on individuals of *Phagnalon saxatile*. Bars are mean values \pm 1 SE (n=20). ANOVA results are shown as *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$ respectively; ns =not significant.

Plants subjected to lower watering frequency showed smaller R:S ratio (ANOVA $F_{1,18} = 5.0464$; $p = 0.0374$; Figure 3a) because they produced significantly heavier shoots than plants under control (ANOVA $F_{1,18} = 10.318$; $p = 0.0048$; Figure 3b). However, no significant differences were detected for root mass (ANOVA $F_{1,18} = 0.226$; $p = 0.641$; Figure 3c).

Number of seedlings, non-viable seeds, total seed number and seed viability were significant affected by water pulses. Plants growing under lower frequency produced fruits with more seeds (ANOVA $F_{1,18} = 8.851$; $p = 0.008$; Figure 4a), which had higher germination rate

(ANOVA $F_{1,18} = 8.163$; $p = 0.014$; Figure 4b). The number of seeds that did not emerge was higher in fruits produced by control plants (ANOVA $F_{1,18} = 5.964$; $p = 0.025$; Figure 4a).

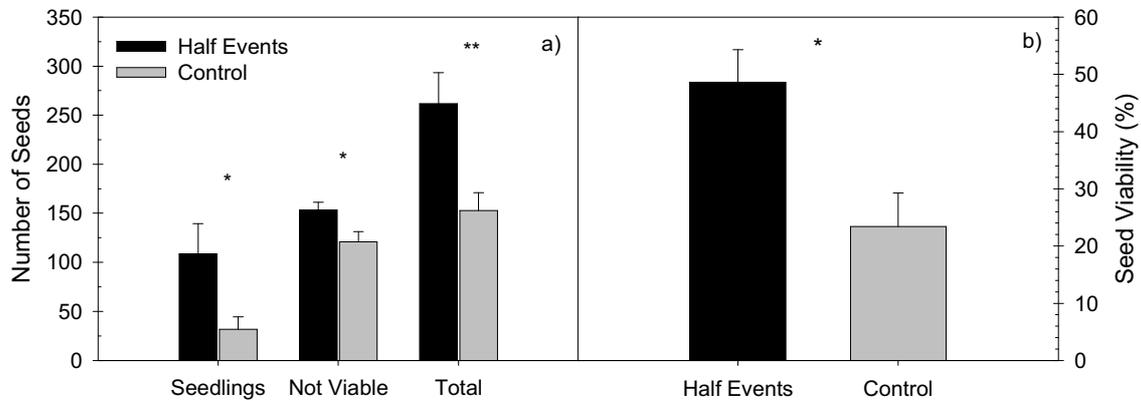


Figure 4.- Number of seedlings, non-viable seeds and total number of seeds (a), and germination rate (b) of *Phagnalon saxatile* produced under high and low watering frequency. Bars are mean values ± 1 SE ($n=10$). ANOVA results are shown as *, ** and *** for $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$ respectively; ns = not significant.

Discussion

We found that, by altering water supply, we modified growth dynamics of *Phagnalon saxatile*. Phenology was not significantly affected by water manipulations, but the species showed high genetic variability regarding flowering and fruiting (Figure 1). Similarly, no changes in the number of flowers, fruits or fruit set were observed due to the different frequencies applied. However, plants growing under lower frequency produced heavier fruits and shoots (Figure 2), which resulted in higher number of seeds with higher germination rate in plants growing under the half-events treatment (Figure 4). Heavier shoots with no difference in root biomass led to a higher R:S ratio in plants watered four days a week (Figure 3). We also found plant-based differences on the studied variables, even when no treatments differences were detected (Table1).

Since soil water content was higher on the half-events treatment (i.e., the contrary of what we expected), plants growing under lower frequency might get some advantages from their wetter substrate over control plants. That is why heavier shoots and fruits were found on the lower frequency treatment.

Water content was likely higher on the half-events treatment because of a higher evaporation in the control treatment. If a fraction of water is lost to evaporation every time, then plants in the high-frequency treatment received less water than the low-frequency treatment. That may be the reason by which results differ from our hypothesis.

It has been suggested that an opportunistic response to water availability is the simplest explanation for flowering patterns in sites where water is seasonally limiting. It would be considered a safety strategy for the control of flowering (Friedel *et al.* 1993; Castro-Díez & Montserrat-Martí 1998; Corlett & Lafrankie 1998). Multiple flowering patterns have also been described for other species (Opler *et al.* 1976; Picó & Retana 2001) and considered an adaptive response to unpredictability of drought intensity and duration (Llorens & Peñuelas 2005). However, other studies report non-significant effects of soil moisture on phenology (Dunne *et al.* 2003; Peñuelas *et al.* 2002) or, as observed in other Mediterranean species, the effects were clearly species-specific and depended on the conditions in each year (Ogaya & Peñuelas 2004; Peñuelas *et al.* 2004; Llorens & Peñuelas 2005).

Even in the absence of significant differences on flowering and fruiting phenology, the reduction in the number of seeds and of germination rate is significant, as it could affect communities on the long term (Peñuelas *et al.* 2002). A reduction in the number of seeds might be responsible for a reduction of the genetic variability of the population, turning it more vulnerable to adverse conditions (Harper 1977; Baskin & Baskin 1978; Grime 1979; Templeton & Levin 1979). Also, a reduced seed size could compromise seedling performance, reducing establishment and survival (Bonfil 1998; Leishman & Westoby 1994; Benard & Toft 2007).

The increased reproductive output of *Phagnalon* growing under lower watering frequency (i.e., higher water availability) resulted from differences at different stages of reproduction. Plants in both conditions produced similar number of flowers, set similar proportion into fruit, but produced heavier fruits with more seeds of higher quality in the low-frequency treatment. Differences in flower and seed production are likely caused by limited maternal resources (Weiner 1988; Venable 1992).

Some analysed variables had a plastic behaviour. Flower and fruit phenology responded with no plasticity to the alteration of water supply, probably because these variables are genetic fixed (Table 1). For fruit biomass we also found significant differences based on watering treatments, which means that this variable respond with higher plasticity than phenology, that were individually fixed.

In summary, we found higher reproductive success in *Phagnalon* individuals subjected to lower watering frequency, which may have important consequences on community dynamics. If soil water content responds to less but bigger rain events, an increase in water availability in winter may have important consequences. Genetic variability counter-balanced some changes, but could not compensate for seed-based changes, which depended on water availability and may lead to select individuals more resistant to rain unpredictability.

References

- Abd El-Ghani NM (1997). Phenology of ten common plant species in western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **35**: 673-683.
- Baskin JM, Baskin CC (1978). The seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance. *Biological Conservation*, **14**: 125-130.
- Bernard RB, Toft CA (2007). Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, **168**: 1027-1033.
- Bonfil C (1998). The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **85**: 79-87.
- Borchert R (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**: 1437-1449.
- Castro J (2007). Short delay in timing of emergence determines establishment success in *Pinus sylvestris* across microhabitats. *Annals of Botany*, **98**: 1233-1240.
- Castro-Díez P, Montserrat-Martí G (1998). Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecology*, **139**: 103-112.
- Corlett RT, Lafrankie JV (1998). Potential impacts of climate change on tropical Asian forest through an influence on phenology. *Climatic Change*, **39**: 439-453.
- Dunne JA, Harte J, Taylor KJ (2003). Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, **73**: 69-86.
- Fischer RA, Turner NC (1978). Plant productivity in arid and semi-arid zones. *Annual Review Plant Physiology*, **29**: 277-317.
- Fox GA, (1990) Drought and the evolution of the flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*, **77**: 1508-1518.
-

- Friedel MH, Nelson DJ, Sparrow AD, Kinloch JE, Maconochie JR, (1993). What induces central Australian arid zone tree and shrub to flower and fruit? *Australian Journal of Botany*, **41**: 307-319.
- Ghazanfar SA (1997). The phenology of desert plants: a 3 year study in a gravel desert wadi in northern Oman. *Journal of Arid Environments*, **35**: 407-417.
- Gordo O, Sanz JJ (2005). Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, **146**: 484-495.
- Grime JP (1979). *Plant Strategies and Vegetation*. Wiley, Chichester, 222pp.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*, Academic Press, London, UK.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in Mesic Grassland. *Science*, **298**: 2202-2205.
- Lázaro R, Rodrigo FS, Gutiérrez L, Domingo F, Puigdefábregas J (2001). Analysis of a Thirty Year Rainfall Record (1967-1997) from Semi-Arid SE Spain: A Plant Ecological Perspective. *Journal of Arid Environments*, **48**: 373 – 395.
- Leishman MR, Westoby M (1994). The role of seed size in seedling establishment in dry soil-conditions - experimental-evidence from semiarid species. *Journal of Ecology*, **82**: 249-258.
- LLorens L, Peñuelas J (2005). Experimental evidence of future drier and warmer conditions affecting flowering of two co-occurring Mediterranean shrubs. *International Journal of Plant Science*, **166**: 235-245.
- Menzel A (2005). Temperature response rates from long-term phenological records. *Climate Research*, **30**: 21-28.
- Menzel A, Sparks T, Estrella N *et al.* (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**: 1969-1976.
- Noy-Meir I (1985). Desert ecosystem structure and function. In: Evenari M, Noy-Meir I, Goodall DW (eds) *Ecosystem of the world. Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, Amsterdam, pp 93-103.
- Ogaya R, Peñuelas J (2004). Phenological patterns of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Arbutus unedo* growing under a field experimental drought. *Ecoscience*, **11**: 263-270.

