



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto del vecindario sobre tres especies de hierbas a
lo largo de un gradiente de disturbio antropogénico
crónico**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGA

P R E S E N T A:

TANIA VILLARREAL BARAJAS

TUTOR

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

2008



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

A mi tutor Carlos Martorell Delgado por su dedicación a este trabajo durante dos años, inculcarme la pasión por la ecología y por compartir conmigo tantos conocimientos.

A mis sinodales: Nelly Diego por abrirme las puertas al conocimiento de las plantas, Juan Fornoni, Zenón Cano y Eliane Ceccon por dedicarle tiempo a las correcciones de mi tesis.

A la beca Villarreal Barajas. Esta tesis es una minúscula parte de todo el agradecimiento que les tengo por la excelente educación que me han dado, así como su apoyo y cariño.

A Ricardo por escucharme en las presentaciones y dejarme compartirle mi pasión por la Biología.

A la comunidad de Concepción Buenavista, Oaxaca por permitirme realizar mi experimento en el valle de Tehuacán. Agradezco con mucho cariño a Simona por recibirnos y cocinarnos.

A los que me acompañaron a hacer el trabajo de campo: Ale, Sara, León, Hugo y mi papá por su voluntad de ayudarme.

A Teresa Valverde por ser una EXCELENTE maestra y persona e inspirarme a ser una mejor bióloga y dar lo mejor de mí.

A Bety, gracias por abrirme el laboratorio cuando lo necesité.

A mis maestros y amigos por darme tan buenas experiencias durante la carrera.

Índice

Resumen

Abstract

1. Introducción	1
1.1 Interacciones bióticas	2
1.2 Factores abióticos que afectan a las interacciones bióticas	4
1.2.1 Estrés	4
1.2.2 Disturbio	8
1.3 Tolerancias fisiológicas	10
1.4 Relación estrés /disturbio	11
1.5 Planteamiento del problema	13
1.6 Objetivos	15
2. Métodos	16
2.1 Descripción de las especies en estudio	16
2.2 Descripción del sitio de estudio	20
2.3 El experimento	21
2.4 Análisis estadístico	26
3. Resultados	27
3.1 Crecimiento	27
3.2 Esfuerzo reproductivo	30
3.3 Germinación	32
3.4 Supervivencia	33
4. Discusión	33
4.1 Crecimiento	33
4.2 Esfuerzo reproductivo	36
4.3 Germinación	38
4.4 Supervivencia	39
4.5 Posibles mecanismos de la interacción positiva	39
4.6 Importancia del disturbio y sus implicaciones en la conservación	40
4.7 Estudios previos y las aportaciones de este trabajo	42
5. Conclusiones	44

Literatura Citada

Apéndice

Resumen

Los estudios recientes sobre interacciones entre plantas han encontrado que éstas se tornan positivas ante el estrés ambiental. Sin embargo muy pocos experimentos han examinado cómo las interacciones cambian con respecto al disturbio. En esta tesis se hizo un experimento de remoción de vecinos en un sistema semiárido en el noroeste de Oaxaca para probar cómo las interacciones interespecíficas cambian a lo largo de un gradiente de disturbio antropogénico crónico (D.A.C.) Se evaluaron los efectos del vecindario sobre la supervivencia, el crecimiento, el esfuerzo reproductivo y la germinación de tres especies de hierbas con diferente tolerancia al disturbio en 12 sitios con diferente intensidad de disturbio.

Se encontró que hay interacciones negativas en sitios con poco disturbio y que éstas cambian a positivas en sitios con mayor D.A.C. La especie más tolerante al disturbio no mostró cambios en sus interacciones conforme aumentó la intensidad del mismo, mientras que la especie menos tolerante al disturbio sí cambió significativamente sus interacciones de negativo a positivo conforme aumentó el D.A.C en términos de su crecimiento y su reproducción. Sin embargo, debe de haber cierta cobertura vegetal para que ocurra la germinación de las tres especies. Estos fenómenos parecen estar mediados por atenuación del estrés, el cual puede ser el resultado del disturbio.

La dependencia de vecinos para germinar, o bien para crecer y reproducirse en el caso de las especies menos tolerantes al D.A.C. sugiere que en sitios donde el disturbio ha eliminado gran parte de la cobertura vegetal, la recuperación de la vegetación por sí misma probablemente enfrente serias dificultades. Resulta entonces crítico impedir que la degradación rebase los niveles por encima de los cuales la recuperación sea improbable. En estos casos se propone la introducción de especies tolerantes al disturbio para promover la regeneración de una cubierta vegetal así como la introducción de tierra fértil para crear una mayor capa de suelo.

Palabras clave: Pastizales, interacciones positivas, facilitación, atenuación del estrés, sobrepastoreo, degradación ambiental, efecto del vecindario, Mixteca Alta, Valle de Tehuacán, México

Abstract

Recent research on plant interactions has found that environmental stress promotes positive interactions. However, there have been very few experiments designed to examine how interactions change with disturbance. We conducted a neighbor removal experiment in a semiarid area in northwestern Oaxaca State, Mexico, in order to test how inter-specific interactions change along a chronic anthropogenic disturbance (C.A.D.) gradient. The neighborhood's effects on survival, growth, reproductive effort and germination of three herb species differing in their tolerance to disturbance were tested at 12 sites along a disturbance intensity gradient.

A shift from competitive effects in low disturbance sites to positive interactions highly disturbed sites was found. The disturbance-tolerant species showed no change in its interactions as C.A.D. increased, while, the less tolerant species did change its interactions notoriously from negative to positive in terms of its growth and reproduction. However a minimum plant cover is required for the germination of all three species. These positive interactions seemingly are mediated by the amelioration of stress, which may result from disturbance itself.

The dependence of neighbors in order to germinate, or even to grow and reproduce in the case of the less C.A.D.-tolerant species, suggests that in areas where disturbance has eliminated a large part of the plant cover, vegetation will probably face serious encumbrances to recover by itself. It is therefore crucial to stop degradation before it reaches the levels that may hinder recovery. If this occurs, the introduction of tolerant species in sites with high disturbance may be needed to promote the regeneration of a certain plant cover, as well as the introduction of fertile soil to create a soil layer where plants can live.

Key words: Grasslands, positive interactions, facilitation, stress amelioration, overgrazing, land degradation, neighborhood effect, Mixteca Alta, Tehuacán Valley, Mexico.

1 Introducción

La distribución y la abundancia de una especie están determinadas, entre otros factores, por sus tolerancias fisiológicas (Chown y Gaston, 1999) y por sus interacciones bióticas. El efecto de ambos factores se ve a su vez modificado por los elementos abióticos del ecosistema (Case *et al.*, 2005). Estos tres factores pueden limitar o ampliar la distribución de las especies, así como aumentar o disminuir su abundancia (Booth *et al.*, 1988; Davis *et al.*, 1998; Vetaas, 2002). Dos de los factores abióticos que pueden modificar a las interacciones bióticas son el estrés y el disturbio, entre otros. Por ejemplo, las interacciones positivas ocurren particularmente en ambientes estresantes, tales como ecosistemas árticos, alpinos, desérticos o pantanosos o también pueden presentarse interacciones positivas si los organismos son poco tolerantes a las condiciones del ambiente (e.g., Bertness y Callaway, 1994; Bertness y Leonard, 1997; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002). Por el contrario, se presenta competencia en los ambientes favorables, con alta productividad de nutrientes o si las especies son tolerantes a las condiciones que se presentan en el ambiente (Bruno *et al.*, 2003). Se ha estudiado poco cómo cambian las interacciones con respecto al disturbio. En esta tesis nos enfocaremos únicamente en el disturbio antropogénico crónico (D.A.C.), el cual se asemeja al estrés en cuanto a que es un factor que se presenta con tan alta frecuencia que es casi permanente en el sistema. El objetivo principal de este trabajo es evaluar si el D.A.C. es un factor que determina cambios en las interacciones de la misma

manera que el estrés, ya que este último puede ser producto del disturbio (Rietkerk y van de Koppel, 1997, 2000; Rietkerk *et al.*, 1997; Parker, 1999).

1.1 Interacciones bióticas

Los distintos tipos de interacciones bióticas están caracterizados con un signo que representa el efecto de la interacción sobre la adecuación de los organismos involucrados (Tabla 1). Estas interacciones pueden ser tanto negativas, reduciendo la adecuación de uno o ambos organismos, como positivas, aumentando su adecuación. Seis combinaciones posibles de efectos positivos, negativos y neutros constituyen todos los posibles tipos de interacciones entre dos organismos (Tabla 1; Burkholder, 1952; Price, 1984).

Tabla 1. Tipos de interacciones. Dependiendo de cómo se ven afectados los organismos, positiva (+), neutra (0) y negativamente (-), se pueden reconocer varias interacciones que reciben diferente nombre.

Efecto sobre la especie 1	+	Mutualismo		
	0	Comensalismo	Neutralismo	
	-	Depredación	Amensalismo	Competencia
		+	0	-
		Efecto sobre la especie 2		

La competencia es aquella interacción en la que dos organismos se ven afectados negativamente, debido a que se reduce el crecimiento, la reproducción o la supervivencia de ambos organismos por interferencia o explotación del mismo

recurso. Otro tipo de interacción en la que el resultado es desfavorable solamente para un organismo, pero para el otro es neutro es conocido como amensalismo. Si la interacción ocurre entre dos miembros de la misma especie se dice que hay competencia intraespecífica. Cuando la interacción ocurre entre miembros de especies diferentes se llama competencia interespecífica (Andrewartha y Birch, 1954). Al contrario de la competencia, las interacciones positivas son aquellas en las que ambos organismos salen beneficiados, conocidas como mutualismo, o bien aquellas donde sólo un organismo sale beneficiado, mientras que para el otro el efecto es neutro, conocidas como comensalismo. La competencia inter e intraespecífica limitan la distribución de las especies o reducen su abundancia, mientras que las interacciones positivas tienen el efecto contrario (Bruno, *et al.*, 2003; Travis *et al.*, 2006). Todas estas interacciones bióticas influyen en la estructura y el funcionamiento de la comunidad (Case *et al.*, 2005).

Existen varias maneras en que los organismos presentan interacciones positivas. Puede presentarse atenuación del estrés o bien asociaciones defensivas (Bruno *et al.*, 2003). La atenuación del estrés es un proceso que incluye interacciones positivas en donde algunos organismos modifican las condiciones microclimáticas o físicas de su entorno para facilitar la entrada o el establecimiento de otros (Clements, 1936 en Anthelme *et al.*, 2007). Por otro lado, las interacciones positivas mediadas por las asociaciones defensivas consisten principalmente en protección física ya sea por el tamaño o por la localización de un organismo en

relación al otro (Brooker *et al.*, 2006). Este tipo de asociación puede presentarse cuando una plántula germina bajo la sombra de un arbusto espinoso.

1.2 Factores abióticos que afectan a las interacciones bióticas

En cuanto a los factores abióticos que pueden afectar la distribución y la abundancia de los organismos se encuentran el estrés y el disturbio (entre otros; Grime 1977; Brooker y Callaghan, 1998). El resultado de las interacciones depende mucho del ambiente o de los factores abióticos y también de las tolerancias fisiológicas de cada organismo. Por ejemplo, las interacciones positivas ocurren particularmente en ambientes estresantes, tales como ecosistemas árticos, alpinos, desérticos o pantanosos, o también pueden presentarse interacciones positivas si los organismos son poco tolerantes a las condiciones del ambiente (e.g., Bertness y Callaway, 1994; Bertness y Leonard, 1997; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002). Por el contrario, se presenta competencia en los ambientes favorables, con alta productividad de nutrientes o si las especies son tolerantes a las condiciones que se presentan en el ambiente (Bruno *et al.*, 2003).

