



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Efecto de la profundidad del suelo sobre la estructura
de una comunidad de hierbas en una zona semiárida de
Oaxaca”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA :

Citlali Amanda Ixchel Almanza Celis

TUTOR

Dr. Carlos Martorell Delgado



2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

A Héctor Raúl, mi abuelo

“Por convención dulce y por convención amargo; por convención cálido, por convención frío, por convención de color: en realidad, átomos y vacío. No intentes saberlo todo, o acabarás no sabiendo nada”.

Demócrito

“La mente diferencia, crea líneas divisorias, definiciones, lo corta, lo divide, lo trocea todo. El corazón disuelve las líneas divisorias para entrar en lo indiferenciado, donde no hay definiciones, donde nada tiene límites, donde todo entra en todo lo demás, donde todo es todo lo demás”.

AGRADECIMIENTOS

Con humilde intención mi corazón siente un profundo agradecimiento hacia la comunidad de Concepción Buenavista por su apoyo y solidaridad en la realización de este trabajo. Con la misma intención doy gracias a la Universidad Nacional Autónoma de México por otorgarme este espacio y tiempo de crecimiento.

Mis más sinceras gracias a Carlos Martorell, por sus oportunas observaciones y llamadas de atención, y por confiar pacientemente en mí.

Agradezco a mis padres, Martha y Jorge, su constante apoyo en todas las etapas de mi vida, y particularmente les doy gracias por inculcar en mí la libertad de acción y pensamiento.

Gracias Hermano, por seguir vivo y ser una fuente de inspiración.

Muchas gracias a Bianca Santini, Pablo Ruiz y Rubén Anzaldo por su apoyo y amena convivencia en el trabajo de campo.

Gracias a mi familia, por enseñarme a compartir en todo momento.

A mis amigos, todos, con mucho aprecio hacia Lucía y Delfín por darme tan bonito amor.

Y muchas gracias Andrés por compartir y construir conmigo un camino de amor.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Estructura de una comunidad	2
1.2 Competencia y diferenciación ecológica	2
1.3 Heterogeneidad ambiental	5
1.3.1 Heterogeneidad del suelo	5
1.3.2 Profundidad del suelo	6
1.4 Objetivos e hipótesis	7
2. MÉTODOS	
2.1 Métodos de campo	8
2.2 Métodos numéricos	9
2.2.1 Distribución de las especies en el eje de profundidad de suelo	9
2.2.2 Composición	10
2.2.3 Traslape de nicho	11
3. RESULTADOS	
3.1 Riqueza	13
3.2 Distribución de las especies en el eje profundidad de suelo	13
3.3 Profundidad promedio y amplitud de nicho	15
3.4 Composición	15
3.5 Características del suelo	18
3.6 Traslape	19
4. DISCUSIÓN	23
REFERENCIAS	27
APÉNDICE	30

RESUMEN

La relación entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad vegetal es un tema de amplio interés en la ecología. El hecho de que todas las plantas compartan una estrecha gama de requerimientos para subsistir hace que las características ambientales y las interacciones biológicas sean fenómenos importantes para entender la estructuración de las comunidades. En el presente trabajo se analizó la relación entre la heterogeneidad a lo largo de un gradiente de profundidad de suelo con la composición de una comunidad caracterizada por especies herbáceas, arbustivas y suculentas, y la abundancia de éstas. Así mismo, se compararon estos datos con un modelo nulo para evaluar si las especies de la comunidad mostraban un traslape de nicho menor que el esperado por azar. Los resultados obtenidos permiten concluir que: (i) en esta comunidad hay una evidente estructuración horizontal, con plantas de que se distribuyen en suelos someros, intermedios o profundos; (ii) en el intervalo entre 10 y 30 cm de profundidad se observó la mayor diversidad de especies; (iii) Más pares de especies que los esperados al azar presentaron una diferenciación significativa del nicho en el eje de profundidad de suelo. Con estos resultados podemos asegurar que el cambio en la profundidad del suelo tiene un efecto directo sobre la estructura de la comunidad, permitiendo la diferenciación en la distribución horizontal de las especies. La heterogeneidad en la profundidad del suelo incide directamente sobre la vegetación, favoreciendo su alta diversidad ya sea a través de una amplia oferta de distintas condiciones ambientales que satisfacen las necesidades de numerosas especies, o bien mediante la atenuación de la competencia entre ellas.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Estructura de una comunidad

Una comunidad está definida como un grupo de poblaciones que coexisten en el espacio y en el tiempo, y que pueden interactuar una con otra directa o indirectamente, dando como resultado un sistema con su propia composición, estructura, relaciones ambientales y dinámica (Whittaker, 1975; Gurevitch *et al.*, 2002). Los atributos de una comunidad están dados por la riqueza de especies, la distribución que éstas presentan, su composición y la abundancia de cada una.

Los factores que estructuran a una comunidad pueden dividirse en dos grandes grupos: los abióticos y los bióticos. Entre los abióticos se cuentan todas aquellas condiciones que se asocian a fenómenos físicos o químicos y que no dependen directamente de la influencia de ningún ser biológico, como la humedad, la temperatura, la estacionalidad, la altitud o las características minerales del suelo, entre otros. Estos factores ambientales determinan qué especies pueden potencialmente formar parte de una comunidad. Entre los factores bióticos que estructuran una comunidad están todos aquellos fenómenos asociados a procesos biológicos, como las dinámicas poblacionales (aumento o disminución del tamaño poblacional de las especies), las interacciones entre especies, como la competencia, la depredación, el mutualismo o el parasitismo, y las redes tróficas, que generan un patrón de interacción entre especies y que producen un impacto en el ambiente. Todos estos factores pueden concebirse como un conjunto de reglas permisivas o prohibitivas que determinan el ensamblaje de una comunidad (Wilson, 2001).

Así, la estructura de una comunidad puede estar determinada y conformada por las características del medio y por las distintas interacciones que permiten o impiden la coexistencia de las especies en una comunidad.

1.2 Competencia y diferenciación ecológica

Una interacción importante que afecta la estructura comunitaria es la competencia interespecífica. Ésta se da cuando diferentes especies consumen un mismo

recurso y disminuyen su disponibilidad en el ambiente (Grime, 1979; Crawley, 1997). Se entiende que un recurso es cualquier sustancia o factor que pueda incrementar las tasas de crecimiento individual conforme aumenta su disponibilidad en el ambiente y que es consumido por un organismo (Tilman, 1982).

La competencia tiene efectos sobre la dinámica poblacional de una especie porque reduce el nivel o la disponibilidad de uno o varios recursos a través del consumo que hacen otros organismos, que pueden incluso ser de la misma especie, sobre esos mismos recursos (Putman, 1995). Bajo distintos escenarios, las especies se pueden enfrentar a una interacción competitiva y alguna de ellas siempre será mejor competidora en determinadas condiciones, conduciendo a que reduzca el tamaño poblacional de la otra (Wedin y Tilman, 1993) o, en un caso extremo, llevándola a la extinción.