- Opler PA, Frankie GW, Baker HG (1976). Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, **3**: 231-236.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Responses to a warming world. *Science*, **294**: 793-795.
- Peñuelas J, Filella I, Zhang X et al. (2004). Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*, **161**: 837-846.
- Peñuelas J, Filella I, Comas P (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **8**: 531-544.
- Picó FX, Retana J (2001). The flowering pattern of the perennial herb *Lobularia maritime*: an unusual case in the Mediterranean basin. *Acta Oecologica*, **22**: 209-217.
- Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K, Fernández RJ (2004). Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, **141**: 194-210.
- Sala OE, Lauenroth WK, (1982). Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, **53**: 301-304.
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A (2006). Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, **12**: 343-351.
- Templeton AR, Levin DA (1979). Evolutionary consequences of seed pool. *American Naturalist*, **114**: 232-249.
- Turner FB, Randall, DC (1989). Net production by shrubs and winter annuals in Southern Nevada. *Journal of Arid Environments*, **17**: 23-36.
- Venable D, Brown JS (1988). The selective interaction of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, **108**: 124-132.
- Verdú M, Traveset A (2005). Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, **86**: 1385-1394.
- Weiner J (1988). The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett Doust J, Lovett Doust L (eds). *Plant reproductive ecology patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, pp 228-245.

Wielgolaski FE, (2001). Phenologicals modifications in plants by various edaphic factors.

International Journal of Biometeorology, **45**: 196-202.

Capítulo 5

*Relaciones hídricas y propiedades hidráulicas de
las especies leñosas dominantes de una
comunidad semiárida*

CAPÍTULO 5

WATER RELATIONS AND HYDRAULIC PROPERTIES OF THE DOMINANT WOODY SPECIES OF A SEMIARID COMMUNITY

Abstract

Vulnerability to drought-induced cavitation and seasonal water relations of six woody shrub species with different drought-tolerance characters (deep vs. superficial roots; evergreen vs. summer deciduous; leaves vs. cladodes; etc.) were measured on a semiarid plant community from SE Spain. Few studies have compared these variables for more than 3 or 4 species within a Mediterranean community known to be extremely limited by water availability. The main goal of this paper is to characterize the water relations and hydraulic properties of the dominant species of a semiarid community during an acute summer drought. Our underlying hypothesis is that species will differ in their hydraulic properties and their resistance to drought, reflecting their different adaptations and general natural history. Our results showed that, though species experiencing lower minimum water potentials generally had lower stomatal conductance, they were not more resistant to xylem embolism. Xylem resistance to embolism varied between species but had no relationship with minimum water potential, suggesting that (1) adaptation to arid environments is due to many traits, and does not necessarily imply embolism resistance, and (2) embolism resistance does not necessarily imply a cost for the plant. Overall, the studied species were more vulnerable to xylem embolism than expected, and experienced high rates of shoot dieback at the peak of the summer drought. However, the recovery rates from this drought-induced damage were also high, and most species showed no or little damage a month after the end of the summer.

Resumen

La vulnerabilidad a la cavitación por sequía y las relaciones hídricas de seis especies leñosas con diferentes características de tolerancia a la sequía (raíces profundas o superficiales; perennes frente a caducas de verano; hojas frente a tallos fotosintéticos; etc.) fue medida de manera estacional en una comunidad vegetal semiárida del SE de España. Pocos estudios han comparado estas variables para más de 3 o 4 especies dentro de una comunidad mediterránea altamente limitada por la disponibilidad de agua. El principal objetivo de este estudio es caracterizar las relaciones hídricas y propiedades hidráulicas de las especies dominantes de una comunidad vegetal semiárida durante una sequía estival pronunciada. Nuestra hipótesis fundamental es que las especies presentarán diferencias en sus propiedades hidráulicas y resistencia a la sequía, reflejando sus diferentes adaptaciones e historia natural. Nuestros resultados mostraron que, aunque las especies que soportaban potenciales hídricos bajos tenían una conductancia estomática reducida, eso no las hacía más resistentes al embolismo. La resistencia del xilema al embolismo varió entre especies pero no mostró ninguna relación con el potencial hídrico mínimo, sugiriendo que (1) la adaptación a ambientes áridos se apoya en muchos rasgos, y no necesariamente implica resistencia al embolismo, y (2) la resistencia al embolismo no supone siempre un coste para la planta. En general, las especies estudiadas fueron más vulnerables a la embolización del xilema que lo que se hubiese esperado, y sufrieron elevadas tasas de secado de tallos en el máximo de la sequía estival. Sin embargo, las tasas de recuperación de este daño por sequía fueron también altas, y la mayoría de las especies no mostraban ningún o casi ningún daño un mes después del final del verano.

Introduction

It is crucial for vascular plants from Mediterranean regions to withstand xylem cavitation during a predictable annual drought period (Jacobsen *et al.* 2007a). These species must maintain functional xylem to allow water transport to the photosynthetic tissues

throughout the dry summer months, when limited water availability results in the occurrence of extremely negative water potentials in the stem xylem (Davis *et al.* 2002; Ackerly 2004). Not all the species are able to withstand such negative xylem pressures and water stress-induced cavitation and embolism have been blamed for shoot dieback and whole-plant death (Davis *et al.* 2002; Martínez-Vilalta & Piñol 2002; Jacobsen *et al.* 2007a). There is increasing evidence that xylem embolism limits gas exchange (Sperry *et al.* 1998), reducing stomatal conductance (Pratt *et al.* 2005) and lowering photosynthetic capacity (Brodribb & Field 2000). Thus cavitation and embolism of stem xylem have the potential to affect plant growth, reproduction and survival (Jacobsen *et al.* 2007a).

Differential minimum water potential among co-occurring plants may indicate variation in water availability and differential susceptibility to depleted water resources (Jacobsen *et al.* 2007b). Minimum water potentials have been also related with root depth, leaf life span (evergreen vs deciduous), and stomatal conductance (Bhaskar & Ackerly 2006). Ackerly (2004) found several correlated hydraulic traits co-varying with the degree of drought experienced. Larger vessels diameter, lower wood density, and higher leaf-to-sapwood area ratio ($A_L:A_W$), were all associated with less negative minimum water potentials (Ackerly 2004).

Although several characters related to drought-tolerance have been identified, plants with opposite attributes can coexist in the same water stressed community (Martínez-Vilalta *et al.* 2002). Previous research has shown that plants differ widely in their vulnerability to drought-induced cavitation and that this variation is related with the range of water potentials experienced in the field by these plants (Pockman & Sperry 2000; Sperry 2000). So, the difference between the critical water potential causing catastrophic levels of xylem embolism and the minimum values under field conditions tends to be small, suggesting that there are disadvantages in having a xylem that is overly resistant to cavitation (Martínez-Vilalta *et al.* 2002). It has also been proposed that embolism resistance comes at a cost in terms of decreased (maximum) hydraulic conductivity (Zimmerman 1983; Tyree *et al.* 1994; but see also Maherali *et al.* 2004). In addition, more resistant xylem may also incur costs related to either mechanical support or stem construction or both (Bhaskar & Ackerly 2006).