1.2.1 Estrés

El estrés es una restricción externa que limita las tasas de adquisición de recursos, el crecimiento o la reproducción de los organismos. Por ejemplo, el estrés restringe la fotosíntesis, limita la adquisición de luz, agua y nutrientes del suelo (Grime 1977).

Cuando en la naturaleza se presentan condiciones de estrés, las interacciones en las comunidades de plantas tienden a ser positivas (Bertness y Callaway 1994). Esto es porque los vecinos se atenúan mutuamente el estrés físico (*e.g.*, temperatura o salinidad; Connell y Slatyer 1977; Bertness 1989). Un caso bien conocido es el nodricismo, en el cual una planta se beneficia de la sombra proyectada por otra – a la que se conoce como nodriza – en zonas desérticas (Vanandel, 2005). Las especies tolerantes al estrés son capaces de establecerse y después tienen la habilidad de modificar el ambiente, haciéndolo menos estresante para otras especies (Bertness, 1991; Bertness y Shumway 1993). Esto lo hacen, por ejemplo, a través de promover la disponibilidad de nutrientes, la captura de agua, la permanencia de la humedad o regulando la temperatura (Pugnaire *et al.*, 1996). Incluso, algunas especies incrementan la fertilidad del suelo, de modo que ellas mismas aumentan su crecimiento (Pugnaire *et al.*, 1996). Resumiendo lo anterior, en condiciones de estrés, las interacciones entre organismos tienden a ser positivas porque atenúan el estrés modificando las condiciones microclimáticas desfavorables (Bertness, 1991; Bertness y Shumway 1993; Bertness y Callaway, 1998;).

La ausencia de estrés hace que la competencia sea la interacción predominante (Bertness y Shumway, 1993; Bertness y Callaway, 1994). Por definición, la competencia involucra una lucha para obtener recursos como luz, agua, o nutrientes. Bajo condiciones físicas que permitan la rápida adquisición de éstos, la competencia es intensa. Por el contrario, las condiciones físicas estresantes

restringen la habilidad de las plantas para adquirir los recursos (Connell, 1983; Bertness, 1991; Bertness y Shumway, 1993; Bertness y Callaway, 1994; Figura 1).

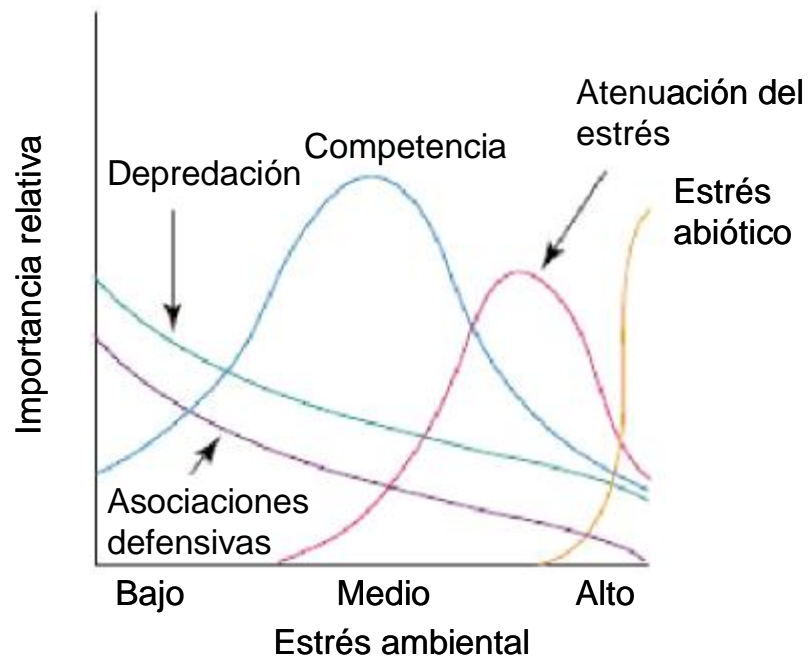


Figura 1. Importancia relativa de la depredación, la competencia y las asociaciones defensivas a lo largo de un gradiente de estrés ambiental (tomado de Bruno *et al.*, 2003).

Las interacciones observadas en el campo son el resultado de un balance entre efectos positivos y negativos. Éstos últimos cobran importancia bajo condiciones ambientales extremadamente estresantes, dando lugar a una interacción positiva y por el contrario, bajo condiciones ambientales muy poco estresantes la interacción probablemente sea negativa debido a un incremento en la importancia de los efectos perniciosos de una planta sobre la otra (Brooker y Callaghan, 1998; Dormann y Brooker 2002; Figura 2). El cambio en la importancia

de las interacciones ha sido demostrado en plantas vasculares bajo condiciones físicas estresantes en desiertos (Muller, 1953; Niering *et al.*, 1963), sistemas alpinos (Woods y Del Moral, 1987; Callaway *et al.*, 2002), comunidades intermareales (Taylor y Littler, 1982; Bertness, 1989) y saladares (Bertness 1991).

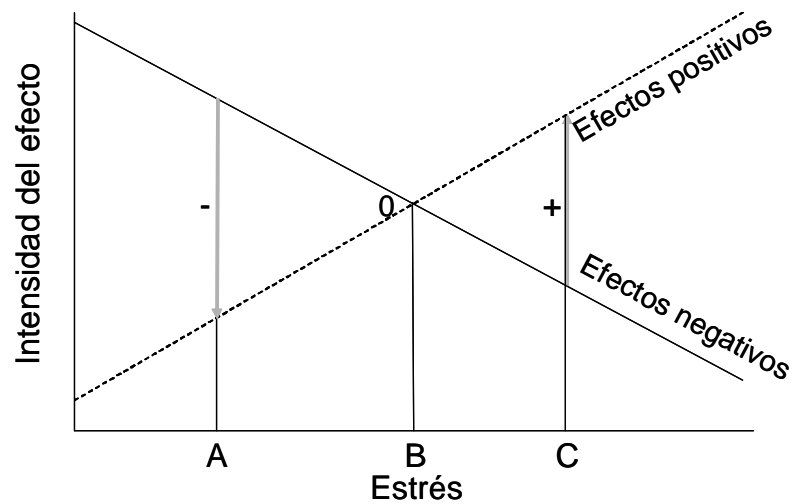


Fig. 2. Intensidad de los efectos que tienen los organismos entre sí a lo largo de un gradiente ambiental de estrés. Las líneas grises y los símbolos indican los efectos netos de la interacción entre los organismos (positivo, +, neutral, 0, o negativo, -). El resultado de los dos tipos de efecto esta ilustrado en tres puntos: (A) el efecto positivo es menor que el negativo, lo que pudiera reflejarse en una interacción competitiva. En (B) ambos efectos se cancelan mutuamente. En (C) el efecto positivo es dominante sobre el negativo, dando pie a una interacción positiva (modificado de Dormann y Brooker, 2002).

La mayoría de los trabajos de comunidades que abordan el tema de las interacciones entre dos especies o entre un organismo y los que lo rodean en

diferentes condiciones ambientales manipulan alguna de las dos especies que están interactuando o a los organismos alrededor de un organismo focal. En estos casos se hacen experimentos de remoción de vecinos alrededor de un individuo, llamado focal, y la respuesta de éste último es comparada con aquella observada en individuos sin tratamiento (sin remoción de vecinos) para obtener el efecto neto que sobre él tienen los vecinos (Jonasson, 1992; Shevtsova *et al.*, 1995; Brooker y Dormann, 2002; Brooker *et al.*, 2006). La interacción neta se obtiene a través de cambios relativos en el tamaño y crecimiento de la planta, la biomasa, la supervivencia, la germinación o la reproducción. Si al remover los vecinos la planta focal se desempeña mejor que otra planta que mantiene su vecindario intacto es porque estaba compitiendo con las de alrededor y la ausencia de vecinos le resultó benéfica. Por el contrario, si su desempeño empeora, es porque estaba presentando interacciones positivas con las de alrededor y la ausencia de vecinos la perjudicó (Brooker, 2006).

1.2.2 Disturbio

Un disturbio es el cambio en la estructura mínima de un objeto causado por un factor externo al nivel de interés (Pickett y Kolasa, 1989). También se le define como el proceso de remoción y/o daño de la biomasa vegetal (Grime 1979). Los disturbios tienen características espaciales y temporales: tamaño del área perturbada, frecuencia (episódica o crónica) e intensidad (Pickett y White, 1985; Singh, 1998). El disturbio episódico tiene baja frecuencia pero puede ser de gran

intensidad. Un disturbio crónico, por el contrario, es de baja intensidad pero tiene lugar durante periodos de tiempo muy largos. Este último puede ser más destructivo que el episódico (Singh, 1998). Los disturbios también se pueden dividir según su origen en naturales (como el vulcanismo y los huracanes) y antropogénicos (como la tala, la urbanización, la agricultura y el ganado). En esta tesis nos enfocaremos únicamente en el disturbio antropogénico crónico (D.A.C.) y en sistemas de pastizal semiárido, donde se presentan, por ejemplo, el sobrepastoreo, caminos ganaderos, construcción urbana y creación de campos de cultivo.

El disturbio también puede tener un impacto sobre las interacciones bióticas. Connell (1978) explica, en su teoría del disturbio intermedio, que en condiciones de poco disturbio predominan los competidores dominantes. Es decir, con bajos niveles de disturbio la competencia se incrementa de la misma manera que ocurre con bajo estrés. Recientemente se ha empezado a reconocer que también las interacciones positivas se modifican en presencia del disturbio. Brooker *et al.* (2006) hicieron el primer estudio de cambios en el signo de las interacciones a lo largo de gradientes de disturbio, encontrando un incremento en la importancia de las interacciones positivas mediada por asociaciones defensivas en los sitios con más disturbio por herbivorismo. Sin embargo, otro estudio semejante (Smit *et al.*, 2007) no encontró evidencias de que las interacciones entre plantas se vuelvan positivas en presencia de ganado.

Muchos estudios (Muller, 1953; Niering *et al.*, 1963; Hay, 1981; Taylor y Littler 1982; Woods y Del Moral, 1987; Bertness y Shumway, 1993;) normalmente no dilucidan la diferencia entre estrés y disturbio usando el término genérico “severidad ambiental”. La severidad puede ser una combinación de estrés y disturbio (Brooker y Callaghan 1998) o a veces se usa indistintamente para referirse a uno u otro. Sería fructífero entender con más detalle la relación entre las interacciones y los componentes de severidad por separado para mejorar nuestras capacidades predictivas y establecer estrategias de manejo en ambientes donde se presenta el D.A.C.