A pesar del impacto que puedan tener las interacciones competitivas, en las comunidades vegetales observamos la coexistencia de un gran número de especies. Esto hace pensar en la posibilidad de que haya estrategias o situaciones que permitan la coexistencia estable en estas comunidades (Tilman, 1982; Silvertown *et al.*, 1999; Silvertown, 2004; Wijesinghe *et al.*, 2005).

Los estudios empíricos de Gause en 1934 y otros autores han demostrado que especies ecológicamente similares rara vez son capaces de coexistir en sistemas simples de laboratorio. A partir de este resultado se estableció que (bajo ciertas condiciones como la estabilidad ambiental en el largo plazo, ausencia de depredadores, interacciones indirectas, etc.) dos especies competidoras no pueden coexistir si tienen los mismos requerimientos ecológicos. A esta idea se le conoce como *principio de exclusión competitiva*. En consecuencia, puede pensarse que si dos especies coexisten, entonces debe haber alguna diferencia ecológica entre ellas en términos de sus requerimientos, es decir, su nicho debe ser distinto (Giller, 1984).

El concepto de nicho ha sido definido y redefinido a lo largo de la historia de la ecología. En un principio fue concebido por Grinnell en 1917 como la última unidad de distribución de una especie, poniendo énfasis en una idea espacial del

nicho, equiparándolo así con el hábitat (Pianka, 1981). Grinnell tomó en cuenta todos los factores ambientales limitantes de las especies, incluyendo microhábitats, factores abióticos, recursos y depredadores, enfatizando en la combinación de adaptaciones fisiológicas y de comportamiento que les permiten a las especies habitar una región. En 1927 Elton desarrolló el concepto de nicho de una forma diferente. En su definición, el énfasis se centra en describir el impacto que tienen las especies en el ambiente y su papel dentro de la comunidad (Leibold, 1995).

Una tercera definición fue propuesta por Hutchinson en los años cincuenta, y es más abstracta y cuantitativa. Según este autor, el nicho es el espacio hipervolumétrico en el cual las especies pueden desarrollarse y reproducirse eficientemente. Esta idea habla del nicho como un espacio intangible, formado por ejes que representan características ambientales (requerimientos fisiológicos) como el intervalo de temperatura o de concentración de oxígeno que tolera una especie, y biológicas (interacciones), como la calidad de un recurso que consume una especie en presencia de otra. En su conjunto, estos intervalos definen un espacio abstracto donde una especie puede perpetuarse exitosamente. Así mismo, Hutchinson propone que el nicho puede presentar dos estados, el fundamental y el efectivo o “realizado”, siendo el fundamental el hiperespacio potencial que podría ocupar una especie si no existieran competidores o depredadores, mientras que el efectivo sería el hiperespacio en el que se desarrollan las especies debido a las interacciones que se presentan con otras y que limitan su uso de los recursos (Hutchinson, 1957).

Casi todas las plantas comparten el consumo de los mismos recursos: agua, luz, los mismos nutrientes minerales, entre otros, y este hecho promueve el desarrollo de interacciones competitivas como resultado de la reducción en la disponibilidad de los recursos. Las semejanzas en el uso de éstos implica que las plantas comparten los mismos intervalos a lo largo de los ejes del nicho y que por lo tanto debe haber un cierto grado de traslape entre especies sobre varios de estos ejes. En ambientes donde los recursos sean muy abundantes y las poblaciones de plantas estén reguladas por factores externos como la

herbivorismo o el disturbio, dicho traslape puede existir sin que se presenten fuertes efectos competitivos entre especies. Sin embargo, si los recursos se ven limitados por el consumo, este traslape puede conducir a la exclusión de alguna especie, atendiendo al principio de exclusión competitiva, o a la segregación de las especies hacia sus nichos realizados, permitiendo que, a pesar de la intensidad de las interacciones competitivas, las distintas especies pueden coexistir (Putman, 1995).

La identificación del nicho de una especie en todos sus ejes es una tarea, más que difícil, imposible, dada la enorme dimensionalidad involucrada, pero el reconocimiento de algunos de los ejes de diferenciación o segregación del nicho, así como la evaluación de su grado de traslape, permite darnos una idea sobre los posibles mecanismos y factores que promueven la coexistencia entre especies (Silvertown *et al.*, 1999; Silvertown, 2004; Fargione y Tilman, 2005). La heterogeneidad ambiental que permite dicha diferenciación es un factor que puede estar favoreciendo esta coexistencia (Wedin y Tilman, 1993; Reynolds, *et al.*, 1997; Casper y Cahill, 1998; Fransen *et al.*, 2001; Hutchings, *et al.* 2003; Wijesinghe, *et al.* 2005).

1.3 Heterogeneidad

En el contexto ecológico, la heterogeneidad es la variabilidad espacial o temporal en los recursos o condiciones (Wilson, 1999). El estudio de la heterogeneidad busca relacionar las variaciones del ambiente con las respuestas de los organismos ante dicha variabilidad (Stewart *et al.*, 2000), ya sea ésta espacial (por zonas o gradientes) o temporal (cuando está asociada a cambios entre el día y la noche, a cambios estacionales, al desarrollo sucesional de una comunidad, catástrofes, etc.). Un ambiente con condiciones muy variables puede permitir el establecimiento y desarrollo de un mayor número de especies, sobre todo si éstas se segregan a lo largo de gradientes que faciliten su coexistencia (Grubb, 1977; Pianka, 1981; Tilman, 1982; Silvertown, 2004).

1.3.1 Heterogeneidad del suelo

El suelo es un componente muy variable del ambiente. En él, los nutrientes y el oxígeno suelen distribuirse diferencialmente y la cantidad de agua retenida puede aumentar conforme crece la profundidad. Asimismo, la presencia de algunas bacterias y hongos es sensible a los atributos del suelo y esto puede determinar el desarrollo de ciertas especies de plantas (Van Auken *et al.*, 1994; Fitter *et al.*, 2000; Fargione y Tilman, 2005).

En el suelo se pueden reconocer varios factores importantes para el desarrollo y crecimiento de las especies vegetales: la profundidad, la densidad aparente, la pedregosidad, la textura, la cantidad de materia orgánica, el pH, la velocidad de drenaje, la capacidad de intercambio catiónico y la concentración de los nutrientes. Estas características, lo mismo que el clima, determinan en gran medida el tipo de vegetación que se desarrolla sobre ellos (Le Bissonnais, 1996; Tan, 2000).