Under a future climatic scenario, water availability for plants in the Mediterranean region is likely to be reduced due to the forecasted increase in air temperature, a decline in annual precipitation and the occurrence of more extreme climatic events (less rainy days and longer drought periods between rainfall events) (Rind *et al.* 1989; Easterling *et al.* 2000; IPCC 2001). Since quantity and seasonality of rainfall contribute to differences in water availability (Bhaskar & Ackerly 2006), these climate changes may threaten the survival of certain shrub species of this region and may ultimately change community composition due to different vulnerabilities to drought among co-occurring species.

We have focused on species coexisting in one area located in a semiarid Mediterranean ecosystem from SE Spain, the driest region of Europe (Capel-Molina 2000), in order to study the vulnerability to drought-induced embolism and seasonal water relations of six species with different drought-tolerance characters (deep vs. superficial roots; evergreen vs. summer deciduous; leaves vs. cladodes; etc.). Few studies have compared these variables of more than 3 or 4 species within a Mediterranean community known to be extremely limited by water availability (Lázaro *et al.* 2001). The main goal of this paper is to characterize the water relations and hydraulic properties of the dominant species of a semiarid community during an acute summer drought. Our underlying hypothesis is that species will differ in their hydraulic properties and their resistance to drought, reflecting their different adaptations and general natural history. Specifically, we aimed at testing the following hypotheses: (1) Species experiencing lower minimum water potentials will suffer greater drought stress, measured as the degree of stomatal closure. (2) Species experiencing lower minimum water potentials will be more resistant to xylem embolism. And (3) predicted loss of hydraulic conductivity due to embolism will correlate positively with stomatal closure.

Material and Methods

Study site and plant material

The field site was selected on a scrubland where the community was apparently homogeneous. It was located at the Ramblilla de Genaro, a valley near Tabernas, Almería

Province, Spain (37°01' N, 2°25' W, 300 m a.s.l.) in the northern foothills of the Sierra Alhamilla range, 30 km north of Almería city. The climate in this area is Mediterranean semi-arid with a mean annual precipitation of 242 mm and a pronounced dry season from June to September during which there is almost no rain in most years. Mean annual temperature is 17.9°C with mean maxima of 10.7°C in January and 34.7°C in August; frosts are possible during 5 months (November-March), however they are very infrequent. Other general characteristics of the site and climate have been described elsewhere (Pugnaire & Haase 1996; Pugnaire *et al.* 1996a, b; Pugnaire *et al.* 2004).

Five individuals of the six most frequent shrub species were randomly selected and labelled in a uniform flat area of about 1 ha. The species were *Anthyllis cytisoides*, *Launaea arborescens*, *Lycium intricatum*, *Retama sphaerocarpa*, *Salsola oppositifolia* and *Salsola genistoides*, all of which are typically found in semi-arid environments of SE Spain and some of which are also found near salt marshes (Peinado *et al.* 1992). These species differ in their drought-tolerance characters (Table 1).

Transpiration and water potential (Ψ) measurements were conducted during the spring and summer 2006 on the previously labelled individuals (five per species). Chlorophyll fluorescence (Fv/Fm ratio) and Relative Water Content (RWC) measurements were also conducted on the same dates. Although 2006 spring was relatively wet, 2005 and the rest of 2006 were dry, with only 10.2 mm between June and August 2006 (Figure 1).

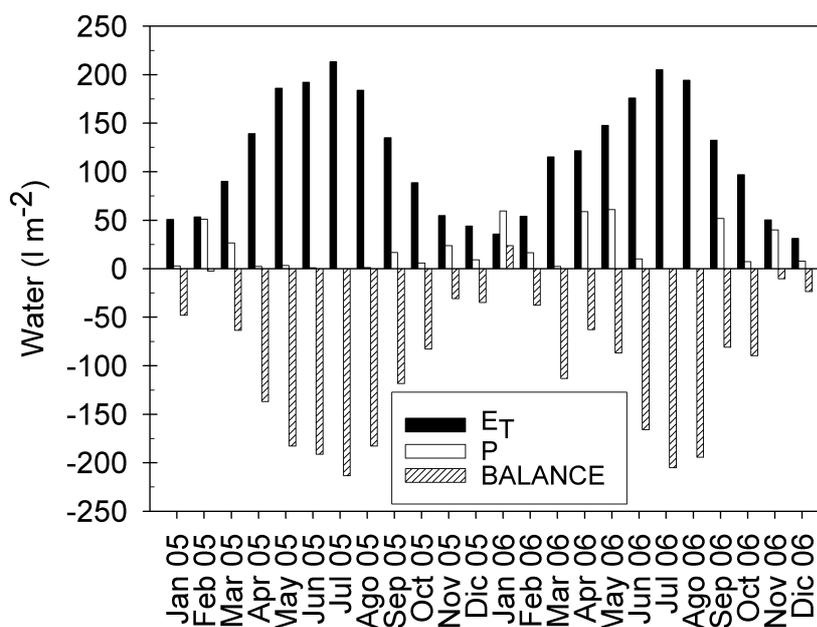


Figure 1.- Components of the water balance obtained from a standard micro-meteorological station (Consejería Agricultura; Junta de Andalucía) close to the field site. Potential evapotranspiration (E_T) was calculated using the Penman-Monteith equation. P rainfall; $P-E_T$ balance for each month (2005 and 2006).

Stem segments at least 150cm long were collected from adjacent plants during spring 2006 (24th May) for hydraulic measurements. The maximum distance between sampled individuals was approximately 150 meters. Immediately after cutting, stems were sealed in plastic bags with several humid paper towels and carried to the laboratory of the Autonomous University of Barcelona. Travel time was approximately 12 h. In Barcelona all the stems were stored in a cold room until hydraulic measurements were conducted during June 2006.

After the sampling for the hydraulic measurements, additional samplings were conducted to visually assess the effects of drought on the aboveground tissues of the plants. Those samplings were conducted in mid September (towards the end of the summer drought, immediately after the first important rain after the summer) and mid October 2006 (after additional rains) to assess also the recovery after the early autumn rains. In each case, the percentage of dry, apparently dead shoots was recorded on 15 individuals (including the 5 labelled ones) from each species.

Species	Abbreviation	Family	Leaf Longevity	Photosynthetic tissues	Rooting depth	Photosynthesis	N- fixer
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	Ac	Leguminosae	summer deciduous	leaves	Medium	C3	Yes
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	La	Compositae	evergreen	cladodes and leaves	Shallow	C3	No
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.	Li	Solanaceae	summer deciduous	leaves	Medium	C3	No
<i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	Rs	Leguminosae	evergreen	cladodes	Deep	C3	Yes
<i>Salsola oppositifolia</i> Desf.	So	Chenopodiaceae	evergreen	leaves	Medium	C4	No
<i>Salsola genistoides</i> Juss. ex Poir.	Sg	Chenopodiaceae	evergreen	cladodes	Shallow	C3	No

Table 1.- Some characteristics of the studied species (Castro Viejo *et al.* 2001; Pugnaire *et al.* 2004).

Species	K_S	K_L	$A_L:A_W$	Dry, apparently dead branches (%)	
	($m^2 Pa^{-1} s^{-1}$)	($m^2 Pa^{-1} s^{-1}$)		September Sampling	October Sampling
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	$7.24 \cdot 10^{-11} \pm 3.87 \cdot 10^{-11}$ a	$3.19 \cdot 10^{-14} \pm 1.66 \cdot 10^{-14}$ a	2002.89 ± 261.61 b	43.33 ± 0.07 a	12.33 ± 0.03 b
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	$2.51 \cdot 10^{-10} \pm 1.28 \cdot 10^{-10}$ a	$2.14 \cdot 10^{-13} \pm 5.85 \cdot 10^{-14}$ a	926.74 ± 303.05 c	64.00 ± 0.05 a	30.33 ± 0.04 a
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.	$9.91 \cdot 10^{-11} \pm 1.98 \cdot 10^{-11}$ a	$8.96 \cdot 10^{-13} \pm 2.98 \cdot 10^{-13}$ b	167.66 ± 44.46 d	5.67 ± 0.02 c	0.00 ± 0.00 c
<i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	$5.49 \cdot 10^{-10} \pm 8.27 \cdot 10^{-11}$ b	$1.74 \cdot 10^{-13} \pm 2.14 \cdot 10^{-14}$ a	3186.59 ± 341.39 a	0.67 ± 0.01 c	0.00 ± 0.00 c
<i>Salsola oppositifolia</i> Desf.	$1.24 \cdot 10^{-10} \pm 8.45 \cdot 10^{-11}$ a	$1.23 \cdot 10^{-13} \pm 5.58 \cdot 10^{-14}$ a	984.78 ± 285.21 c	34.67 ± 0.05 ab	21.33 ± 0.04 b
<i>Salsola genistoides</i> Juss. ex Poir.	$3.97 \cdot 10^{-11} \pm 1.84 \cdot 10^{-11}$ a	$3.96 \cdot 10^{-14} \pm 1.58 \cdot 10^{-14}$ a	961.49 ± 85.70 c	21.67 ± 0.05 b	16.67 ± 0.02 b

Table 2.- Average species properties \pm 1SE. Different letters indicate significant differences between species for specific hydraulic conductivity (K_S), leaf-specific hydraulic conductivity (K_L) and leaf-to-wood area ratio ($A_L:A_W$) (ANOVA $p < 0.05$; $n=6$ except for La $n=5$); and for the proportion of dry, apparently dead branches (%) at the end of the summer drought period (September sampling) and after of the first rainfall events of autumn (October sampling) (ANOVA $p < 0.05$; $n=15$ individuals for each species and sampling).