1.3 Tolerancias fisiológicas

Las plantas pueden crear resistencia al estrés, ya sea por tolerancia o por evasión (Larcher, 2003; LeClerc, 2003). En la evasión las plantas están en desequilibrio con el ambiente externo, es decir, no experimentan las condiciones estresantes (un cacto que contiene agua evade la aridez). Por el contrario, en la tolerancia el organismo sí está en equilibrio con el ambiente, como sucede con las plantas poiquilohídricas (Levitt, 1961; Larcher, 2003). Ambas estrategias no sólo son reconocibles como defensa contra el estrés sino también contra el herbivorismo (Stowe *et al.*, 2000). En este caso se puede decir que la tolerancia no previene el daño, pero permite a la planta compensar el daño ocasionado, mientras que la resistencia es la habilidad de un organismo a reducir la cantidad de daño que se está experimentando (Rodney *et al.*, 1997). Varios autores argumentan que estas

dos estrategias no son mutuamente excluyentes y que ambas juegan un papel importante en la defensa contra daños ocasionados por factores externos (Rodney *et al.*, 1997; Nuñez-Farfán *et al.*, 2007). Aquellas plantas que toleran mejor situaciones de estrés son aquéllas que tienen mejores estrategias de resistencia y que no presentan una reducción en su adecuación (Rodney *et al.*, 1997). Esto lo logran a través de respuestas fisiológicas y moleculares a los daños, así como modificaciones de la arquitectura de la planta y de patrones de redistribución de recursos (Stowe *et al.*, 2000). En la literatura hay mucha información sobre mecanismos de defensa contra el estrés, pero casi nada contra el disturbio con excepción del causado por el herbivorismo.

1.4 Relación estrés/disturbio

Aún cuando el disturbio pueda promover las interacciones positivas, podría parecer que la competencia es la única fuerza aparente en sistemas con disturbio muy poco frecuente. Esto sucede porque los estudios se han realizado en sitios con disturbios episódicos y la detección de una interacción positiva depende de la duración de las observaciones o de la duración del disturbio (Brooker y Callaghan, 1998). Normalmente observamos el resultado final del balance entre las interacciones positivas y negativas, y estas últimas pueden ser la norma en los periodos entre disturbios (Connell, 1978). Si el disturbio no es episódico, sino crónico sería probable encontrar más frecuentemente interacciones positivas

(Brooker y Callaghan, 1998). El disturbio antropogénico crónico (D.A.C.) se asemeja al estrés ya que es un estado que se presenta con alta frecuencia.

En sistemas de pastizal semiárido normalmente se presenta D.A.C. (Noy-Meir, 1975) ya que el hombre constantemente tiene una influencia sobre ellos a través de la introducción del ganado, campos de cultivo, tala o construcción. La relación estrés/disturbio en estos sistemas es muy estrecha por varias razones.

En general todos los factores antropogénicos afectan principalmente a tres aspectos microambientales; la falta de agua, de suelo y de nutrientes (Rietkerk y van de Koppel, 1997, 2000; Rietkerk *et al.*, 1997; van de Koppel *et al.*, 2002). A continuación se presentará cómo los D.A.C., al causar directa o indirectamente un déficit en estos tres aspectos, a su vez causan estrés en las plantas.

Remoción de vegetación por pastoreo y por tala. En sistemas de pastizal semiárido la mayoría de los herbívoros son introducidos por el hombre, tales como las vacas, las cabras, las ovejas y los burros. Normalmente estos animales ramonean las plantas o las arrancan desde la raíz, perturbando el estado de una comunidad (van de Koppel y Rietkerk, 2000). La presencia de la vegetación promueve la infiltración del agua, un factor limitante para el crecimiento de las plantas en sistemas semiáridos. Si el ganado reduce la cobertura vegetal, se producen escorrentías en vez de que el agua se infiltre dentro del suelo, el cual se erosiona y degrada perdiendo sus nutrientes (Rietkerk y van de Koppel, 1997). La erosión provoca una disminución en la profundidad del suelo y a la larga las plantas se ven sometidas a estrés por falta de espacio, ya que la falta de sustrato impide su crecimiento y

germinación. Por eso se dice que el sobrepastoreo transforma las condiciones microclimáticas causando estrés en los organismos.

El hombre, al cortar los árboles, tiene un efecto semejante al del ganado. La tala elimina la posibilidad de que un organismo esté bajo la sombra. Como consecuencia, las plantas se ven sometidas a un estrés térmico, ya que reciben mayor cantidad de radiación solar. Bajo estas condiciones las plantas tienen mayor pérdida de agua a causa de la evapotranspiración y de la pérdida de humedad en el suelo (van de Koppel, 2002). La presencia de vecinos favorece la conservación de la humedad evitando la desecación.

Caminos. El pisoteo de los animales y del hombre en los caminos causan compactación en el suelo y ésta a su vez impide la infiltración del agua y provoca una inmovilización de nutrientes. Como consecuencia los organismos presentan estrés hídrico causado a gran escala por agentes antropogénicos (Rietkerk y van de Koppel, 1997).

Campos de cultivo. Finalmente, la creación de campos de cultivo también provoca una inmovilización de nutrientes en el suelo. Al abandonar los campos de cultivo, las plantas no pueden crecer, entre otras razones, porque los nutrientes no pueden ser utilizados por ellas (Rietkerk *et al.*, 1997) causando un estrés nutritivo.

1.5 Planteamiento del problema

La relación entre las interacciones bióticas, los factores ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos tiene efectos profundos en la estructura y en el funcionamiento de la comunidad (Chown y Gaston, 1999; Case *et al.*, 2005). Por lo tanto, para entender la regulación de la biodiversidad dentro de un ecosistema, así como la respuesta de la biodiversidad a cambios ambientales, necesitamos entender el papel de las interacciones entre organismos y en particular la relación entre las interacciones y los gradientes ambientales (estrés o disturbio; Choler *et al.*, 2001). Los trabajos teóricos y de campo proponen un cambio en la dominancia de interacciones bióticas competitivas (negativas) en ambientes benéficos a interacciones bióticas facilitativas (positivas) en ambientes “severos” (estrés o disturbio; Bertness y Callaway, 1994; Pugnaire *et al.*, 1996; Bertness, 1998; Brooker y Callaghan, 1998; Bruno *et al.*, 2003; Anthelme *et al.*, 2006; Brooker, 2006). En este trabajo se estudiará la relación entre el D.A.C. y las interacciones por dos razones. Hay muchos estudios sobre la relación entre el estrés y las interacciones planta-planta (Bertness y Callaway, 1994; Bertness, 1998, Pugnaire *et al.*, 1996, Bertness y Shumway, 1993) pero muy escasos estudios han examinado en detalle la relación entre el disturbio y las interacciones entre plantas. Además, los estudios en los que se aborda el disturbio sólo se han enfocado en las asociaciones defensivas (Brooker y Callaghan, 1998; Smit *et al.*, 2007) y ninguno se ha enfocado en la atenuación del estrés en un gradiente de disturbio. Esto daría una visión más amplia de las causas que producen los cambios en las interacciones en las plantas.

En esta tesis se parte de que el D.A.C. tiene un efecto importante en el microambiente de las plantas causando estrés. En consecuencia, se puede proponer la hipótesis que habrá interacciones positivas entre las especies en un lugar con mayor D.A.C. —ya que probablemente el estrés es intenso—, y por el contrario, habrá interacciones negativas en los sitios donde haya poco D.A.C. y consecuentemente poco estrés. En los pastizales, las plantas han generado diversas estrategias contra el estrés, por ejemplo, mantenerse a cierta temperatura a través de la acumulación de humus, redistribuir la cantidad del agua, favorecer la estabilidad del suelo o disminuir la pérdida de agua por evaporación (Rietkerk *et al.*, 1997). Sin embargo, el D.A.C. es reciente en el tiempo evolutivo, y es improbable que las plantas hayan podido generar adaptaciones contra el estrés que éste provoca.

1.6 Objetivos

En este trabajo se quiere definir el efecto que tiene el vecindario sobre tres especies de hierbas bajo diferentes intensidades de D.A.C., así como definir el signo y la intensidad de las interacciones sobre estas tres especies. Por otro lado, el cambio en el signo de la interacción en presencia de disturbio depende de la biología de cada especie. Hay especies que son más tolerantes al disturbio y otras que lo son menos. Se espera que las especies menos tolerantes al disturbio experimenten un cambio en el signo de sus interacciones de negativo a positivo conforme aumente el gradiente de disturbio, ya que requieren de vecinos que atenúen el estrés que

experimentarían en sitios perturbados. Por otro lado, las especies que son más tolerantes presentarán en todo el gradiente de disturbio el mismo signo de interacción, ya que no necesitan de vecinos para atenuar las condiciones de estrés.

El objetivo de este trabajo es evaluar si el D.A.C. es un factor que determina cambios en las interacciones de la misma manera que el estrés, ya que este último puede ser producto del disturbio (Rietkerk y van de Koppel, 1997, 2000; Rietkerk *et al.*, 1997; Parker, 1999). Es importante diferenciar ambos fenómenos (estrés y disturbio) y estudiar por separado su influencia en las interacciones. El disturbio también afecta a la cobertura vegetal y profundidad del suelo, por lo que éstas se utilizarán como covariables.

Los objetivos particulares de este trabajo son:

1. evaluar cómo afecta el vecindario de una planta a su crecimiento, esfuerzo reproductivo, germinación y supervivencia en diferentes intensidades de D.A.C.
2. comparar las interacciones entre especies tolerantes y no tolerantes al disturbio.
3. evaluar los efectos de la cobertura vegetal y la profundidad del suelo sobre las interacciones.

2. Métodos

2.1 Descripción de las especies en estudio

Las especies en estudio son *Microchloa kunthii*, *Plantago mexicana* y *Sporobolus tenuissimus*. Se escogieron estas tres especies ya que tienen una amplia distribución en el sitio de trabajo. Se encuentran en todo el gradiente de disturbio. Además, se escogieron especies que fueran tolerantes (*S. tenuissimus*), no tolerantes (*M. kunthii*) y más o menos tolerantes (*P. mexicana*) al disturbio. Para este criterio se tomaron en cuenta cuatro sitios con un D.A.C. de entre 40 y 100 usando el índice de Martorell y Peters (2005) modificado por los autores (datos no publicados de C. Martorell). La especie con mayor densidad en lugares con poco disturbio es *M. kunthii*, por lo que se consideró que es la especie menos tolerante al disturbio. La especie con mayor densidad en lugares con mucho disturbio es *S. tenuissimus*, por lo que se tomó como la especie más tolerante al disturbio. Por último, en sitios con disturbio intermedio predominan tanto *S. tenuissimus* como *P. mexicana* (Figura 6).

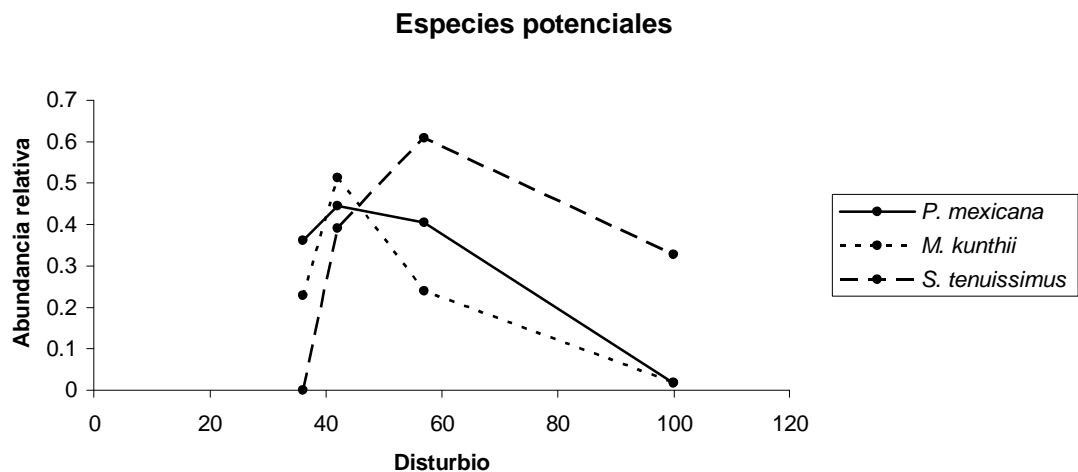


Figura 6. Distribución las tres especies en el gradiente de D.A.C.