Diversos estudios muestran que los ambientes con suelos heterogéneos, en comparación con los ambientes homogéneos, favorecen el establecimiento y la coexistencia de un mayor número de plantas. Las condiciones heterogéneas promueven una mayor producción de biomasa aérea y de biomasa radicular, los tamaños poblacionales son mayores y algunas especies clonales tienen la capacidad de dividir las labores de obtención de recursos, logrando un mejor desempeño en estos sitios (Reynolds *et al.*, 1997; Day *et al.*, 2003; Hutchings *et al.*, 2003; Wijesinghe *et al.*, 2005). Tales evidencias apoyan la hipótesis de que en un gradiente de suelo a lo largo del cual hay una distribución heterogénea de recursos, las poblaciones de las distintas especies de plantas tienen mayores posibilidades para desarrollarse, aun cuando bajo ciertas condiciones la intensidad de competencia aumente en presencia de heterogeneidad edáfica (Hutchings *et al.*, 2003).

1.3.2 Profundidad del suelo

En cuanto a la profundidad, definida como la magnitud de la capa superficial en donde no existen restricciones mecánicas para el desarrollo de las raíces, podemos observar que los suelos someros (< 30 cm de profundidad) poseen la cualidad de retener poca agua, poca materia orgánica y una alta concentración de

oxígeno en relación con su volumen. Por el contrario, los suelos profundos (> 125 cm de profundidad) retienen más agua, tienen más nutrientes, poseen un mayor número de organismos asociados, su horizonte de materia orgánica es mayor, pero su concentración de oxígeno decrece conforme aumenta la profundidad (Aguilera, 1989). Un gradiente de profundidad de suelo, por las diferentes condiciones que genera, puede ser un eje importante de diferenciación del nicho (Van Auken *et al.*, 1994; Gibson, 1988; Reynolds *et al.*, 1997; Fransen *et al.* 2001; Silvertown, 2004).

En zonas con clima semiárido, el agua se vuelve un factor limitante. Ya que la retención o el drenaje de esta poca agua está determinada por propiedades edáficas como la textura, la pendiente y la profundidad, estos factores se vuelven particularmente importantes para el desarrollo de las plantas. Si la profundidad es espacialmente variable (heterogénea), puede permitir la presencia de distintas condiciones a las cuales diferentes especies puedan especializarse para crecer y reproducirse exitosamente (Wijesinghe *et al.*, 2005).

1.4 Objetivos e hipótesis

El objetivo general del presente trabajo es evaluar si existe una relación entre la profundidad del suelo y la estructura de una comunidad herbácea. En particular se busca describir la distribución a lo largo del gradiente de suelo de las principales especies que componen esta comunidad y evaluar su grado de especificidad, determinar si hay diferencias en la composición de la comunidad a lo largo del gradiente de suelo, y analizar si las especies presentan algún grado de separación del nicho en el eje de profundidad de suelo.

La hipótesis que sustenta este trabajo es que la profundidad del suelo es un eje relevante en la estructuración de la comunidad, por lo que la composición de ésta y la distribución de las especies estarán relacionadas con la variación en la profundidad del suelo. Por ello se espera que los máximos de densidad de distintas especies se presenten en diferentes puntos del gradiente, es decir, se espera encontrar conjuntos de especies característicos de suelos someros, intermedios y profundos. Esto se debería de reflejar en el cambio de estructura de la comunidad a lo largo del gradiente de profundidad. Todo esto posibilitaría que la profundidad de suelo fuese un eje de diferenciación del nicho. De ser así, se esperaría que al evaluar si el grado de traslape de nichos, éste fuese menor que el esperado por azar, de tal suerte que permita la coexistencia de las especies.

2. MÉTODOS

2.1 Métodos de campo

La región de estudio se localiza en el municipio de Concepción Buenavista, en el noroeste del estado de Oaxaca; ésta tiene un intervalo de altitud de 2200 a 2350 m s.n.m. La vegetación fue caracterizada como pastizal de *Bouteloua* (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). El clima es semiárido, con una precipitación media anual 450 a 600 mm y una temperatura media anual de 16 °C. Debido a esto, los suelos de la región pueden clasificarse como aridisoles. Éstos son suelos maduros en los que, debido a los prolongados periodos de sequía, se concentra una gran cantidad de sales en la superficie, y en general son arenosos (Tan, 2000). En el sitio de estudio los suelos son masivos con textura de migajón arenoso y un pH de 6.9. El contenido de materia orgánica es de 1 a 2 %, y la disponibilidad de nitrógeno no parece ser limitante, aunque el fósforo y el potasio son escasos (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980).

Se trabajó en cuatro localidades distintas, Agua Blanca, El Cacalote, La Biznaga y Nacusenye durante los meses de julio y agosto del 2005. Se escogieron estas fechas debido a que durante la temporada de lluvias es cuando la mayor parte de las especies presenta inflorescencias y esto hace más fácil su identificación. Los sitios de estudio son zonas planas en las partes elevadas de lomas y presentan una fuerte exposición al viento.

Para el registro de los datos se utilizó un marco de 10 cm por 2 m, subdividido en cuadros de 10 × 10 cm, el cual se colocó en sitios donde se observaba un cambio evidente en la profundidad del suelo. Se muestrearon 15 transectos por localidad, dando un total de 1200 cuadros. Los datos registrados en cada cuadro fueron: (a) el número de individuos de cada especie por cuadro, y (b) el valor de la profundidad del suelo en tres sitios del cuadro, para calcular un promedio de la profundidad del suelo en cada cuadro.

Además, se realizó un muestreo para evaluar algunas características del suelo que permitieran determinar el grado de heterogeneidad entre los cuadros y entre las localidades. La muestra se obtuvo escogiendo aleatoriamente cuatro

cuadros en cada uno de los transectos, muestreándose 240 cuadros en total. En ellos se tomó la pendiente con un inclinómetro, y, en una muestra simple de suelo, se determinó el grado de reacción al H_2O_2 y al HCl, adicionándole de tres gotas de cada reactivo. Se asignaron valores de acuerdo con el grado de reacción de estos compuestos con la materia orgánica o los carbonatos respectivamente, dándoles un valor de 0 cuando no había reacción, de 1 cuando la reacción era de baja intensidad, 2 cuando la reacción fue intermedia y 3 en los casos donde burbujeaba intensamente. Estas tres mediciones fueron hechas en el campo, y se tomó una muestra de suelo para secarla en el laboratorio y determinar un índice de textura.

El trabajo de laboratorio consistió en tamizar todas las muestras de suelo con un tamiz de 2 mm de ancho, para eliminar las partículas grandes. En la determinación del índice de textura, se preparó una solución de hexametáfosfato de sodio con una concentración de 50 g/L que sirvió de dispersante de partículas; a continuación se colocó en probetas de 25 mL un volumen de 10 mL de suelo, para después agregarle 25 mL de la solución de hexametáfosfato de sodio, y se agitó vigorosamente durante 1 minuto. Por último se tomó registro de las distintas fases de sedimentación a los 3 min 44 seg, a la hora y a las 6 h 14 min, con las cuales se determinó el volumen de arenas, limos y arcillas respectivamente (Day, 1965).