Physiological measurements

Leaf water potential was measured on the 23rd May and 21st August 2006 (spring and summertime, respectively) with a pressure bomb (SKPM 1400, Skye Instruments Ltd.) (Scholander *et al.* 1965). For each sampling date shoot tips from the same 5 different individuals per species were measured at predawn (0200-0400 hours, solar time) and at midday (1100-1300 hours).

Leaf transpiration rate (E), Leaf conductance to water vapour (g_s) and photosynthetic rate (A) were measured on the same dates on sun-exposed leaves of the 5 labelled individuals per species with a portable infrared gas analyser (LCi, Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, UK) under ambient CO_2 concentrations. Plants were measured in the morning (time of maximum photosynthetic rates; Haase *et al.* 1999; Munné-Bosch *et al.* 2003) and at midday (0700-0900 and 1000-1200 hours -solar time-, respectively). Absolute rates were corrected by the actual area of measured leaves, and expressed per unit of one-sided leaf area. Leaf area was determined in the laboratory from a digitalized image at 300 dpi of each leaf (Epson GT7000, Seiko Epson Corp., Nagano, Japan) using *MideBMP v.4.2*. Software (Ordiales-Plaza, 2000) for processing. Leaves from spring measurements were placed in paper bags, dried for at least 48 hours in a ventilated oven at 70 °C and weighed in order to calculate Specific Leaf Area (SLA).

Chlorophyll fluorescence and Relative Water Content (RWC) measurements were also conducted on the same dates. Fluorescence measurements have become recently one of the most powerful and widely used techniques for plant physiologists and ecophysiologists (Maxwell & Johnson, 2000). Specifically we conducted measurements of the photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m). F_v/F_m gives an estimate of photosynthetic performance, since damages to photosystem II are often the first manifestation of stress in a leaf (Maxwell & Johnson, 2000). Measurements were conducted at dawn (0600-0700 hours solar time) on one leave per plant of the five labelled individuals per species, using a portable fluorimeter (PEA, Plant Efficiency Analyser; Hansatech, Kinas Lynn, UK) that used pulses of $\sim 3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Prior to measurement leaves were dark-adapted for 30 min.

RWC was determined for the same labelled plants by weighing in the field more than 0.5g of freshly cut, 15-cm long shoot segments from each plant, which were then placed in a dark humid chamber at room temperature with their cut ends covered by saturated cotton wool until reaching full rehydration, usually in about 24 h. Then they were weighed again, and once more after drying in a ventilated oven at 70°C for at least 48 hours.

Vulnerability to xylem embolism

The air injection method (Cochard *et al.* 1992; Sperry & Saliendra 1994) was used to establish vulnerability curves. When using the air-injection method, six segments were inserted inside a pressure chamber, with both ends protruding. Proximal ends were connected to the measuring circuit, and maximum hydraulic conductivity (K_h) was measured (Sperry *et al.* 1988). The pressure inside the chamber was then raised to 0.1 MPa, and maintained for 10 min. Next, the pressure was lowered to a basal value of ca. 10 kPa and, after 15 min to allow the system to equilibrate, conductivity was measured again. The process was repeated at progressively higher injection pressures until the loss of conductivity was complete or a pressure of 8 MPa was reached. The percentage loss of K_h (PLC) after each pressure application (P) was calculated by referring the conductivity after the treatment to the conductivity at 0.1 MPa: $PLC = 100 * [1 - (K_{h,P} / K_{h,0.1})]$. Vulnerability curves were fitted with the following function (Pammenter & Vander Willigen 1998):

$$PLC = \frac{100}{1 + e^{a*(P - P_{50PLC})}} \quad (\text{Equation 1})$$

where P_{50PLC} is the pressure (i.e. $-\Psi$) causing a 50% loss of K_h , and a is related to the slope of the curve. A curve was adjusted for each segment. The fitted curves were used to calculate the safety margins at which every species' stems were operating, in a way similar to that described by Pockman & Sperry (2000) (see also Hacke *et al.* 2000). The safety margins were defined as the difference between the minimum Ψ measured in the field and the Ψ required to cause a 50 PLC, calculated from equation 1.

Specific hydraulic conductivity (K_S , in $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) was calculated as the ratio between maximum K_h and mean cross-sectional area of the segment (without bark); and leaf-specific hydraulic conductivity (K_L , $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) as the quotient between maximum K_h and leaf area. The ratio between leaf area and mean cross-sectional area ($A_L:A_W$, Zimmerman 1983) of each stem was estimated after separating leaf or cladodes from each stem used in the hydraulic measurements. These photosynthetic tissues were placed in paper bags, dried for at least 48 hours in a ventilated oven at 70 °C and weighed. Then leaf areas were calculated using these weights and the SLA values calculated for each species from leaves sampled on the spring gas exchange measurements (see above).

Statistical analyses

The comparisons of parameters among species were made using one-way ANOVA followed by an honestly significant difference test. Variables were normalized and transformed to avoid heteroscedasticity when required. All analyses were carried out with the packages Statistica (v. 6.0; StatSoft, Tulsa, Okla.) and SPSS (v. 12.0.1; SPSS, Chicago, Ill.), and differences were considered statistically significant whenever $p < 0.05$.

Results

Maximum hydraulic conductivity and vulnerability to embolism

Stem K_S was higher in *Retama*, while it was similar among all the other species (Table 2). On the other hand, stem K_L was greatest in *Lycium* (Table 2), due to its lower $A_L:A_W$ ratio (Table 2). The $A_L:A_W$ ratio was very variable among species, and ranged from 167.7 ± 44.5 for *Lycium* to 3186.5 ± 341.4 for *Retama* (Table 2).

Vulnerability to xylem embolism varied markedly between the six species (Figure 2). The parameters of the fitted vulnerability curves reflected between-species differences in vulnerability (Figure 2). *Retama* and *Salsola oppositifolia* were the most resistant, followed by

S. genistoides, *Anthyllis*, *Launaea* and *Lycium* (Figure 2). This last species was extremely vulnerable to embolism (average $P_{50PLC}=0.82$ MPa).