Las descripciones se basan en Rzedowski y Rzedowski, 2001.

Microchloa kunthii Desv. (Poaceae) es una hierba perenne, amacollada, con hojas de uno a cuatro cm de largo. Las hojas son delgadas siendo ahusadas en la punta. Las espigas nacen desde el centro del macollo y miden de uno a ocho cm de largo, normalmente son cuatro o cinco pero se pueden llegar a presentar hasta más de 30 (Figura 3). Esta hierba se encuentra en altitudes de 2250 a 2550 m, generalmente en pastizales, matorrales xerófilos y ocasionalmente en bosques de *Pinus* y *Juniperus*. Se distribuye desde Baja California Sur y Arizona hasta Argentina, aunque también se registra en regiones calientes del viejo mundo.

Plantago mexicana Link (Plantaginaceae) por su arte, es una planta anual o perenne con hojas por lo regular numerosas, de 10 a 20 por individuo, densamente arrosetadas y erectas que tienen de tres a siete cm de largo, frecuentemente son ciliadas y pubescentes. El tamaño de la planta varía desde individuos que crecen al ras del suelo, hasta aquellas que alcanzan casi medio metro de altura en sitios húmedos. Las inflorescencias por lo regular son de cuatro a diez por individuo, con flores densamente apretadas. Poseen pétalos de color blanco casi transparente con una mancha oscura conspicua en la base (Figura 4). Se registra en altitudes entre 2350 y 3800 m. en pastizales, praderas alpinas y subalpinas, matorrales xerófilos, bosques de *Pinus* y de *Quercus*, bosques mesófilos, orillas de caminos y arroyos y ocasionalmente en cultivos de maíz. Es conocida desde el noroeste de

México hasta Guatemala. Habita con regularidad tanto las zonas más húmedas como las más secas.

Sporobolus tenuissimus (Mart. ex Schrank) Kuntze (Poaceae) es una hierba compuesta por entre uno y 15 culmos. Las hojas de cada culmo miden de uno a cuatro cm de largo, son aplanadas siendo más angostas en la punta. La inflorescencia mide de uno a ocho cm de largo y se presentan de uno a cuatro inflorescencias ramificadas (Figura 5).



Figura 3. *Microchloa kunthii*.



Figura 4. *Plantago mexicana*



Figura 5. *Sporobolus tenuissimus*

2.2 Descripción del sitio de estudio

El municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca se localiza en la parte noroeste del estado ($7^{\circ} 24'$ oeste, $17^{\circ} 53'$ norte, 2,120 m s.n.m.; Figura 7). La temperatura promedio anual es de 16°C , la precipitación total anual es 530.3 mm y el clima es $\text{BS}_1\text{-Cw}_0$, es decir es un clima de transición entre el menos seco de los climas áridos y el más seco de los templados con lluvias en verano.

La vegetación que predomina en Concepción Buenavista es el matorral y el pastizal (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). En este municipio el sobrepastoreo y la tala constante han ocasionado que en gran parte de esta zona también predomine la ausencia de vegetación, es decir hay parches de roca madre, así como parches de vegetación de pastizal y matorral.



Figura 7. Ubicación del sitio de estudio. Concepción Buenavista, Oaxaca, México.

2.3 Descripción del experimento

Se escogieron 12 sitios de una hectárea con diferente intensidad de D.A.C. (Tabla 2) separados por al menos 400 m y hasta 5.5 km, el cual se midió con un índice multivariado (Martorell y Peters 2005, modificado por los autores, ver apéndice). En el caso de este trabajo, El Púlpito fue el lugar más conservado con un disturbio de 33.08 y La Luz el lugar con el mayor disturbio (120.56; Tabla 2).

Tabla 2. Sitios de estudio con sus respectivas intensidades de disturbio, ordenados de forma creciente.

Sitio	Intensidad de D.A.C.
El Púlpito	33.08
Agua Blanca	36.69
Nachiningue	39.37
Nacusenye	41.91
La Biznaga	55.47
Aguamosca	56.58
Llano de la Estrella	58.56
La Pedrera	61.19
Venado	64.00
La Peña Agujerada	98.27
El Gavilán	100.02
La luz	120.56

En cada sitio se ubicaron individuos de las tres especies. Para seleccionar a los individuos se utilizó un diseño pareado. Éste consistió en elegir a plantas semejantes en tamaño y que estuvieran relativamente cerca una de la otra (aprox. 50 cm) para que las condiciones microambientales fueran semejantes. Esto se hizo para reducir la variación. Se aplicaron dos tratamientos. Uno consistió en la

remoción de todos los individuos que estaban en un círculo de 10 cm de radio alrededor de un individuo de la especie en estudio. Esto se hizo para cada especie. El segundo tratamiento consistió en dejarlas con un vecindario intacto (Figura 8). Se hicieron cinco réplicas en cada uno de los 12 sitios. Es decir, en cada sitio había cinco individuos con remoción y otros cinco sin remoción por cada especie. En total se obtuvieron 120 individuos por especie. Antes de aplicar los tratamientos, se midió la cobertura de la vegetación en un círculo de 10 cm de radio alrededor de cada planta en estudio. Para medir esto, se usó un bastidor de madera, de 10 cm de altura, con 16 agujeros a través de los cuales pasaba una aguja. Éste se colocaba por encima del área a medir, dejando la planta focal en el centro. Se contaba el número de veces que la aguja tocaba parte de la vegetación. El experimento comenzó en julio del 2006 y finalizó en noviembre del mismo año una vez que se habían presentado las primeras heladas. Como variables de respuesta se midieron el crecimiento en tamaño, la supervivencia y el esfuerzo reproductivo. La germinación de las semillas se midió en otro experimento.

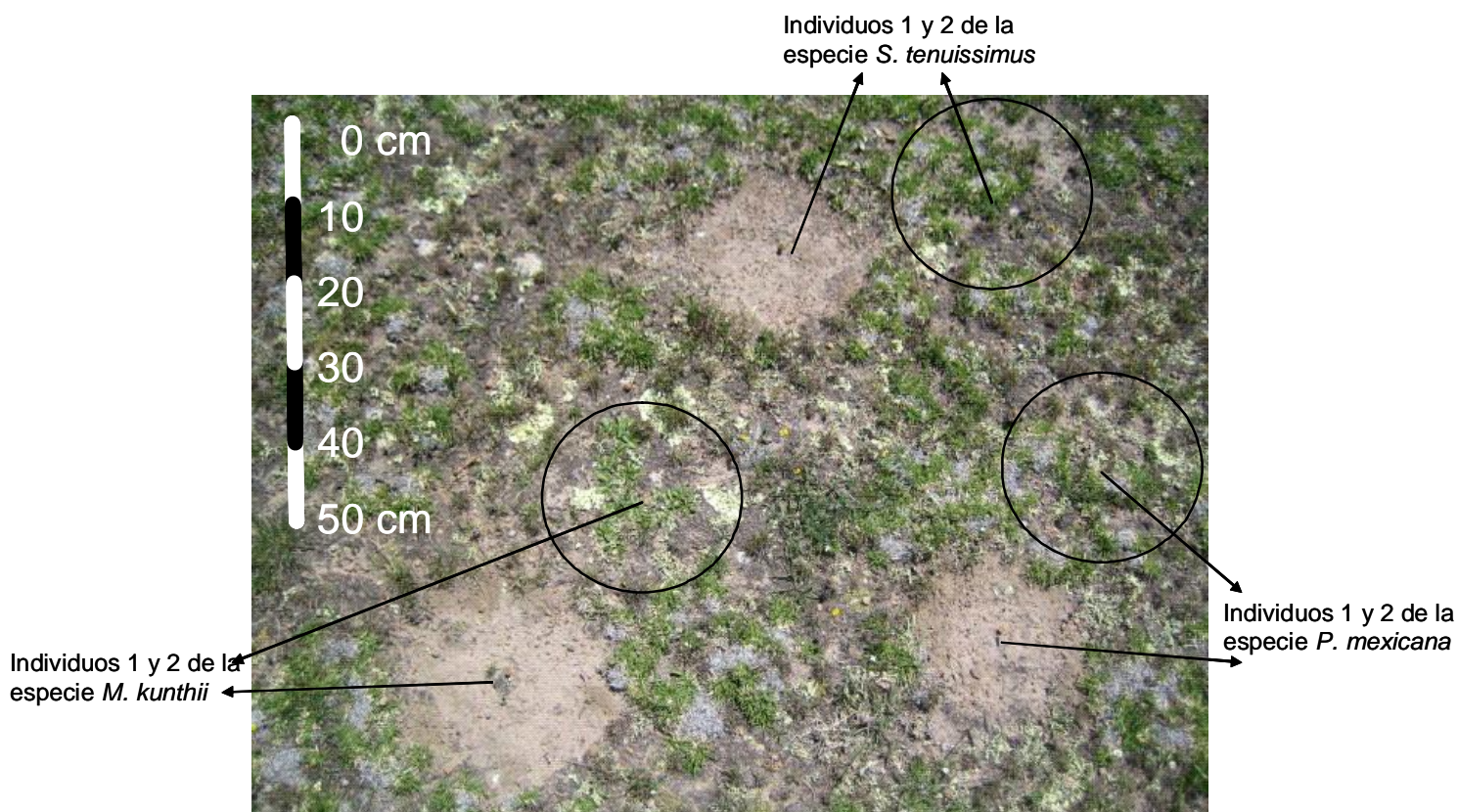


Figura 8. Tres especies de hierbas diferentes con tratamiento remoción de vecinos. Las parejas de estas tres especies tienen el tratamiento sin remoción de vecinos, por lo que no se pueden ver.

Tamaño. La medición del tamaño de la planta fue diferente para cada especie y para esto se utilizó un vernier. A *M. kunthii* se le midió el diámetro mayor y el diámetro menor. Con estos valores se obtuvo la cobertura de la planta utilizando la fórmula de la elipse:

$$\frac{\text{diámetro mayor} \times \text{diámetro menor}}{4 \pi}$$

A *P. mexicana* se le contó el número de hojas y a *S. tenuissimus* se le midió altura de la hoja más grande y se multiplicó por el número de culmos. Estas mediciones se hicieron al inicio y al final del experimento para estimar el crecimiento.

Esfuerzo reproductivo. Esta fue la única variable que se obtuvo en laboratorio. Todas las partes aéreas de las plantas de cada tratamiento fueron removidas del sitio de estudio al final de todo el experimento. En el laboratorio se secaron en un horno a 80 °C hasta que cada individuo tuviera un peso constante. Después se separó la parte vegetativa de la reproductiva y se midió el peso seco de esta última en una balanza analítica.