2.2 Métodos numéricos

2.2.1 Distribución de especies en el eje profundidad de suelo.

Para el análisis de la distribución de las especies en el eje profundidad de suelo, se seleccionaron las especies que presentaron al menos 10 individuos por localidad, ya que las demás están muy pobremente caracterizadas. Se determinaron categorías de profundidad en intervalos de 5 cm, registrando categorías que van desde 0 a 5 cm, hasta la de 65 a 70 cm; este último valor fue el máximo de profundidad promedio registrado.

Usando la densidad promedio de individuos por categoría de profundidad se construyeron histogramas que describen la densidad específica de individuos por

categoría de profundidad de suelo (*deips*). Se determinó el valor de la profundidad promedio (\bar{p}_i) en que se desarrolla cada especie, con la siguiente fórmula,

$$\bar{p}_i = \frac{\sum_j x_{ij} p_j}{X_i}$$

Donde x_{ij} es el número de individuos de la especie i que se encontraron en el cuadro j , p_j es el valor de la profundidad en el cuadro j y X_i es el número total de individuos de la especie i . Otro parámetro que se usó para medir las características del nicho de cada especie fue el índice de amplitud de nicho (B_i) (Levins, 1968) que se calcula con la fórmula,

$$B_i = \frac{1}{n \sum_k \left(\frac{y_{ik}}{Y_k} \right)^2}$$

Donde y_{ik} es el número de individuos de la especie i en la k -ésima categoría de profundidad de suelo, Y_k el número de cuadros encontrados en la categoría k , y n el número de categorías de profundidad de suelo. Este índice adquiere valores entre 0 y 1, donde 0 indica que la especie tiene poca amplitud de nicho y 1 que la amplitud de su nicho es muy grande, abarcando por igual todo el espacio ecológico disponible. Este mismo valor permitió asignar grados de especificidad para cada especie, dando a las amplitudes entre 0 y 0.28 la categoría de alta especificidad, entre 0.281 y 0.56 la de especificidad media y entre 0.561 y 1 la de baja especificidad. El intervalo de la categoría de baja especificidad fue más amplio que los otros para poder incluir más especies y poder caracterizarlas mejor, ya que pocas especies se encontraron en esta categoría.

2.2.2 Composición

En esta parte del análisis se determinó si existe una relación entre la composición y la abundancia de especies en cada cuadro y la profundidad del suelo, a través de un Análisis de Correspondencia (AC). El AC se hizo usando los datos del número de individuos por cuadro, descartándose las especies que fueron encontradas en menos de 10 cuadros. El AC arrojó un conjunto de coordenadas (*scores*) para cada cuadro que dependen de su composición específica.

Utilizamos las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis para elaborar regresiones entre los valores de profundidad y composición de los cuadros. Los AC se realizaron con el programa MSVP 3.0.

Por último, para observar cuál variable ambiental tuvo más relación con la composición de especies, se midió la correlación entre las variables ambientales (profundidad de suelo, porcentaje de arena, de limo y de arcilla, pendiente, cantidad de materia orgánica y cantidad de carbonatos) y las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia.

2.2.3 *Traslape de nicho*

Para medir el grado de traslape de las distribuciones de las especies en el gradiente de profundidad, se usó el índice de traslape de nicho L (Hurlbert, 1978). El índice L supone que cada especie se desarrolla en determinada profundidad de suelo en proporción con la abundancia de sitios con esa misma profundidad de suelo, y se expresa de la siguiente forma,

$$L_{h,i} = \frac{Y}{X_h X_i} \sum_k \frac{y_{hk} y_{ik}}{y_k} \quad \forall h \neq i$$

Donde Y es el número total de cuadros muestreados, X_h el número total de individuos de la especie h , X_i es el número total de individuos de la especie i y k hace referencia a la categoría de profundidad, como antes. Si el índice $L_{h,i}$, que evalúa el grado de traslape entre un par de especies, toma un valor de 0, implica que las especies no coexisten en ninguna profundidad de suelo, es decir, que sus nichos no se traslapan; un valor de 1 indica que las dos especies utilizan los sitios con determinada profundidad de suelo en proporción a su abundancia, y por lo tanto que el traslape es el esperado por azar, y cuando los valores son mayores a 1 indica que las especies en cuestión utilizan sitios con cierta profundidad de suelo más intensivamente que otros y que la preferencia en la utilización tiende a coincidir en ambas especies (Hurlbert, 1978). Para calcular este índice, nuevamente se consideraron las especies que mostraron una densidad mayor a 10 individuos por localidad. Obtuvimos los traslapes de todos los posibles pares de especies, el traslape promedio de cada localidad, el traslape promedio para las

cuatro localidades y la distribución de frecuencias de los valores de traslape en cada localidad.

Finalmente, para evaluar si los resultados obtenidos eran significativamente distintos de los que se esperarían a partir de una distribución aleatoria de las especies se construyó un modelo nulo, el cual consistió en una comparación de la distribución de los datos observados en campo con una distribución obtenida a partir de números aleatorios. Se encontró que las *deips* (ver pág. 9) se ajustaban a una distribución Beta. La correlación entre los datos observados y esperados usando dicha distribución fue de 0.87 en promedio. Se estimaron los parámetros α y β de dicha distribución correspondientes a cada especie, con lo que se determinó el intervalo de valores que estos parámetros podían tomar en la naturaleza. Mediante simulaciones Montecarlo se generaron 40 *deips* (40 fue el número promedio de especies registradas en cada localidad) correspondientes a especies hipotéticas. Entre estas últimas no debería haber interacciones, ya que se generaron a partir de números aleatorios independientes. Se calcularon los traslapes entre las 40 especies hipotéticas y se obtuvo la distribución de los traslapes. Se calculó el traslape promedio y el intervalo de confianza por categoría de traslape. El procedimiento se repitió 1200 veces. Se evaluó si los traslapes observados en el campo se encontraban dentro de los intervalos de confianza estimados.

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza.

Se registraron 78 especies representantes de 28 familias (Apéndice), con un promedio de 42.25 especies por localidad. De éstas, 37 mostraron una abundancia mayor que 10 individuos (Tabla 1). En los cuadros de profundidades someras (< 10 cm) se encontraron 12 especies; 57 de las 78 especies fueron registradas en los cuadros de profundidades intermedias (10 a 30 cm), y en los cuadros de altas profundidades (> 30 cm) se encontraron nueve especies. El análisis de riqueza muestra que en las profundidades intermedias se desarrolla un número significativamente mayor de especies ($\chi^2 = 17.48$, $P = 0.0002$).