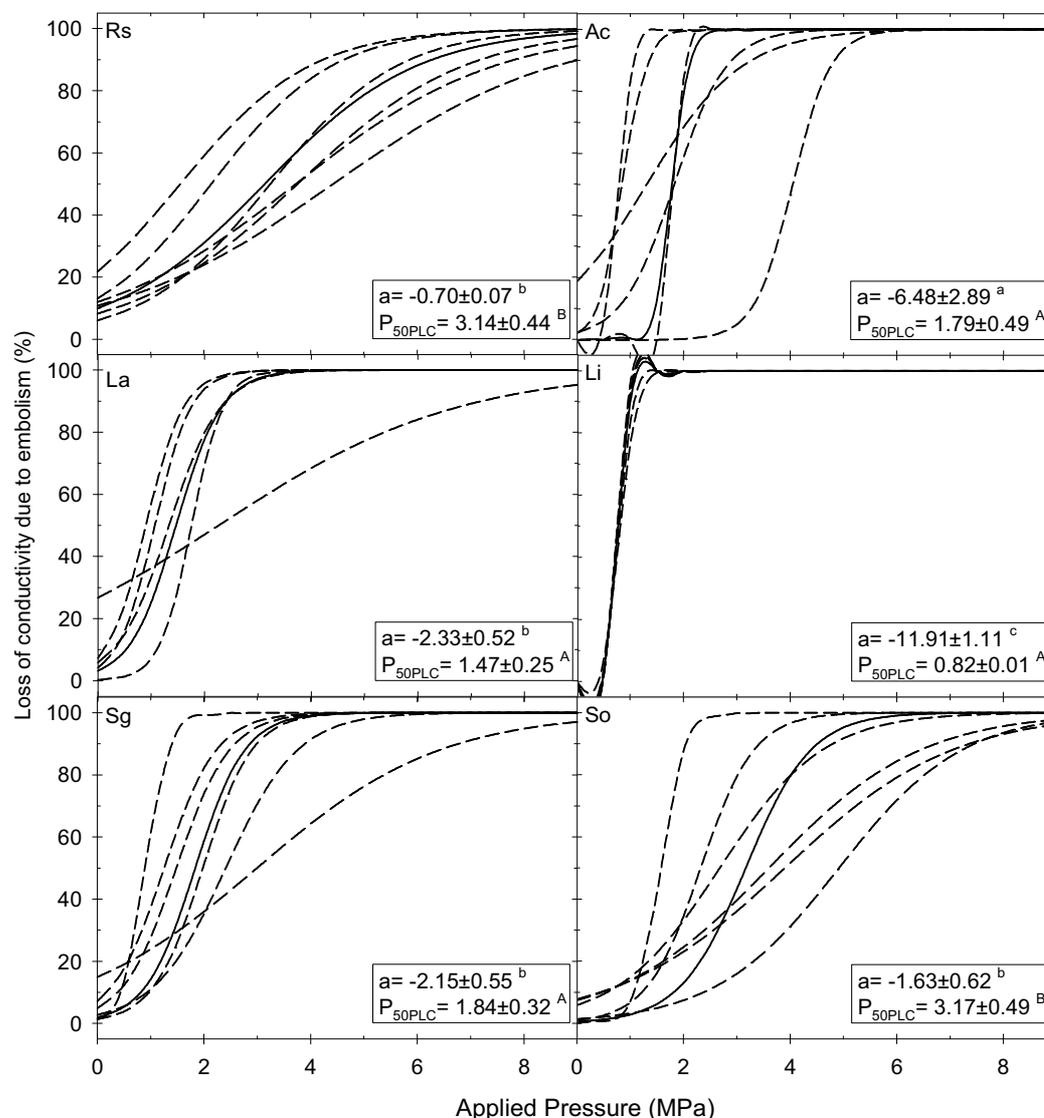


Figure 2.- Vulnerability curves of stems of all the studied species. The air injection method was used in all cases. All the individuals curves are shown (dashed lines), as well as the average fits (Equation 1) (Solid lines). Parameters ($\pm 1SE$) of equation 1 (a and P_{50PLC}) are shown in the inserts. Different letters indicate significant differences between species for each parameter ($\alpha=0.05$). Species abbreviations as in table 1.

Seasonal water relations

Although the six species live in the same habitat, predawn water potential (Ψ_{pd}) varied greatly among species (Figure 3). The differences were particularly marked during August, when mean Ψ_{pd} ranged from -0.76 MPa for *Retama* to -4.88 MPa for *S. genistoides*; whereas in

May Ψ_{pd} ranged from -1.11MPa to -2.94 MPa for the same species (Figure 3). This wide range likely reflects large differences in the microenvironment or in the root system of the studied species. The differences were also marked during August for midday water potential (Ψ_{md}). Mean values for this parameter varied from -2.03MPa for *Retama* to -6.58MPa for *S. genistoides* (Figure 3). Ψ_{pd} and Ψ_{md} usually decreased from May to August (paired t-test; $p < 0.05$; data not shown). The difference between Ψ_{pd} and Ψ_{md} increased in association with the progression of drought (was greater in August than in May) for all the species (t-test; $p < 0.007$) except for *Lycium* where it remained approximately constant (paired t-test; $p = 0.54$) (data not shown).

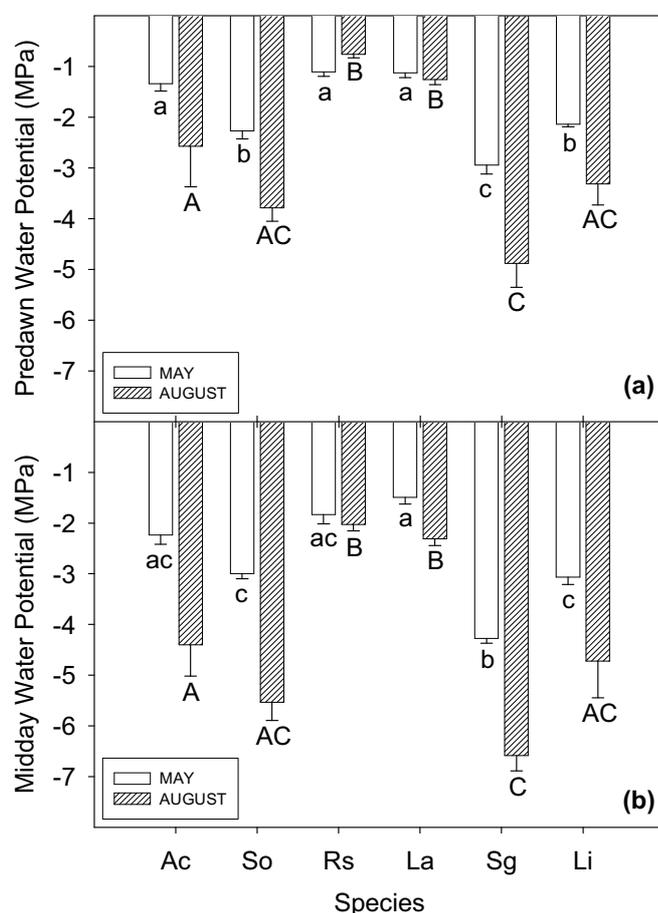


Figure 3.- Seasonal patterns of predawn and midday water potentials for the six studied species. Different letters indicate significant differences between species in May (lowercase letters) or in August (uppercase). Error bars are 1SE (n=5). Species abbreviations as in table 1.

Morning stomatal conductance (g_s) measured in May did not show significant differences among species (Figure 4a). However, morning and midday g_s measured in August showed significantly higher values for *Retama* and *Launaea*. Consistent with the previous result, *Launaea* (in all cases) and *Retama* (only in August) showed higher values of photosynthesis (A) than the other species (Figure 4b). All the species reduced g_s and A between May and August in association with the progression of drought ($p < 0.05$; paired t-test) except for *Anthyllis* and *S. oppositifolia* that did not show significant changes on g_s ($p > 0.09$; paired t-test).