Germinación. Al inicio del experimento se pusieron a germinar aproximadamente 20 semillas de cada una de las tres especies en cada tratamiento (con remoción y sin remoción de vecinos). Las semillas pertenecían a plantas previamente extraídas de los sitios de estudio. Se pusieron a germinar 20 semillas porque fue el número máximo de semillas que se pudieron obtener de la especie *P. mexicana*. Para homogeneizar el experimento se utilizó este número para las otras dos especies. Las semillas se colocaron en el mismo transecto de 50 m, ubicando cada 10 m dos círculos adyacentes de pastizal de aspecto semejante con 20 cm de radio. En uno de estos círculos se removía toda la vegetación y ésta se dejaba intacta en el otro. En cada círculo se plantaban 20 semillas de una especie. Esto se repetía para cada especie, y en ningún caso se sembraron semillas en los mismos círculos del experimento con plantas establecidas. Se hicieron cinco réplicas en cada uno de los

12 sitios. Aproximadamente cada mes se regresaba al sitio para mantener limpio el tratamiento con remoción de vecinos. Cada vez se registraba el número de semillas que habían germinado.

Supervivencia. Se registró la supervivencia de los individuos que se marcaron al inicio del experimento al concluir éste. Se calculó la fracción de individuos supervivientes en cada sitio.

Al final del experimento se midió la profundidad del suelo en cada micrositio seleccionado para cada planta. Ésta se midió con una aguja de tejer de 30 cm de longitud por lo tanto la máxima profundidad alcanzó 30 cm. La aguja se introdujo en la tierra hasta que chocara con la roca madre. Para introducirla se utilizó un martillo.

Las mediciones de la cobertura vegetal y de la profundidad del suelo se hicieron con el fin de disminuir el error experimental, ya que consideramos que son dos variables que tienen un fuerte impacto sobre las plantas del pastizal de Concepción Buenavista. Por otro lado, el número de vecinos, que está relacionado con la cobertura, debe ser determinante en cuanto a la intensidad de la interacción. Algunos cambios en las interacciones se pueden deber a otros factores que no sean el disturbio, en este caso a la cobertura vegetal o a la profundidad. Al medirlos, se elimina este factor de confusión y así se puede saber qué tanto la interacción se debe al disturbio, a la cobertura o a la profundidad.

2.4 Análisis estadísticos

Con los valores de cada variable se calculó el signo y la intensidad de interacción de las especies utilizando el índice de interacción (índice de cociente logarítmico de respuesta: *log response ratio*; Goldberg y Scheiner, 2001):

$$I = \ln (P_c/P_r)$$

Donde P es el desempeño de las especies en presencia (c) o ausencia (r) de vecinos. El signo de este índice coincide con el signo de la interacción, y es más diferente de cero mientras más intensa sea ésta. El desempeño fue medido de diferente manera para cada variable de respuesta:

$$\text{Crecimiento. Desempeño} = \frac{\text{tamaño final}}{\text{tamaño inicial}}$$

Esfuerzo reproductivo. El desempeño para esta variable fue únicamente el valor del peso seco de la parte reproductiva.

Germinación. Del total que fueron sembradas, se obtuvo la proporción de semillas germinadas.

Supervivencia. P fue directamente la fracción de los supervivientes en cada sitio.

Se utilizó el programa Glim 4.0 para analizar cada una de las cuatro variables; crecimiento, esfuerzo reproductivo, germinación y supervivencia. El análisis realizado se especificó como un modelo de análisis de la varianza (ANOVA), es

decir suponiendo un error normal y función de enlazamiento identidad. En cada análisis se incluyeron cuatro variables explicativas; disturbio, cobertura, profundidad del suelo y especie. La especie es el único factor que se manejó como variable categórica, los demás factores se consideraron como variables continuas. Se ajustaron inicialmente todas las variables y sus interacciones. Para simplificar el modelo, se aplicó el método retrógrado (*backwards*), el cual consiste en tomar en cuenta al principio todos los factores y sus interacciones y poco a poco ir descartando los no significativos, hasta quedarse sólo con los significativos.

3. Resultados

3.1 Crecimiento

Los factores significativos fueron el disturbio, la profundidad y la especie. La cobertura vegetal en este caso no fue relevante. Los interceptos no difirieron entre especies, pero fueron significativamente menores a cero, indicando un efecto negativo del vecindario, es decir el vecindario compite con las tres especies cuando hay poco disturbio y poca profundidad del suelo. En general, conforme se incrementó el disturbio, las interacciones tendieron a volverse positivas, aunque esto dependió de la profundidad del suelo: en suelos someros el disturbio tuvo un efecto muy reducido y las interacciones permanecieron negativas. En cambio en suelos profundos el disturbio tuvo un gran efecto haciendo que las interacciones se tornaran positivas. Este patrón fue significativamente diferente entre especies (Tabla 3, Figura 9), siendo mucho más marcado en la especie menos tolerante al disturbio (*M. kunthii*; $F = 6.648$, $p = 0.011$) y menos notable en la especie con tolerancia intermedia (*P. mexicana* ; $F = 4.908$, $p = 0.028$). *S. tenuissimus*, la especie más tolerante al disturbio, no mostró ninguna respuesta ante estos factores ($F = 0.773$, $p = 0.381$).

Tabla 3.- Análisis de varianza realizado para determinar el efecto de los factores: E, especie, D, disturbio y P, profundidad sobre el índice de interacción del crecimiento de *M. kunthii*, *P. mexicana* y *S. tenuissimus*.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Intercepto	1	5.761	0.018
D×P	1	6.549	0.012
E×D×P	2	3.503	0.033

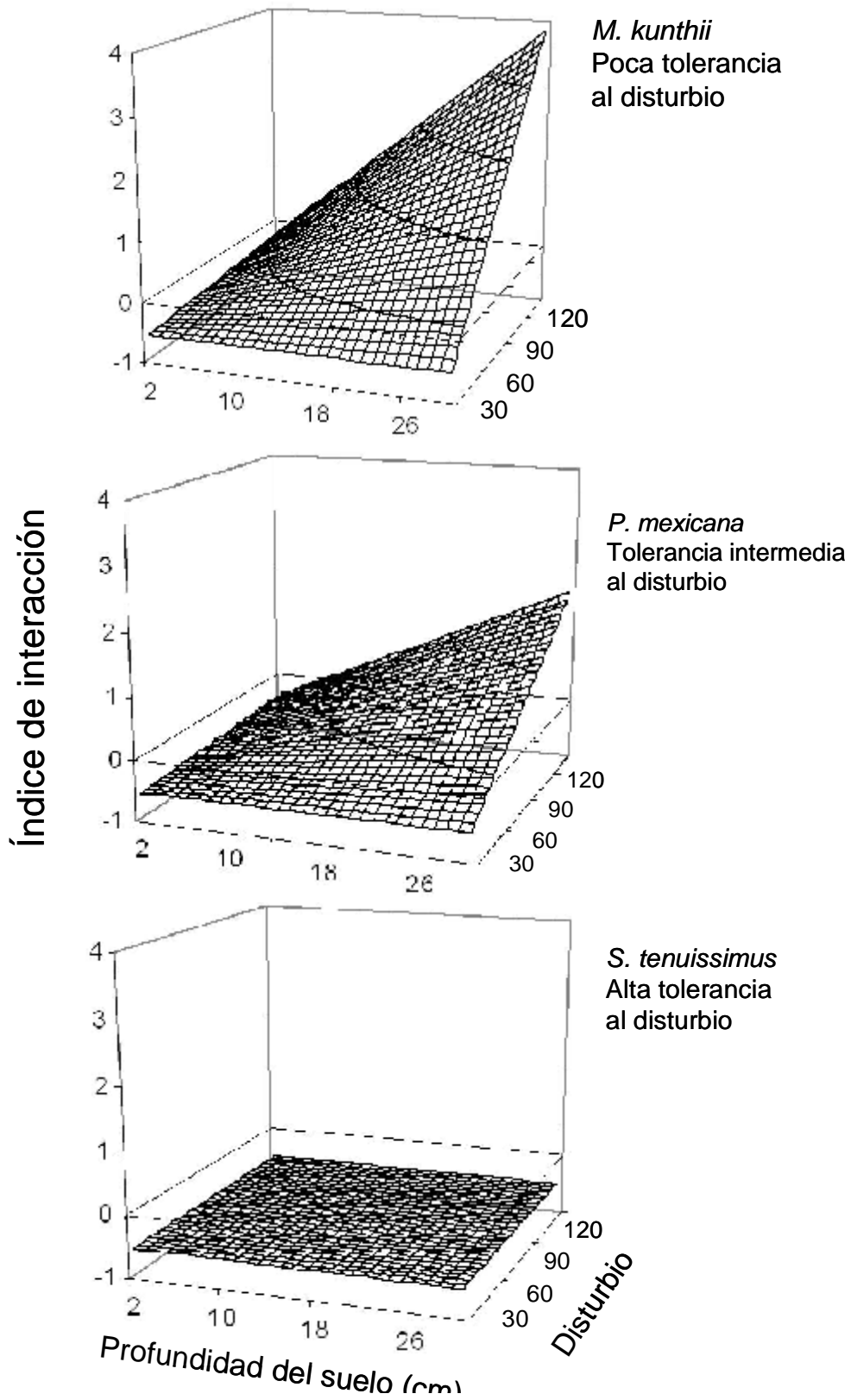


Figura 9.- Interacción de las tres especies con su vecindario con respecto a la profundidad del suelo y al disturbio utilizando el desempeño estimado del crecimiento.

3.2 Esfuerzo reproductivo

Los factores significativos fueron el disturbio, la cobertura vegetal y la especie. La profundidad del suelo en este caso no fue relevante. Los valores del índice de interacción cuando hubo poco disturbio y poca cobertura de vegetación sí difirieron entre especies ($F = 3.762$, $p = 0.026$). En el caso de *P. mexicana* y *S. tenuissimus* los interceptos fueron significativamente menores a cero, al igual que en la variable del crecimiento, indicando competencia por parte del vecindario. En el caso de *M. kunthii* el índice de interacción con poco disturbio y poca cobertura vegetal fue mayor a cero, indicando un efecto positivo del vecindario.

Por un lado, conforme se incrementó el disturbio, las interacciones tendieron a volverse más positivas, aunque esto dependió de la cobertura de la vegetación: con poca cobertura vegetal, el disturbio tuvo un efecto muy reducido y las interacciones permanecieron negativas, en cambio con mucha cobertura vegetal el disturbio tuvo un gran efecto donde las interacciones se tornaron positivas (Figura 10). Por otro lado, conforme se disminuyó el disturbio, las interacciones tendieron a volverse negativas, aunque esto dependió una vez más de la cobertura vegetal.

Este patrón fue significativamente diferente entre especies, siendo significativo sólo en la especie menos tolerante al disturbio, *M. kunthii* ($F = 5.347$, $p = 0.021$, Figura 9). *P. mexicana* y *S. tenuissimus*, las especies más tolerantes al disturbio no mostraron ninguna respuesta entre estos factores ($F = 1.824$, $p = 0.179$ y $F = 0.541$, $p = 0.463$ respectivamente). Como su intercepto es negativo, ambas

especies sufren un efecto negativo de su vecindario independientemente de la cobertura y del disturbio.