Tabla 1. Número total de especies registradas y número de especies con densidades mayores a 10 individuos por dm².

	Agua Blanca	El Cacalote	La Biznaga	Nacusenye	Todas
Total	45	42	40	42	78
<10 individuos	27	29	22	30	37

3.2 Distribución de las especies en el eje profundidad de suelo.

Se pudieron reconocer tres diferentes grupos de especies de acuerdo con su distribución a lo largo del gradiente de profundidad de suelo.

(1) Especies de suelos someros ($\bar{p}_i < 10$ cm) donde se agrupan 12 especies, 6 de ellas con una abundancia mayor que 10 individuos. Ejemplos de algunas de estas especies son *Sporobolus tenuissimus*, *Sedum oteroi*, *Sedum oaxacanum* y *Talinum marginatum* (Figura 1 a). Una característica sobresaliente de este grupo es que 66 % de las especies que lo conforman son suculentas.

(2) Especies de suelos intermedios (\bar{p}_i entre 10 y 30 cm). Este grupo incluyó 57 especies, 21 de ellas con una abundancia mayor que 10 individuos. Entre ellas están especies que sólo se distribuyen en suelos de profundidad intermedia como *Milla biflora*, *Opizia stolonifera*, *Porophyllum linaria* y *Thymophylla tenuifolia* (Figura 1 b), así como un conjunto de ocho especies que presentan

distribuciones más o menos constantes en todas las categorías de profundidad tales como *Microchloa kunthii*, *Oxalis lunulata*, *Plantago mexicana* y *Tridax coronopifolia* (Figura 1 d)

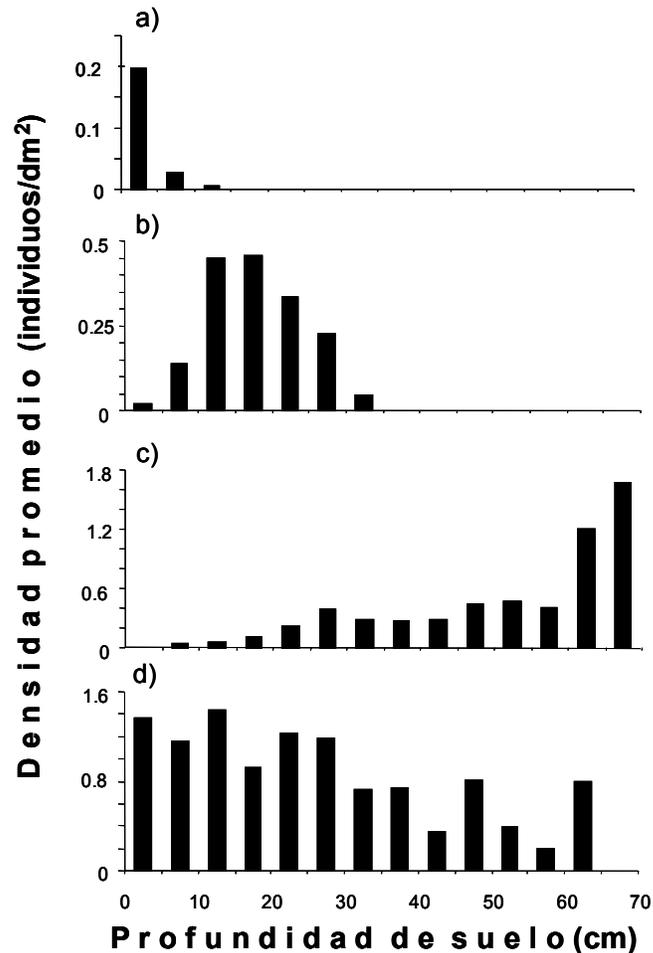


Figura 1. Densidad específica de individuos por categoría de profundidad de suelo (*deips*) de a) *Sedum oxacanthum* especie de suelos someros, b) *Porophyllum linaria* especie de suelos intermedios, c) *Richardia tricocca* especie de suelos profundos y d) *Microchloa kunthii* especie de distribución constante.

(3) Especies de suelos profundos ($\bar{p}_i > 30$ cm). A este grupo pertenecen nueve especies, dos de ellas con abundancias mayores que 10 individuos. Entre ellas encontramos a especies como *Muhlenbergia rigida*, *Stenandrium dulce* y *Richardia tricocca* (Figura 1 c). En este grupo, 22 % de las especies son pastos

amacollados de tallas grandes y 25 % presentan estructuras subterráneas (bulbos o cormos).

3.3 Profundidad promedio y amplitud de nicho.

El resultado de la amplitud de nicho, representado como el grado de especificidad de la especie, muestra que los tres grupos de especificidad (alta, media y baja), se desarrollan en la zona entre 10 y 30 cm de profundidad. En los suelos someros y profundos sólo se observaron tres especies de alta especificidad y tres especies de especificidad media (Figura 2).

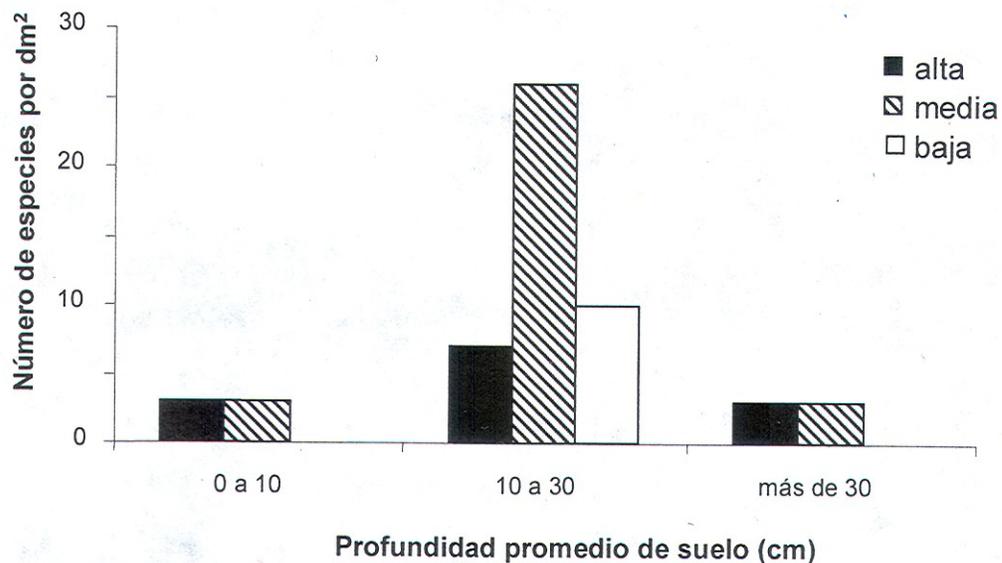


Figura 2. Número de especies con diferente grado de especificidad y profundidad promedio.