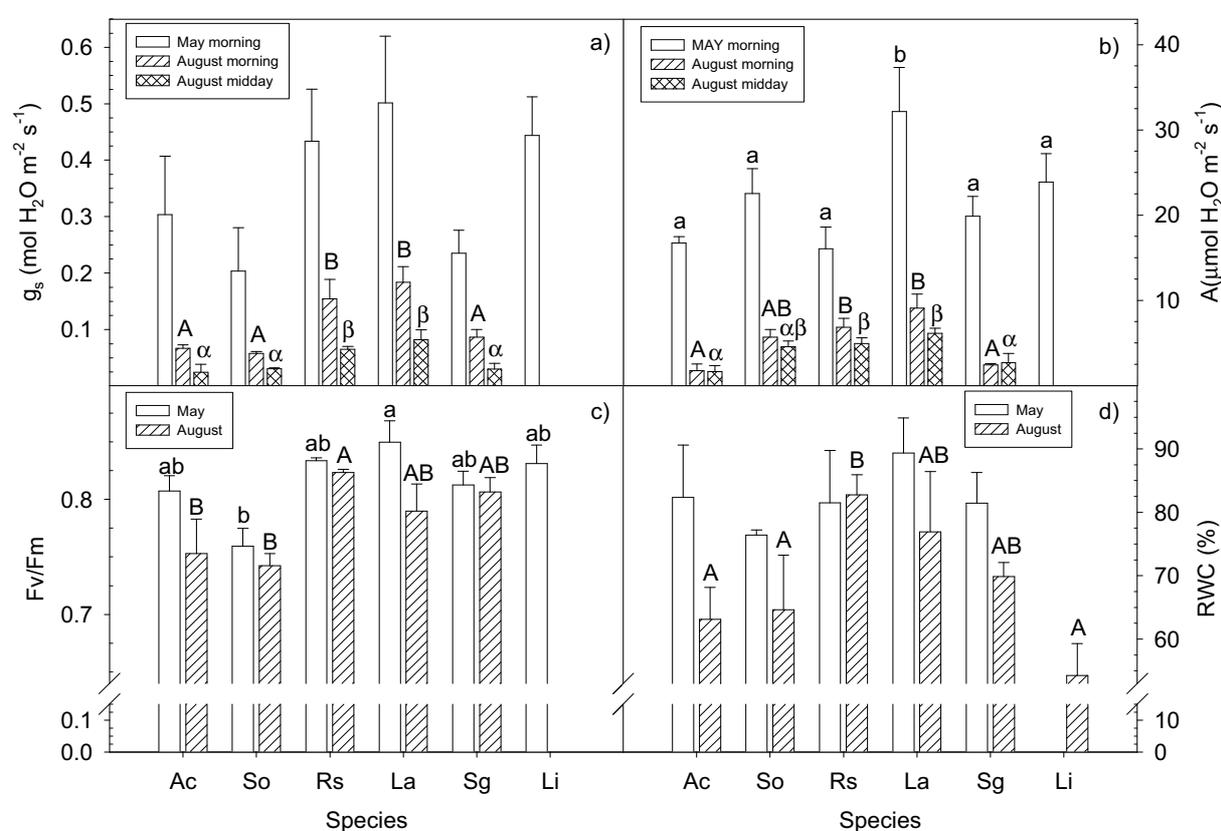


Figure 4.- Seasonal (May and August) values of stomatal conductance (g_s), net assimilation (A), relative water content (RWC) and chlorophyll fluorescence (Fv/Fm). Different letters indicate significant differences between species in May (morning; lowercase letters) or in August (morning and midday; uppercase letters and Greek characters respectively). Error bars are 1SE ($n=5$). Species abbreviations as in table 1.

Fluorescence values ranged in May from 0.759 ± 0.015 (*S. oppositifolia*) to 0.849 ± 0.019 (*Launaea*), the maximum absolute value obtained in both samplings (Figure 4c). In August they ranged from the low fluorescence values obtained for *S. oppositifolia* (0.742 ± 0.010 , minimum absolute value of both samplings) and *Anthyllis* (0.753 ± 0.030), to the value

reached by *Retama* (0.823 ± 0.003 ; Figure 4c). The species that showed a greater decline of their fluorescence value were *Launaea* and *Anthyllis* (a decrease of around 7%). In the rest of the species, Fv/Fm decreased by 1-2%. We were unable to measure *Lycium*'s Fv/Fm in August because of the complete absence of leaves.

No significant differences were detected among species in the relative water content in May (ANOVA $F_{4, 20} = 2.1599$; $p > 0.11$; Figure 4d). However, when these measurements were repeated in August there were significant differences among the studied species (ANOVA $F_{5, 24} = 2.7205$; $p < 0.05$; Figure 4d). *Retama* had the maximum RWC ($82.76\% \pm 3.14$), followed by *Launaea* and *S. genistoides* ($76.89\% \pm 9.51$ and $69.86\% \pm 2.21$, respectively), and by *S. oppositifolia* and *Anthyllis* (around 63-64%). *Lycium* had the lowest RWC ($54.25\% \pm 5.05$).

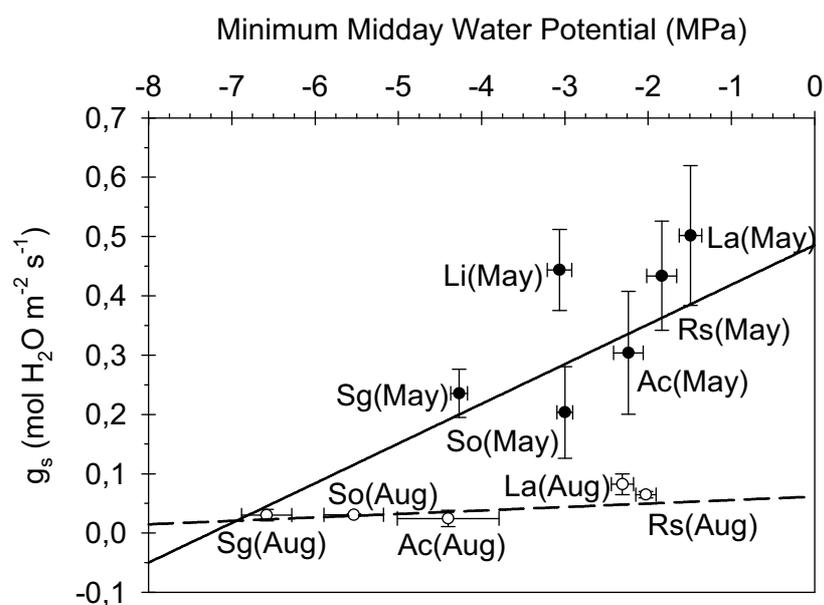


Figure 5.- Relationship between minimum water potential and stomatal conductance (g_s) for May (morning; $R^2=0.47$ n.s) and August (midday; $R^2=0.72^*$). Error bars are 1SE ($n=5$). Species abbreviations as in table 1.

Shoot dieback and recovery

In mid September, over 60% of *Launaea*'s shoots were apparently dead. This percentage was below 50% in all the other species, but still substantial in *Anthyllis* and the two *Salsola* species. *Lycium* and *Retama* showed virtually no shoot dieback in September (Table 2). The percentage of dry shoots declined markedly (paired t-test $p < 0.05$, except for *Retama* that

had almost no shoot dieback and *S.genistoides* that did not show a significant recover) by mid October in all species (Table 2), suggesting that the two rain episodes between the sampling dates (12.8 mm on 23 September + 1 mm on 18 October 2006) were enough to recover hydraulic function in many of the affected branches of all species. Recovery was complete for *Retama* and *Lycium*, the species with a smaller proportion of dry branches (Table 2). *Salsola genistoides* recovered a similar proportion of shoots than *Lycium* (~5%), but it maintained a higher proportion of apparently dead branches after the rains (16% of dry branches). *Launaea* was the specie showing a higher recovery (around 34% of branches) followed by *Anthyllis* (~31%) (Table 2). *Launaea* was the only species that maintained >25% of dry shoots after the second sampling took place in mid October.

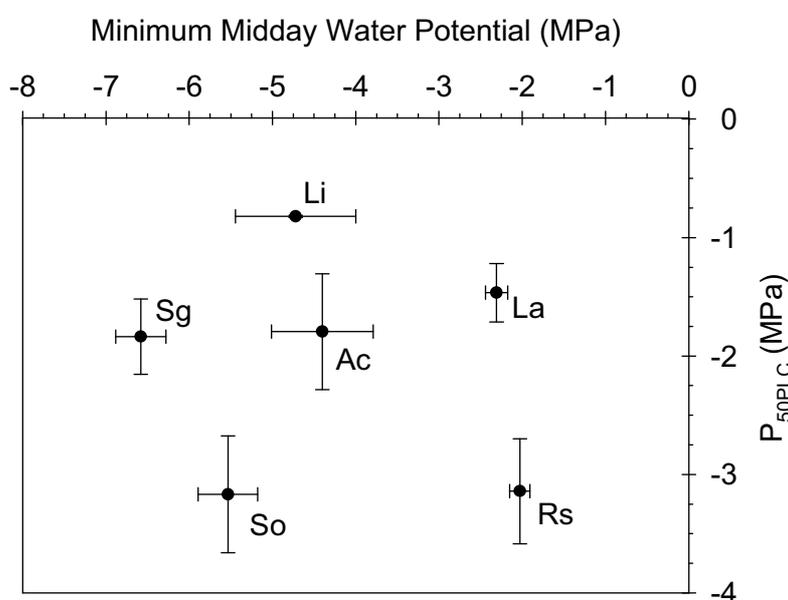


Figure 6.- Relationship between minimum midday water potential and P_{50PLC} ($R^2=0.002$ n.s.). Error bars are 1SE (n=5-6). Species abbreviations as in table 1.

Relationships between hydraulic properties

In May, species experiencing lower midday water potentials tended to have lower stomatal conductance, but the difference was not statistically significant (Figure 5). The relationship became significant in August, coinciding with lower overall water potentials (Figure 5).