Tabla 4.- Análisis de varianza para determinar el efecto de los factores: E: especie, D: disturbio y C: cobertura sobre el índice de interacción del esfuerzo reproductivo de *M. kunthii*, *P. mexicana* y *S. tenuissimus*.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Intercepto	2	3.761	0.026
E×C	2	4.259	0.016
E×D	2	3.109	0.048
E×D×C	2	3.877	0.023

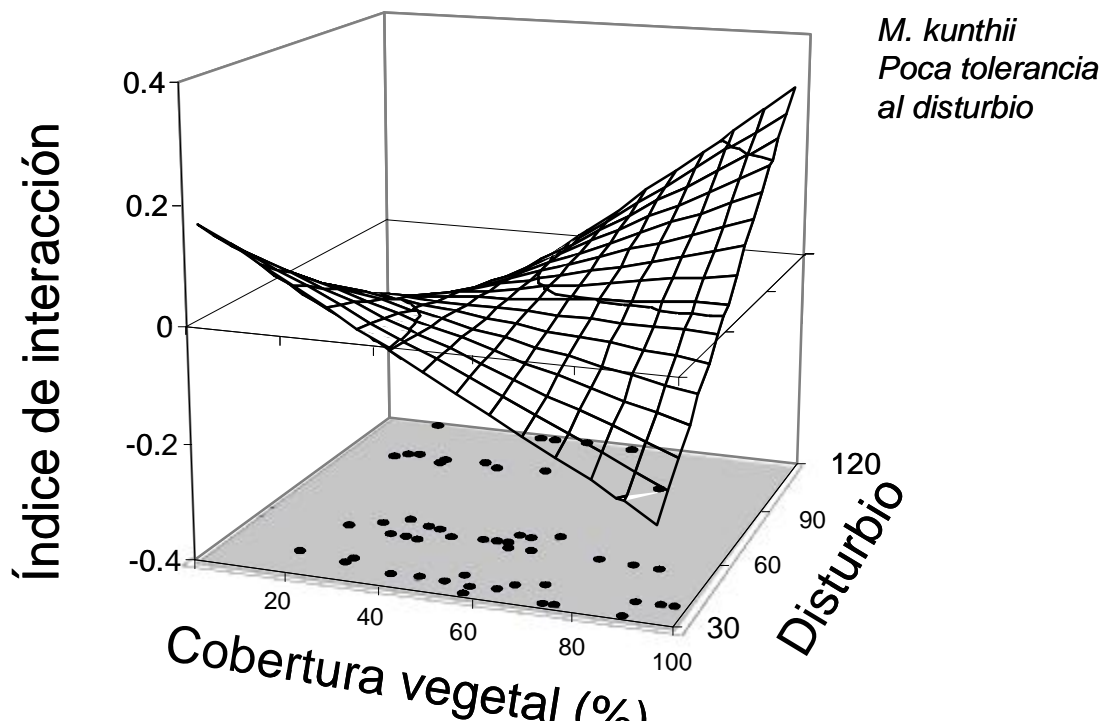


Figura 10.- Interacción de *M. kunthii* con su vecindario con respecto a la cobertura vegetal y al disturbio utilizando el desempeño esfuerzo reproductivo. La letra A muestra un área de la gráfica donde hay interacciones positivas con alto disturbio y alta cobertura vegetal. La letra B muestra otra área de la gráfica donde también hay interacciones positivas con bajo disturbio y baja cobertura vegetal (Léase texto).

3.3 Germinación

En cuanto a la germinación las tres especies presentan facilitación independientemente de los factores profundidad, cobertura y disturbio. Las tres especies necesitan vecinos para poder germinar, ya que su índice de interacción fue significativamente mayor que cero. No hubo diferencias significativas entre especies ($F = 4.12, p = 0.021$).

3.4 Supervivencia

En este caso las tres hierbas sobreviven sin importar la profundidad, el disturbio, la cobertura o la especie, ya que no hubo efectos significativos de estos factores y el índice de interacción no difirió significativamente de cero.

4. Discusión

En dos de las tres especies de hierbas los resultados muestran cambios en el signo y en la intensidad de las interacciones con su vecindario a lo largo del gradiente de D.A.C. Se observó que las especies tienen interacciones negativas en sitios con poco disturbio y cambian a tener interacciones positivas en sitios con mucho disturbio. Las dos especies que presentaron estos cambios fueron *M. kunthii* y *P. mexicana*. El hecho que estas dos especies sean las menos tolerantes al disturbio coincide con la hipótesis de este trabajo en cuanto a que se esperaba que respondieran más fuertemente al disturbio que *S. tenuissimus*. Con la excepción de lo que se observó durante su germinación, esta especie presenta siempre interacciones negativas y no cambia su signo e intensidad de interacciones en el gradiente de disturbio, lo que coincide con lo esperado ya que es la especie más abundante en sitios con disturbio.

4.1 Crecimiento

En *M. kunthii* y *P. mexicana* el disturbio determina fuertemente la interacción, especialmente a mayor profundidad del suelo donde las interacciones en presencia de disturbio son positivas. Por el contrario, con poco disturbio, la interacción cambia su signo a negativo. Estos resultados coinciden con aquellos obtenidos por Maillet (1988), Carlsson y Callaghan (1991) y Shevtsova *et al.* (1995) donde diferentes especies aumentan su crecimiento cuando están en la proximidad otra(s) en condiciones de alto estrés o alto disturbio y con un suelo pobre en nutrientes

gracias a la protección contra el herbivorismo o a la atenuación de las condiciones microclimáticas adversas.

La temperatura del suelo, la disponibilidad de agua y los niveles de los nutrientes varían con respecto a la profundidad del suelo. Esto afecta al metabolismo de cada individuo y por lo tanto las interacciones que tiene con los demás (Nobel 1989). Se podría pensar que una mayor profundidad implica más suelo y por lo tanto mayor disponibilidad de algunos nutrientes, por ejemplo, el sodio y el fósforo, mayor capacidad de extender sus raíces y mayor disponibilidad de agua (Nobel 1989). Bajo estas condiciones pudiera esperarse que se presentara competencia, ya que el estrés se reduce y la productividad aumenta (Bertness 1989; Tilman y Pacala 1993; Bruno *et al.* 2003). Sin embargo *M. kunthii* y *P. mexicana* pueden presentar facilitación con su vecindario aun en suelos profundos quizá precisamente porque se presentan condiciones de disturbio. Éste puede mantener bajos los tamaños poblacionales impidiendo que las poblaciones crezcan hasta agotar los recursos y competir con sus vecinos. Esto último coincide con lo esperado por la teoría del disturbio intermedio; en condiciones de bajo disturbio la competencia predomina ya que, al no haber procesos que remuevan la biomasa vegetal, las especies con mayor capacidad competitiva pueden ir acaparando los recursos e impactando negativamente a sus vecinos (Connell, 1978). El disturbio, aunado a la atenuación del estrés por parte del vecindario, puede ayudar a ambas especies a aprovechar mejor los recursos disponibles en las zonas de suelos profundos (Connell y Slatyer 1977; Bertness 1989).

Por el contrario, si hay poco suelo algunos nutrientes pueden disminuir, así como la cantidad de agua o el espacio, por lo que las especies se ven forzadas a competir por los pocos recursos que hay (Nobel 1989). Un aspecto importante para explicar algunos patrones del vecindario es la estructura del sistema radicular de los individuos. En otros sistemas semiáridos se ha encontrado que especies con sistemas radiculares morfológicamente diferentes y complementarios tienden a ser vecinos más cercanos y especies con sistema radicular similar tenderán a estar más lejos unas de otras. Si hay una gran diversidad en la morfología de sistemas radiculares, cada especie tendrá distintos modos de aprovechar el agua y los nutrientes y por lo tanto puede haber una diferenciación de nicho. Las diferencias en el sistema radicular determinan (entre otros factores) la coexistencia de vecinos cercanos. Puede ocurrir que la diferenciación vertical del nicho en el suelo permita que las hierbas puedan coexistir y atenuarse mutuamente el estrés (Cody, 1986) siempre y cuando haya una profundidad de suelo suficiente que permita dicha diferenciación. Esto pudiera permitir interacciones positivas en sitios con mayor disturbio que cuando el suelo es somero, ya que en estas condiciones el sistema radicular estaría limitado por el poco espacio que hay y por lo tanto las especies tendrían que competir por los recursos.

4.2 Esfuerzo reproductivo

La única especie que mostró una respuesta en su reproducción ante cambios en el disturbio fue *M. kunthii*. La gráfica de *P. mexicana* y de *S. tenuissimus* se parecería a

la de *S. tenuissimus* en la variable crecimiento, es decir, sería plana. El hecho de que *M. kunthii* presente respuestas más marcadas que las otras dos especies coincide con lo esperado ya que se trata de la especie menos tolerante al disturbio.

Los resultados correspondientes al esfuerzo reproductivo en *M. kunthii* coinciden con un estudio realizado por Callaway *et al.* (2002) donde el porcentaje de plantas con flores o frutos es mayor con vecinos que sin vecinos en sitios con mucha altitud, es decir, en condiciones de estrés térmico, por lo que se puede inferir que se presentan interacciones positivas. Por el contrario, el patrón se invierte en sitios con poca altitud (sin estrés térmico). Es decir, cuando no hay estrés, las plantas compiten.

Se pueden apreciar dos zonas muy distintas de la Figura 10. A mayor cobertura y a mayor disturbio las interacciones son positivas (área A). Se podría pensar que si hay una mayor cobertura, hay más vecinos, es decir, mayor densidad de plantas las cuales, entonces, tenderían a competir, ya que un gran número de individuos se esperaría que agotaran los recursos del medio. Si bien esto puede explicar lo que sucede cuando hay menos disturbio —donde las interacciones observadas fueron competitivas— parece ser que una elevada densidad de vecinos puede provocar una fuerte atenuación del estrés en condiciones de alto disturbio. La interacción entre plantas normalmente es dependiente de la densidad, y la atenuación del estrés puede también serlo. Por ejemplo, en pastizales semiáridos una mayor densidad de plantas conlleva a mayor acumulación de humus (Wilson y Keddy, 1986), mayor disponibilidad del agua, mayor estabilidad del suelo o

menor pérdida de agua por evaporación (Bertness y Hacker, 1994; Brooker y Callaghan, 1998). Quizá a través de estos mecanismos la alta densidad de plantas promueva una atenuación del estrés en condiciones de alto disturbio. Las interacciones observadas en el campo son el resultado de un balance entre efectos positivos y negativos. El resultado de cualquier interacción planta-planta es la suma total del impacto de las dos fuerzas opuestas. El índice empleado en este estudio mide el efecto neto de la interacción (Goldberg y Scheiner, 2001). Cuando la cobertura vegetal es alta las plantas probablemente también presenten competencia, pero el efecto neto observado bajo disturbio es de facilitación. Esto concuerda con el modelo de Dormann y Brooker (2002), donde el efecto positivo es dominante sobre el negativo, dando pie a una interacción positiva en condiciones de alto estrés.