3.4 Composición

Los Análisis de Correspondencia (AC) mostraron una relación evidente entre el cambio en la profundidad de suelo y el cambio en la composición de especies en tres localidades: Agua Blanca, La Biznaga y Nacusenye. El resultado de las regresiones mostró que en Agua Blanca la profundidad de suelo afecta significativamente ($P < 0.0001$) a la composición de la comunidad vegetal, explicando 25 % de la variación en la misma. Lo mismo sucedió en La Biznaga ($P < 0.0001$), aunque el porcentaje de variación explicado fue mucho menor (8 %),

y en Nacusenye ($P < 0.0001$), con 16 % de la variación explicada. En la localidad El Cacalote el resultado de la regresión no mostró una relación significativa entre el cambio en la profundidad y la composición de especies.

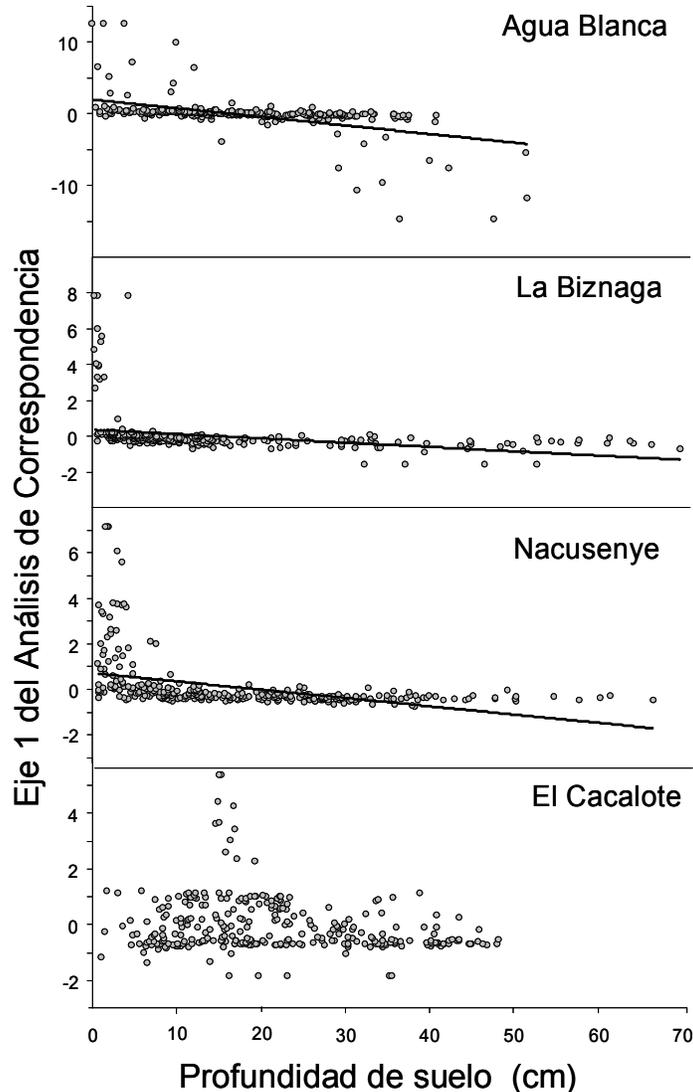


Figura 3. Relación entre la profundidad del suelo y la composición de la comunidad vegetal en las cuatro localidades. Se muestran los datos extremos (*outliers*). $n = 300$ en cada localidad.

Los AC hicieron evidentes un gran número de datos extremos (*outliers*; Figura 3), y pudiera ocurrir que las correlaciones observadas fueran un artefacto de unos pocos datos anómalos (Sokal y Rohlf 1995). Sin embargo, al eliminar dichos puntos extremos las correlaciones siguen siendo significativas en todos los

casos, y el porcentaje de variación explicado por la profundidad del suelo se incrementó sensiblemente (Agua Blanca: 28 %; La Biznaga: 30 %; Nacusenye: 25 %, Figura 4).

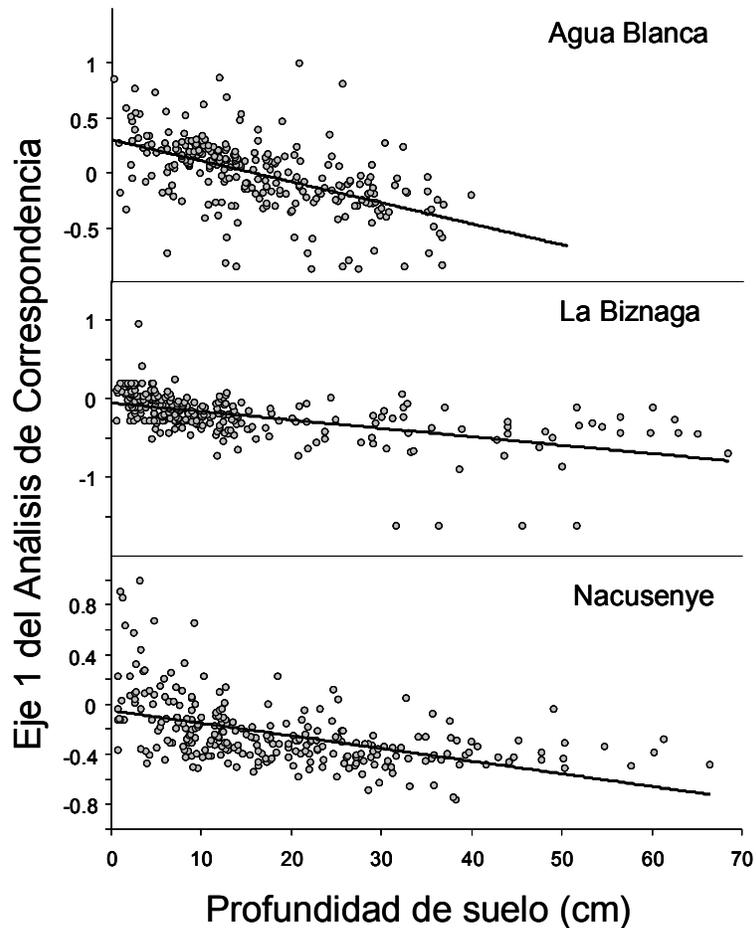


Figura 4 Relación entre la profundidad del suelo y la composición de la comunidad vegetal en tres localidades. No se muestran los datos extremos (*outliers*) $n = 266$ (Agua Blanca), 280 (La Biznaga) y 268 (Nacusenye).

De manera general, se encontró que la composición del pastizal tiene relación con la profundidad del suelo, ya que esta variable explicó un porcentaje considerable de la variación en la composición de especies entre los cuadros, es decir, hubo una tendencia a que las especies encontradas en los cuadros cambien si la profundidad del suelo cambia. Asimismo, se encontró una composición específica en suelos poco profundos, en suelos intermedios y en suelos profundos.