There was no relationship between the pressure causing 50% embolism in the laboratory experiments (P_{50PLC}) and the minimum midday water potential measured in the field (Figure 6). When we used the vulnerability curves and the field water potential data to predict levels of native embolism, we obtained a weak, non-significant relationship between predicted PLC in August and g_s for that month (Figure 7a). Specific hydraulic conductivity (K_S) seemed to be the variable explaining a greater proportion of the variation in hydraulic properties and drought response among species. Species with greater K_S had lower levels of (predicted) native embolism in August (Figure 7b), suggesting that species with higher capacity to transport water suffered lower levels of embolism, experienced a lower reduction in their absolute values of midday water potentials between May and August ($R^2=0.81$, $p<0.05$; data not shown), and tended to keep higher tissue RWCs in August ($R^2=0.61$, $0.05<p<0.1$; data not shown).

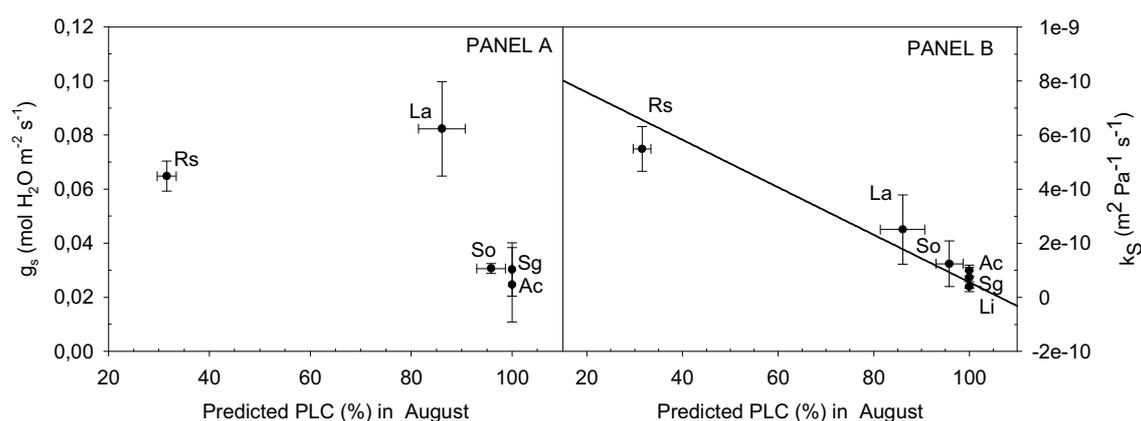


Figure 7.- Relationship between predicted percent loss of conductivity (PLC) in August and stomatal conductance (g_s) (panel A; $R^2=0.30$ n.s.) and maximum specific hydraulic conductivity (K_S) (panel B; $R^2=0.95^*$). Error bars are 1SE ($n=5-6$). Species abbreviations as in table 1.

Discussion

Species comparisons

The studied species differed in their hydraulic properties and in the way they dealt with drought stress. Two species, *Retama* and *Launaea*, managed to maintain relatively high leaf water potentials throughout the study period. In the case of *Retama*, this is likely to be due to the presence of deep toots (Hasse *et al.* 1996 measured rooting depth of 16-20 m). However,

that does not seem to be the case for *Launaea*, which has shallow roots (personal observation), and the mechanism by which this species avoids very low water potentials remains to be explored. Probably as a result of keeping relatively high water potentials, these two species maintain higher g_s and A values than any other species during the summer drought (Figure 4a and b). In the case of *Retama*, high rooting depth occurs together with high hydraulic efficiency (K_S) and high resistance to xylem embolism, which explains why this species shows no shoot dieback (Table 2) and no summer reduction in the F_m/F_v ratio or the relative water content of the shoots (Figure 4c and d). In the case of *Launaea*, its high vulnerability to xylem embolism (Figure 2), together with the relatively weak stomatal control (Figure 4) probably explains the high levels of shoot dieback during the summer (Table 2).

Salsola genistoides and *S. oppositifolia*, shallow and medium rooted plants, show the lowest predawn and midday water potentials (Figure 3). They are lowest for *S. genistoides*, likely because *S. oppositifolia* is a C4 plant. The leaves of the two species virtually stop working during the summer, showing very low values of stomatal conductance in August. Despite that fact, both species suffer relatively high levels of shoot dieback, but lower than *Launaea* probably because of their higher resistance to xylem embolism (Table 2 and Figure 2).

Finally, *Lycium* and *Anthyllis*, both medium rooted plants (*Anthyllis* reaches 3 m depth; Archer *et al.* 2002) avoid drought stress by disconnecting and dropping their leaves to reduce evaporative water loss. This is consistent with the great decline in chlorophyll fluorescence and relative water content observed in the two species between May and August (Figure 4c and d). This drought-avoidance mechanism seems to be much more efficient in *Lycium*, which suffered almost no shoot dieback despite its extremely high vulnerability to embolism. According to our measurements this species is more vulnerable than any previously measured Mediterranean woody species (Maherali *et al.* 2004).

Both *Lycium* and *Anthyllis* suffered substantial branch drying (personal observation), probably due to xylem embolism, but the single rain event registered right before the mid September sampling (40 mm in 4 days) was enough for *Lycium* to recover almost all their shoots and leaves, and even to flowering (personal observation). *Anthyllis* (and also *S.*

genistoides, *S. oppositifolia* and *Launaea*) needed more time and rain to recover its shoots, and significant shoot dieback was still apparent by mid October (Table 2). Similar drought-induced shoot dieback and recovery has been reported for other semiarid species (Davis *et al.* 2002; Vesik & Westoby 2003).

Relationships between hydraulic properties

Our results support the hypothesis that species experiencing lower minimum water potentials will suffer more drought stress, indicated by lower stomatal conductance. The relationship between minimum midday water potential and stomatal conductance became closer during the summer, when the plants are presumably more stressed (Figure 5). This result is consistent with previous studies showing a relationship between stomatal conductance and leaf water potential both within and among species (Wullschleger *et al.* 1998).

Contrary to our second hypothesis, we did not find a relationship between minimum seasonal water potential and resistance to xylem embolism (Figure 6). This relationship has usually been found, particularly in water-limited ecosystems (Hacke *et al.* 2000; Pockman & Sperry 2000), including Mediterranean ones (Martinez-Vilalta *et al.* 2002; Jacobsen *et al.* 2007a). However, other studies have reported species, like *Retama* here, that seem to be overly resistant to embolism compared to the conditions under which they live (e.g., *Ilex aquifolium* in Martinez-Vilalta *et al.* 2002). The presence of these types of species contributes to obscure any relationship between minimum leaf water potentials and embolism resistance, and suggests that embolism resistance does not necessarily imply a cost for the plant.

Even more surprisingly, our data show that most species were highly vulnerable to xylem embolism, with minimum leaf water potentials much lower than $-P_{50PLC}$ values for almost all species (compare Figures 2 and 3). Similar results have been obtained recently for a woody community in the extremely arid Mojave desert (Jacobsen *et al.* 2007c), contrasting with the results obtained in that same and previous papers for chaparral and other water-limited communities (*cf.* Maherali *et al.*, 2004). Since roots are known to be more vulnerable to embolism than shoots, and have usually been found to operate closer to their point of hydraulic

failure (Hacke *et al.* 2000; Martinez-Vilalta *et al.* 2002), it is likely that the roots of the studied shrubs show even higher levels of native embolism than their aboveground counterparts. Taken together the previous results show that aridity does not necessarily lead to a convergence in embolism resistance, and highlight the importance of other characters related to drought avoidance and resistance.

Consistent with the previous, we found no relationship between predicted loss of conductivity due to xylem embolism and stomatal conductance (Figure 7a). Maherali *et al.* (2006) found a marginally significant relationship between these two parameters across species, which disappeared when they used phylogenetically independent contrasts. In our case, predicted lost of conductivity due to xylem embolism (PLC) was correlated with specific hydraulic conductivity (K_s) (Figure 7b), suggesting that in that community embolism levels in the field may be more related to the capacity to transport water than to the vulnerability of the conducting system. In agreement with that interpretation, species with greater K_s tended to keep higher relative water contents throughout the summer.

In conclusion, the studied showed different strategies to cope with drought and, although most of them showed significant drought-induced damage at the peak of the drought period, they also showed a high and fast recovery following the first autumn rains. This result suggests that this community may be relatively resistant to future changes in water availability due to climate changes. Other research suggests that plants in this area are not only adapted to low precipitation but also to high unpredictability (Lázaro *et al.* 2001). The low and unpredictable rainfall events common in the area may have shaped communities adapted to such constraints. On the other hand, additional research is required to fully understand the interactions between the different traits that confer plant resistance to drought and, in particular, the fact that, unlike what was previously believed, plants from arid communities are not always highly resistant to embolism. It is unclear how the high vulnerability to embolism of the studied species might impact their drought response under a drier climate scenario.