La segunda zona de la gráfica (área B) representa una situación inversa a lo observado en la zona A. En esta parte de la gráfica el índice de la interacción tendría que estar cerca de cero ya que biológicamente cuando no hay vecinos (es decir, cuando la cobertura tiende a cero) las plantas no pueden tener interacción con ninguno de ellos independientemente del disturbio; sin embargo, se observa una interacción negativa en la gráfica. Esto podría ser en parte el resultado de un modelo lineal no del todo apropiado para los datos, ya que las relativamente pocas observaciones que hay en esa porción de la gráfica en realidad tienen en promedio un índice de interacción de -0.15 , mientras que el modelo ajustado asume valores de hasta -0.35 . Quizá con una muestra más grande de datos o con un modelo no

lineal la gráfica mostraría una inclinación más apegada a la realidad en el área B. Si bien, estas explicaciones no son satisfactorias, se reconoce que hasta el momento no hay una explicación alternativa.

4.3 Germinación

En la variable germinación los resultados indican que a las tres especies les beneficia la presencia de vecinos para germinar. Durante el experimento sólo germinaron aquellas semillas con vecinos. Ninguna semilla de las tres especies germinó en el tratamiento sin vecinos. Estos resultados coinciden con otro estudio sobre la germinación y el crecimiento de la hierba *Hieracium pilosella*, los cuales se ven incrementados cuando alrededor se encuentra una alta cobertura de musgo. Posiblemente esto se deba a que las briofitas retienen el agua creando cierta humedad que beneficia a la germinación de *H. pilosella* (Grindey 1975, en Brooker y Callaghan, 1998). Probablemente esto también ocurra con la vegetación circundante a las tres especies de hierbas incluidas en este estudio, además de la protección que les puedan proporcionar contra los rayos del sol.

Por otro lado, cabe mencionar que el sitio “óptimo” para germinar (con vecinos) no forzosamente lo es para crecer o reproducirse. Por ejemplo, *S. tenuissimus* requiere de facilitación para germinar pero una vez que ha completado esta parte de su ciclo de vida, presenta competencia con su vecindario para crecer y reproducirse. El modelo de Dormann y Brooker (2002), en el que la interacción entre especies tiene componentes negativos y positivos, puede aplicarse en este

contexto al considerar diferentes efectos durante etapas distintas de ciclo de vida. No es este el caso de *M. kunthii*, donde el sitio “óptimo” para germinar, también lo es para crecer y se reproducirse.

4.4 Supervivencia

Finalmente, la variable supervivencia nos indica que las tres especies tienen la misma probabilidad de sobrevivir independientemente de la intensidad de disturbio que se presenta en algunos sitios de Concepción Buenavista, y que la presencia de vecinos no tiene ningún efecto. No es esto lo que se ha encontrado en sistemas estresantes como los alpinos, donde el mayor porcentaje de supervivencia encontrado se presenta en compañía de vecinos (Callaway *et al.*, 2002). En un modelo propuesto por Wilson y Nisbet (1997) se muestra que la tasa de mortalidad de un organismo se ve reducida cuando está rodeado de otros. El hecho de que las tres especies de hierba sobrevivan en sitios muy áridos sugiere cierta tolerancia fisiológica gracias a la cual para sobrevivir no requieran de una facilitación, a pesar de que sí requieren interacciones positivas en diferentes etapas de su vida.

4.5 Posibles mecanismos de la interacción positiva

Hay dos posibles mecanismos a través de los cuales se puede presentar una interacción positiva en condiciones de disturbio: atenuación del estrés y asociaciones defensivas. Al parecer, en Concepción Buenavista el disturbio no provoca cambios en las interacciones mediante asociaciones defensivas porque no hay evidencias en el campo de protección física contra el ganado entre hierbas.

Para la zona no hay reporte de hierbas tóxicas para el ganado y tampoco hay matorrales espinosos que cubran o estén cerca de estas hierbas. Además, la elección de los individuos se hizo siempre lejos de árboles o arbustos para que no hubiera sombra sobre las plantas en estudio (para que las condiciones microclimáticas fueran homogéneas para todos los individuos en todos los sitios) y así medir sólo las interacciones entre hierbas. Ninguna de las tres especies crece entre los grandes macollos de *Muhlenbergia* y *Aristida* que pueden contener cristales de sílice que desagraden al ganado.

Esto conduce a pensar que el proceso involucrado es el de atenuación del estrés. En primer lugar, porque el factor estrés en algunos casos puede ser producto del disturbio. Como ya se había dicho, en el caso de D.A.C., la tala excesiva, el ramoneo o pisoteo del ganado y la construcción de casas o campos de cultivo provocan situaciones de estrés tales como erosión y compactación del suelo, inmovilización o deficiencia de nutrientes en el suelo, aridez, extrema radiación e infiltración del agua. Esto se ha documentado en otros pastizales de zonas semiáridas (Rietkerk *et al.*, 1997; Rietkerk y van de Koppel, 1997, 2000; van de Koppel *et al.*, 2002). En segundo lugar, se observó en el campo que, en la época de sequía, las plantas sin vecinos se encontraban más secas que las que sí tenían vecinos. Esto sugiere que el vecindario beneficiaba a las hierbas estudiadas manteniendo la humedad en el suelo. Esto puede explicar por qué el disturbio provocó cambios en las interacciones de la misma manera que el estrés.

4.6 La importancia del disturbio y sus implicaciones ecológicas en la restauración

En términos de conservación, comprender los efectos del disturbio antropogénico es muy importante ya que la superficie a la que éste afecta es cada vez más grande; además, a diferencia del estrés climático, es posible modificar o incluso eliminar el D.A.C. de los pastizales de sistemas semiáridos. Al retirar el disturbio puede reducirse el estrés que pueden experimentar los organismos. Sin embargo, los cambios que sufre un sistema semiárido en el cual hay interacciones positivas en presencia de sobrepastoreo pueden ser catastróficos. Un cambio catastrófico ocurre cuando el sistema es incapaz de recuperarse aun si el agente causante del disturbio es retirado, ya que la resiliencia ante el impacto de los herbívoros o de fluctuaciones en el ambiente se pierde (Rietkerk *et al.*, 1997). En la Mixteca Alta dicho fenómeno pudiera presentarse en zonas donde el D.A.C. ha eliminado gran parte de la vegetación, siempre y cuando que ésta fuese incapaz de recuperarse por sí misma. Así lo sugiere el hecho de que se necesite una cierta cobertura vegetal para la germinación de todas las especies estudiadas y que las especies menos tolerantes requieren de vecinos para crecer y reproducirse.

Bajo este modelo, en los sitios más perturbados de Concepción Buenavista se esperaría que la vegetación no pudiera crecer ya que las plantas no tendrían con quién interactuar. Esto se ha observado en exclusiones construidas en 2001 en el sitio de estudio. En los pastizales que estaban expuestos a menos disturbio la cobertura vegetal se ha modificado sustancialmente, pero la vegetación de los

lugares más perturbados no ha logrado recuperarse tras seis años de estar libres de la acción del ganado (datos no publicados de C. Martorell). . La degradación del suelo causada por el sobrepastoreo puede contribuir a retrasar la recuperación de la vegetación (Elwell y Stocking, 1976).

Aún cuando no enfrentemos un cambio catastrófico en Concepción Buenavista, la falta de plantas que faciliten la recuperación en los sitios más perturbados haría necesaria la intervención del hombre para revertir el proceso de degradación en un tiempo razonable (Scheffer *et al.*, 2001). Por lo tanto, sería mejor enfocar esfuerzos de conservación en sitios poco o medianamente perturbados o donde no se presenten interacciones positivas junto con poca cobertura vegetal. Sin embargo, esto no quiere decir que sitios muy perturbados no deban ser conservados. Con mayor razón éstos deben ser mucho más protegidos, pero a la vez se requeriría un mayor esfuerzo para lograr la recuperación. Se podrían proponer estrategias de manejo como la introducción de especies tolerantes como *S. tenuissimus* en sitios muy perturbados con la finalidad de generar una cierta cobertura vegetal. Una vez obtenida una cierta densidad de plantas, podrán introducirse especies menos tolerantes al disturbio que necesiten de atenuación del estrés. Otra manera de mejorar sitios perturbados podría ser la introducción de suelo fértil para obtener una mayor capa de suelo. Esto se haría con el fin de que las plantas puedan establecerse, germinar y completar su ciclo de vida.

4.7 Estudios previos y las aportaciones de este trabajo

Hasta el año 2000 se habían publicado unos 50 artículos sobre interacciones positivas y aproximadamente 1050 de interacciones negativas en las revistas más influyentes en la ecología (Dormann y Brooker, 2002). Después del año 2000 esta desigualdad se ha venido reduciendo. La mayoría de los artículos que hablan sobre interacciones en ambientes poco favorables o “severos”, se refieren principalmente al estrés (Bertness y Callaway, 1994; Bertness, 1998; Callaway *et al.*, 2002). Solamente cuatro o cinco artículos publicados recientemente se refieren a las interacciones en ambientes con disturbio (Brooker y Callaghan, 1998; Smit *et al.*, 2007). En este trabajo se analizan las interacciones bajo una visión más amplia que a nivel de estrés. Esto ayuda a un mejor entendimiento de las causas en los cambios de las interacciones entre organismos en un mundo donde el D.A.C. es sumamente frecuente. Además, sólo se habían estudiado asociaciones defensivas bajo unas condiciones de disturbio (Brooker y Callaghan, 1998). En cambio, este trabajo aporta información sobre la atenuación del estrés en varias intensidades de disturbio.

Se han demostrado interacciones positivas solamente en tres especies de hierbas con su vecindario y solamente en un tipo de vegetación, el pastizal de Concepción Buenavista. Sería fructífero evaluar si en efecto ocurre lo mismo con otras especies y con otros tipos de vegetación. Una dirección potencial de investigación en interacciones de plantas es investigar su impacto evolutivo. Si se afecta su mortalidad o su fecundidad en condiciones extremas, entonces se puede

inferir que potencialmente tendrán algún impacto selectivo en los caracteres de las plantas (Brooker y Callaghan, 1998).

La importancia de la competencia se reduce en presencia de elevados niveles de disturbio dando lugar a asociaciones positivas. Este cambio en las interacciones se podría atribuir a la modificación que hacen las mismas plantas en el microclima en el que habitan, es decir a través de la atenuación del estrés. Las interacciones positivas y negativas, dependiendo de las condiciones ambientales y en conjunto con las tolerancias fisiológicas son consideradas como unos de los factores causales de la distribución y la abundancia de los organismos en comunidades terrestres, y es por lo tanto muy importante al abordar la conservación de comunidades biológicas que han sufrido el impacto del disturbio antropogénico.

5. Conclusiones

1. Hay un cambio de interacciones negativas a positivas entre las especies menos tolerantes, *M. kunthii* y *P. mexicana*, y su vecindario conforme aumenta el D.A.C. Esto se puede ver afectado por factores ambientales tales como la cobertura de la vegetación y la profundidad del suelo.
2. Las interacciones positivas que presentan las plantas se manifiestan más probablemente a través de atenuación del estrés que a través de asociaciones defensivas.
3. La presencia de interacciones positivas abre la posibilidad de que hayan ocurrido cambios catastróficos en estos pastizales, ya que se necesita una cierta cobertura vegetal para la germinación de todas las especies estudiadas, y que las especies menos tolerantes requieren de vecinos para crecer y reproducirse. Una zona donde el D.A.C. haya eliminado gran parte de la vegetación probablemente será incapaz de recuperarse por sí misma.
4. El establecimiento de especies muy tolerantes al disturbio puede ser empleado como una herramienta en proyectos de restauración encaminados a promover la regeneración de una cubierta vegetal rica en especies que incluya a aquellas que son incapaces de invadir por sí mismas los sitios más degradados.