En lo que se refiere a la correlación de los ejes del AC con la totalidad de las variables ambientales analizadas, la profundidad del suelo fue la variable mejor correlacionada con la composición de especies. Esta correlación nuevamente se observó en tres localidades: Agua Blanca, La Biznaga y Nacusenye. En El Cacalote ninguna variable ambiental estuvo significativamente correlacionada con la composición de especies evaluada con el AC (Figura 5).

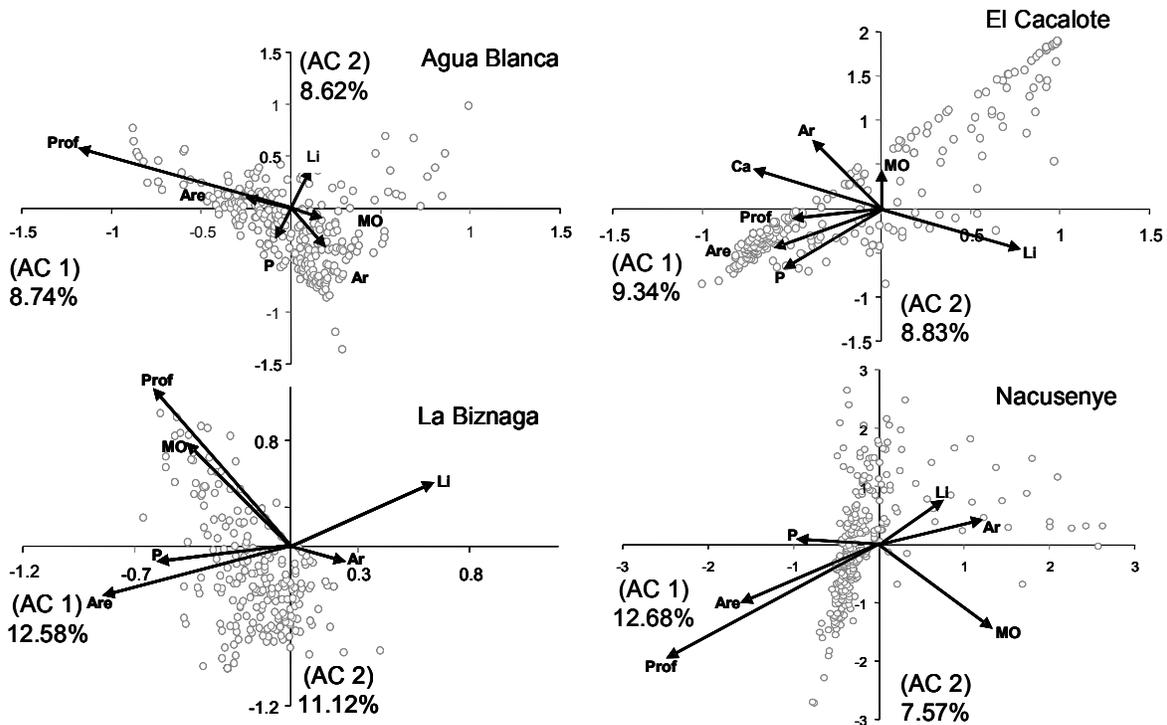


Figura 5. Correlación de las variables suelo con la composición de la comunidad. Prof = profundidad de suelo, Ca = Carbonatos, Ar = Arcilla, Are = Arena, Li = Limo, MO = Materia Orgánica y P = Pendiente. No se muestran los datos extremos ($n = 1054$). Las correlaciones que se muestran sí los incluyen y están multiplicadas por 2 en Agua Blanca y La Biznaga, por 3 en El Cacalote y por 5 en Nacusenye para facilitar su visualización.

3.5 Características del suelo

Las variables que se registraron para evaluar la heterogeneidad del suelo en general no tuvieron una relación directa con el cambio en la profundidad. No se encontró ninguna relación entre la pendiente y la profundidad del suelo. La

concentración de materia orgánica en La Biznaga mostró una ligera tendencia a aumentar conforme incrementaba la profundidad. Para todas las localidades, el valor observado (en la escala de reacción que asignamos) fue alrededor de dos; este valor nos revela que los sitios probablemente tienen poca cantidad de materia orgánica. Por lo que se refiere a la concentración de carbonatos en la mayoría de las localidades no observamos reacción, únicamente El Cacalote arrojó datos al respecto, y este hecho no permitió hacer una evaluación.

La textura, fue evaluada a partir del porcentaje de arcilla. Se escogieron estas partículas porque ellas nos indican si se está dando el proceso de intemperización de la roca madre, lo cual nos da una idea de la situación del suelo a lo largo del gradiente. En este sentido, tampoco observamos un cambio en la composición de las partículas del suelo conforme se incrementaba la profundidad (Figura 6).

3.6 Traslape

Los valores de traslape observados entre todos los posibles pares de especies muestran un promedio de 1.16. Este número es significativamente mayor que uno ($t = 10.139$, $P < 0.0001$), lo cual implica, en principio, que en promedio las especies tienden a coincidir más de lo esperado por azar en la profundidad de suelo donde se desarrollan. Sin embargo, la frecuencia con la que se observó un traslape menor que 0.5 —es decir, traslapes que indican que entre un determinado par de especies es poca o no existe la coincidencia en el uso de la misma profundidad de suelo— fue mayor en los datos de campo que la frecuencia arrojada por el modelo nulo.

Asimismo, el resultado del análisis conjunto de las cuatro localidades mostró diferencias entre los datos observados y los generados por el modelo nulo diferente únicamente en las frecuencias de pares de especies con traslapes menores que 0.5. Salvo esta diferencia, los demás valores del índice de traslape mostraron que las frecuencias observadas y las esperadas son iguales estadísticamente (Figura 7). Por otro lado, el traslape promedio esperado por el modelo nulo (1.15) fue muy semejante al observado (1.16).

En Agua Blanca, sólo la frecuencia de traslapes menores que 0.5 fue diferente de la del modelo nulo. Para El Cacalote, las diferencias entre las frecuencias de campo y del modelo nulo se observaron en las categorías de 0.5 a 1 y en las de 1.5 a 2, lo cual sugiere que en esta localidad algunas especies tienen una tendencia a traslapar su nicho en ejes relacionados con la profundidad del suelo con una frecuencia mayor que la que se esperaría por azar.