References

- Ackerly DD (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**: 25-44.
- Archer N, Hess T, Quinton J (2002). The water balance of two semi-arid shrubs on abandoned land in South-Eastern Spain after cold season rainfall. *Hydrology and Earth System Sciences*, **6**: 913-926.
- Bhaskar R, Ackerly DD (2006). Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*, **127**: 353-359.
- Brodribb TJ, Field TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 1381-1388.
- Capel-Molina JJ (2000). *El clima de la Península Ibérica*. Ariel, Geografía. Barcelona.
- Castro Viejo S (2001). Flora ibérica: Plantas vasculares de la Península Ibérica y Baleares. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves. *Plant Physiology*, **100**: 205–209.
- Davis SD, Ewers FW, Sperry JS, Portwood KA, Crocker MC, Adams GC (2002). Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* chaparral of California: a possible cause of hydraulic failure. *American Journal of Botany*, **89**: 820-838.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns L (2000). Climate extremes: observations, modelling and impacts. *Science*, **289**: 2068-2074.
- Haase P, Pugnaire F, Fernández E, Puigdefábregas J, Clark S, Incoll L (1996). An investigation of rooting depth of the semiarid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labelling of ground water with a chemical test. *Journal of Hydrology*, **177**: 23–31.
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (1999). Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass *Stipa tenacissima*. *Plant Ecology*, **145**: 327–339.

- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J (2000). Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, **1**: 31–41.
- IPCC (2001). Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD (2007a). Cavitation resistance among 26 Chaparral species of Southern California. *Ecological Monographs*, **77**: 99-115.
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD (2007b). Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, **95**: 171-183.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Davis SD, Ewers FW (2007c). Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities. *Plant, Cell and Environment*, **30**: 1599-1699.
- Lázaro R, Rodrigo FS, Gutiérrez L, Domingo F, Puigdefábregas J (2001). Analysis of a Thirty Year Rainfall Record (1967-1997) from Semi-Arid SE Spain: A Plant Ecological Perspective. *Journal of Arid Environments*, **48**: 373–395.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, **85**: 2184-2199.
- Maherali H, Moura CF, Caldera MC, Wilson CJ, Jackson RB (2006). Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, **29**: 571-583.
- Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, **133**: 19:29.
- Martínez-Vilalta J, Piñol J (2002). Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, **161**: 247-256.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659-668.

- Munné-Bosch S, Jubany-Mari T, Alegre L (2003). Enhanced photo- and antioxidative protection, and hydrogen peroxide accumulation in drought-stressed *Cistus clusii* and *Cistus albidus* plants. *Tree Physiology*, **23**: 1–12.
- Ordiales-Plaza R (2000) Midebmp, V.4.2. Estación Experimental de Zonas Áridas, Almería, Spain.
- Pammenter NW, Vander Willigen C (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, **18**: 589–593.
- Peinado M, Alcaraz F, Martínez-Parras JM (1992). Vegetation of Southeastern Spain. J. Cramer, Berlin, DE.
- Pockman WT, Sperry JS (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*, **87**: 1287–1299.
- Pratt RB, Ewers FW, Lawson MC, Jacobsen AL, Brediger M, Davis SD (2005). Mechanisms for tolerating freeze-thaw stress of two evergreen chaparral species: *Rhus ovata* and *Malosma laurine* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, **92**: 1102–1113.
- Pugnaire FI, Haase P (1996). Comparative physiology and leaf growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany*, **77**: 81–86.
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, **15**: 85–92.
- Pugnaire FI, Hasse P, Puigdefabregas J (1996a). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, **77**: 1420–1426.
- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J, Cueto M, Incoll LD, Clark SC (1996b). Facilitation and succession under the canopy of the leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, **76**: 455–464.
- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989). Change in climate variability in the 21st century. *Climatic Change*, **14**: 537.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**: 339–346.

- Sperry JS, Saliendra NZ (1994). Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell & Environment*, **17**: 1233–1241.
- Sperry JS (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, **104**: 13-23.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, **11**: 35-40.
- Sperry JS, Alder NN, Campbell GS, Comstock J (1998). Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment*, **21**: 347-359.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution-is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, **15**: 335-360.
- Vesk PA, Westoby M (2003). Drought damage and recovery- a conceptual model. *New Phytologist*, **160**: 7-14.
- Wullschlegel SD, Hanson PJ, Tschaplinski TJ (1998). Whole-plant water flux in understory red maple exposed to altered precipitation regimes. *Tree Physiology*, **18**: 71-79.
- Zimmermann MH (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin Heidelberg. New York.

Conclusiones

***Cambio climático y patrones de precipitación:
efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas***

Cambio climático y patrones de precipitación:

Efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas

Conclusiones

A continuación se enumeran las principales conclusiones obtenidas en la presente tesis doctoral:

1. El sistema de manipulación de la precipitación propuesto se plantea como un método adecuado para la investigación de campo, dadas las mínimas alteraciones producidas en el microclima, su alta efectividad en la exclusión de la lluvia y sus efectos sobre la humedad del suelo.
2. Reducciones de un 30% en la cantidad de lluvia, las alteraciones estacionales, y la combinación de ambas, no tienen ningún efecto a corto plazo sobre la fisiología y productividad de los arbustos de nuestra comunidad semiárida, ni sobre la fisiología de *Stipa capensis*, o la cobertura de especies anuales y arbustivas. Manipulaciones más a largo plazo o de mayor impacto parecen ser necesarias para obtener repuestas, por la adaptación de las especies vegetales semiáridas a unas condiciones de precipitación muy variables e impredecibles.
3. La respiración del suelo y la materia orgánica y nutrientes del suelo, tampoco parecen verse afectados por manipulaciones a corto plazo en la cantidad y estacionalidad de la precipitación. La cantidad de nitrógeno, fósforo, potasio y materia orgánica del suelo, sin embargo, muestran una ligera tendencia a disminuir cuando se manipulan los patrones de precipitación.
4. La productividad, cobertura y diversidad específica de las comunidades de especies anuales del SE ibérico no se ven afectadas por variaciones de la cantidad y frecuencia de la precipitación. Estas comunidades presentan un gran grado de adaptación a la variabilidad e impredecibilidad de la lluvia en estas zonas, obteniendo beneficio de casi

- cualquier cantidad de agua. Reducciones del 50% son necesarias para reducir la productividad y diversidad de especies en estas comunidades.
5. Retrasos en el comienzo de las lluvias otoñales pueden producir disminuciones en la productividad y retrasos en el momento de la floración de las especies de las comunidades semiáridas del SE español. Sin embargo, la diversidad específica de esta comunidad no se ve afectada a corto plazo por el comienzo tardío de las lluvias otoñales en un invernadero.
 6. Bajo condiciones de invernadero, la reducción de la cantidad, del número de eventos y la variación estacional de la precipitación afectan de manera compleja al banco de semillas de un ecosistema semiárido, con efectos negativos sobre la productividad y diversidad del ecosistema.
 7. En el análisis de las consecuencias del cambio climático se deben tener en cuenta escenarios basados en la precipitación media, pero también los cambios estacionales y la variación en el número de eventos.
 8. Disminuciones en la frecuencia del suministro de agua no produjeron diferencias fenológicas en individuos de *Phagnalon saxatile*, pero sí dieron lugar a un mayor éxito reproductivo al dar lugar a plantas más grandes, con frutos más pesados que contienen un mayor número de semillas que tuvieron una mayor tasa de germinación.
 9. La plasticidad de *Phagnalon saxatile* es suficiente para equilibrar los cambios fenológicos, pero no los cambios en el tamaño de los frutos y número y viabilidad de la semilla, que están más relacionados con la disponibilidad hídrica.
 10. Las especies arbustivas del SE ibérico no muestran una resistencia al embolismo muy elevada, como cabría esperar por las características climáticas de la zona. Su supervivencia va ligada a otras características fisiológicas y a una rápida recuperación de los daños por sequía en ramas y tallos. La resistencia al embolismo no parece ir paralela por tanto al grado de aridez.
 11. Los cambios en los patrones de lluvia propuestos por los modelos de cambio climático no afectarán a corto plazo a la supervivencia de las especies de arbustos semiáridos por

su adaptación tanto a las bajas precipitaciones como a la incertidumbre sobre la distribución de las mismas.

**Estación Experimental de Zonas Áridas
Consejo Superior de Investigaciones Científicas**