Literatura citada

- Anthelme, F., Michalet, R., Saadou, M. 2007. Positive associations involving the tussock grass *Panicum turgidum* Forssk. in the Aïr-Ténéré Reserve, Niger. *Journal of Arid Environments*. **68**. 348-362.
- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago.
- Bertness, M.D. 1989. Competitive and facilitative interactions and acorn barnacle populations in a sheltered habitat. *Ecology*. **70**. 257-268
- Bertness, M.D. 1991. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. *Ecology*. **72**. 125-137
- Bertness, M.D. y Shumway S.W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *American Naturalist*. **142**, 718-724
- Bertness, M.D. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 191-193.
- Bertness, M.D. y Hacker, S.D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*. **144**. 363-372
- Bertness, M.D., 1998. Searching for the role of positive interactions in plant communities. *Trends Ecology and Evolution*. **13**, 133-134.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*. **78**. 1976-1989.
- Booth, T.H., Nix, H.A., Hutchinson, M.F. y Jovanovic, T. 1988. Niche analysis and tree species introduction. *Forest Ecology and Management*. **23**, 47-59
- Brooker, R.W. y Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, **81**, 196-207
- Brooker, R.W., Scott, D., Palmer, S.C.F., Swain, E. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology*. **94**. 637-645
- Brooker, R.W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*. **171**, 271-284.

- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. y Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 119-125
- Burkholder, P.R. 1952. Cooperation and conflict among primitive organisms. *American Scientist*. **40**. 601-631
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A., Keitt, T.H., 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*. **108**. 28-46.
- Carlson, B.A., Callaghan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology*. **79**. 973-983
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. **417**. 844-848.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*. **111**. 1119-1144
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199**. 1302-1309
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*. **122**, 661-696
- Choler, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*. **82**, 3295-3308.
- Chown, S.L., Gaston, K.J., 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews*. **74**, 87-120.
- Cruz-Cisneros, R., Rzedowski, J. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. **22**. 19-83
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. y Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783-786

- Cody, M.L. 1986. Structural niches in plant communities. En Diamond, J., Case, T.J. (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row publishers. Nueva York.
- Dormann, C.F., Brooker, R.W. 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta oecologica*. **23**. 297-301
- Elwell, H.A., Stocking, M.A. 1976. Vegetal cover to estimate soil erosion hazard in Rhodesia. *Geoderma*. **15**. 61-70.
- Goldberg, D. E., Scheiner, S.M. 2001. ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. En Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (eds.) *Design and analysis of ecological experiments*. 2ª edición. Oxford University Press. Nueva York
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**, 1169-1194
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, Chichester.
- Hay, M. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*. **62**. 739-750
- Jonasson, S., 1992. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* **63**, 420-429.
- Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology*. 4ª edición. Springer Entfield. Heideberg.
- LeClerc, J.C., 2003. *Plant ecophysiology*. Science Publishers. Reino Unido
- Levitt, J. 1961. Frost, Drought and Heat Resistance. *New Phytologist*. **60**. 101-102
- Maillet, L. 1988. Apparent commensalism among three *Vaccinium* species on a climatic gradient. *Journal of Ecology*. **76**. 877-888
- Martorell, C., Peters, E.M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological conservation*. **124**. 199-207
- Muller, C.H. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany*. **40**. 53-60

- Niering, W.A., Whittaker, R.H. Lowe, C.W. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science*. **142**. 15-23
- Nobel, P.S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*. **76**. 1486-1492
- Noy-Mier, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*. **63**. 459-481
- Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Valverde, P.L. 2007. The evolution resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **38**. 541-566
- Parker, E.D.1999. Stress in ecological systems. *Oikos*. **86**.179-184
- Pickett S.T.A., Kolasa J. 1989. Structure of theory in vegetation science. *Plant Ecology*. **83**.7-15
- Pickett S.T.A., White. T.C.R.1985. The ecology of natural disturbance and of patch dynamics. Academic Press. USA. 472
- Price, P.W. 1984. Insect ecology, 2ª edición. Wiley Interscience, Nueva York.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*. **77**.1420-1426
- Rietkerk, M., van den Bosch, F. van de Koppel, J. 1997. Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos*. **80**. 241-252
- Rietkerk, M., van de Koppel, J. 1997. Alternate stable status and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos*. **79**. 69-76
- Rodney, M., Rausher, M.D., Burdick, D.S. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive?. *Ecology*. **78**. 1301-1311
- Rzedowski G.C., Rzedowski J. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Patzcuaro (Michoacán).
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folk, C., Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. **413**. 591-596

- Shevtsova, A., Ojala, A., Neuvonen, S., Vieno, M., Haukioja, E., 1995. Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community annual variation and above-ground interactions with neighbours. *Journal of Ecology*. **83**, 263–275.
- Singh, S.P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*. **25**. 1-2
- Smit C., Vandenbergh C., den Ouden J., Müller-Shärer H. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure, changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia*. **152**. 265-273
- Stowe. K.A., Marquis, R.S., Hochwender, C.G., Simms. E.L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **31**. 565-595
- Taylor, P.R. y Littler, M.M. 1982. The roles of compensatory mortality, physical disturbance and substrate retention in the development and organization of a sand influenced rocky intertidal community. *Ecology*. **63**. 135-146
- Tilman, D. , Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En Ricklefs R.E. y Schluter, D. (eds.) *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, pp. 13-25. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Travis, J.M.J., Brooker, R.W., Clark, E.J., Dytham, C. 2006. The distribution of positive and negative species interactions across environmental gradients on a dual lattice model. *Journal of theoretical biology*. **241**. 896-903
- Van Andel, J. 2005. Species interactions structuring plant communities. *Vegetation Ecology*. Blackwell, Oxford, 238-264
- van de Koppel, J. Rietkerk, M. van Langevelde, F. Kumar, L. Klausmeier, CA. Fryxell, J.M., Hearne, J.W., van Andel, J., de Ridder, N. Skidmore, A. Stroosnijder, L. Prins. 2002. Spatial Heterogeneity and Irreversible Vegetation Change in Semiarid Grazing Systems. *American Naturalist*. **159**. 209-218.
- van de Koppel, J., Rietkerk, M. 2000. Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems. *Oikos*. **90**. 253-260
- Vetaas, O.R. 2002. Realized and potential climate niches: a comparison of four Rhododendron tree species. *Journal of Biogeography*. **29**, 545–554

- Wilson, S.D., Keddy, P.A. 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American naturalist*. **127**. 862-869
- Wilson, W.G. y Nisbet, R.M. 1997. Cooperation and competition along smooth environmental gradients. *Ecology*, **78**, 2004-2017
- Woods, D.M. y Del Moral, R. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology*. **68**. 780-790

Apéndice

Índice de Martorell y Peters (2005) modificado por los autores (datos no publicados de C. Martorell). Este índice generalmente va de 0 a 100. Los lugares menos perturbados son aquellos con menor puntaje y los más perturbados pueden incluso sobrepasar las 100 unidades. Para su medición se toman en cuenta varios factores y con respecto a su intensidad se obtiene el valor final del disturbio en un sitio dado.

Para estimar el disturbio, en un transecto de 50 m perpendicular a la pendiente se toman las siguientes mediciones:

1. Erosión del suelo. En 20 puntos al azar a lo largo de los 50 m se registra la presencia de erosión severa. El número resultante se divide entre 20 para expresarlo proporcionalmente.
2. Ramoneo. Si se encuentran arbustos a 1 m del transecto, se cuenta el número total de individuos ramoneados y se estima su proporción respecto al número total de individuos.
3. Macheteo. Si se encuentran arbustos a 1 m del transecto, se cuenta el número total de individuos macheteados y se estima su proporción respecto al número total de individuos.
4. Excretas. En 10 cuadros de 1 m² elegidos al azar a un lado del transecto se registra la presencia de excretas de chivos, y de otros animales domésticos. Con estos datos se estima la proporción de cuadros con excretas.
5. Compactación del suelo. Se clava un tubo de PVC en el camino ganadero y se vierten 250 ml de agua en su interior. Esto se repite en una zona fuera del camino

ganadero respetando la medición a la que se clavó el tubo de PVC y vertiendo la misma cantidad de agua. Se mide el tiempo en el que el agua se filtra por completo en ambos tubos y se obtiene la razón entre ambos tiempos.

6. Superficie totalmente modificada. Por el método de intercepción de línea se estima la cobertura de áreas tan modificadas por el hombre que la vegetación ya no puede desarrollarse en ellas.
7. Incendio. Se anota si hay evidencia de incendio dentro del sitio de estudio.
8. Islas. Se anota si hay evidencia de “islas” dentro del sitio de estudio. Islas son áreas con erosión de suelo muy grandes.
9. Cercanía a zonas rurales. Se mide la distancia que hay a zonas rurales.
10. Adyacencia a núcleos de actividad: Se registra si hay un área de actividades humanas (milpas, casas, capillas, corrales) a menos de 100 m del transecto.
11. Cambio de uso de suelo. Se estima la proporción del suelo cuyo uso ha cambiado en un cuadro de 1 km² centrado en el punto de muestreo usando una fotografía aérea.
12. Cercanía: Se mide la distancia a la población humana más cercana y se obtiene el inverso multiplicativo como una medida de cercanía a la misma.

Se coloca otro transecto perpendicular al primero registran:

13. Caminos ganaderos. Se cuenta el número de caminos ganaderos que son cruzados por el transecto y se divide entre 50 para obtener el número de caminos por metro.

14. Caminos humanos. Se mide la distancia que ocupa cada camino debajo del transecto a lo largo de los 50 m y se estima su cobertura por el método de intercepción de línea. (Para más detalles ver Martorell y Peters, 2005)

Este procedimiento se repite dos veces (seis veces en el caso de sitios cuyo disturbio fue medido para un estudio previo) por localidad. En el programa Microsoft Excel se anotan estos datos, y se obtienen los promedios de los datos para cada sitio. Cada valor se multiplica por un coeficiente específico obtenido en los estudios previos y finalmente se suman todos estos valores para obtener la intensidad de disturbio antropogénico crónico que se encuentra en un sitio.

Por ejemplo, para el caso de La Pedrera:

	Erosión	Vegetación			Excretas		Caminos		Compact.	Sup. mod.	Incendio	Islas	Adyace	Cerca	%CUS	Total
		Macheteado	Ramoneado	Normal	Chivo	Otros	Ganadero	Humano								
Réplica 1	2	0	3	1	1	0	0	0	1	12	0	1	0	2.13		
Réplica 2	5	0	7	2	1	0	0	0	1	7.9	0	1	0	2.13		
Prop.1	0.1	0	0.75		0.1	0	0	0	1	0.24	0	1	0	0.47		
Prop.2	0.25	0	0.78		0.1	0	0	0	1	0.16	0	1	0	0.47		
Prom.	0.18	0	0.76		0.1	0	0	0	1	0.2	0	1	0	0.47	0.16	
Coef.	26.94	41.01	27.62		3.41	-1.37	49.2	0.12	-1	26.97	-0.49	18	8.98	24.17	8.98	
Total	4.71	0	21.1		0.3	0	0	0	-1	5.37	0	1	0	11.29	1.44	61.19