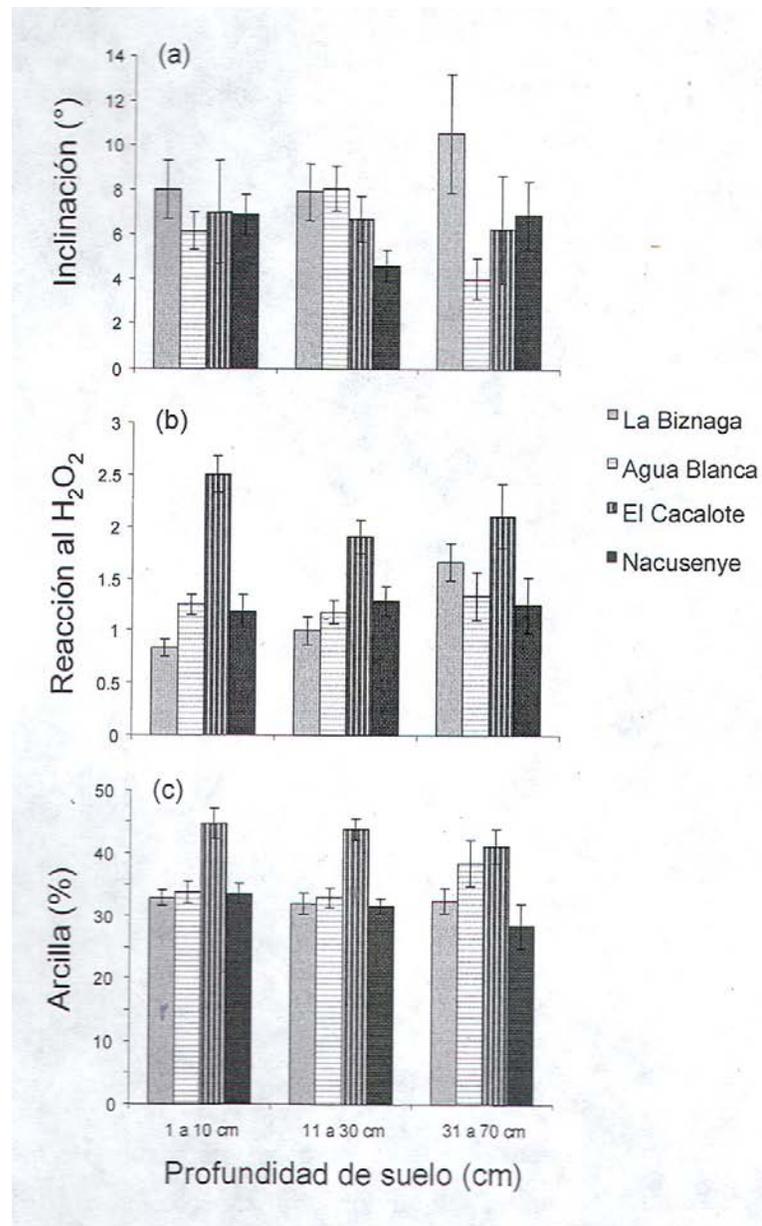


Figura 6. Comparación de tres variables edáficas (media \pm e.e) en diferentes profundidades de suelo (a) Pendiente, (b) Materia orgánica y (c) Contenido de arcillas.

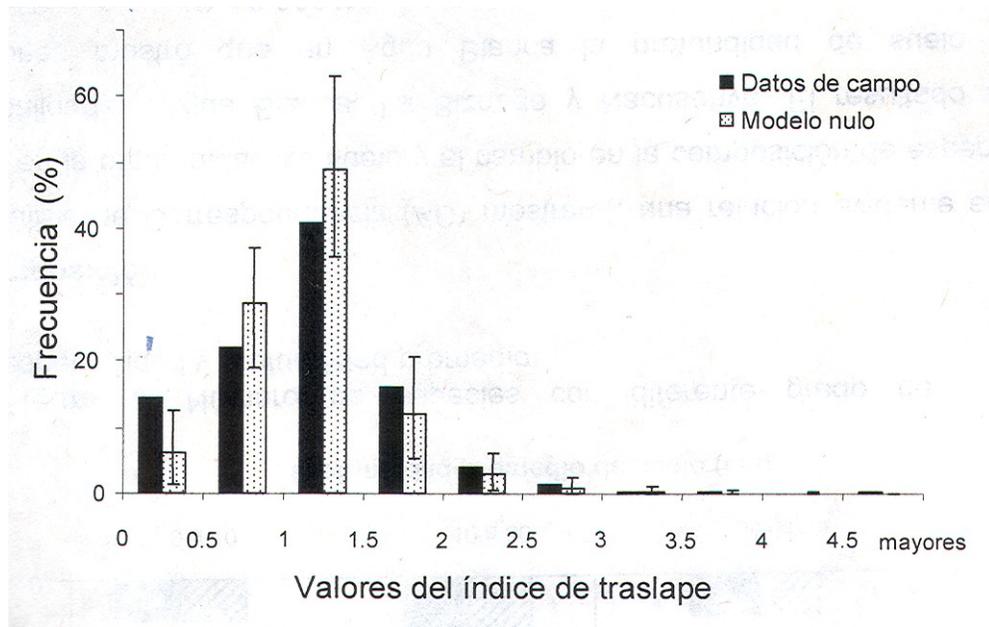


Figura 7. Distribuciones del índice de traslape observadas en campo y esperadas por el modelo nulo (media \pm IC 95 %)

Como en los dos sitios anteriores, en La Biznaga las diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas por el modelo se registraron en los traslapes menores a 0.5. Asimismo, las frecuencias observadas en el campo de los traslapes de 1 a 1.5 fueron menores que las esperadas, nuevamente sugiriendo un reducido traslape de nicho. Además en esta localidad, se presentaron frecuencias mayores que las esperadas en los traslapes de 2 a 2.5 y en los de 3 a 3.5, lo que indica como en El Cacalote, que en esta localidad hay unos pocos pares de especies cuyos nichos se traslapan fuertemente. La tendencia en Nacusenye fue similar; y para esta última localidad las frecuencias difirieron en los traslapes de 3.5 a 4 y en los mayores a 4.5 (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencias observadas en cada localidad y en el conjunto de las cuatro localidades, e intervalos de frecuencias esperadas del modelo nulo. Sólo se muestran las frecuencias que difirieron significativamente de las esperadas por el modelo nulo. En negritas se reportan las frecuencias que fueron significativamente **mayores** que las del modelo nulo, y en cursivas las *menores* que las esperadas.

Índice de traslape	Agua Blanca	El Cacalote	La Biznaga	Nacusenye	Todas	Modelo nulo
0 a 0.5	16.16 %	.	14.72 %	22.99 %	14.49 %	1.2–12.6 %
0.5 a 1	.	<i>12.56 %</i>	.	.	.	18.9–36.9 %
1 a 1.5	.	.	<i>34.63 %</i>	.	.	35.7–63.0 %
1.5 a 2	.	27.34 %	.	.	.	5.3–20.7 %
2 a 2.5	.	.	6.49 %	.	.	0.5–6.2 %
2.5 a 3	0–2.4 %
3 a 3.5	.	.	1.30 %	.	.	0–1.1 %
3.5 a 4	.	.	.	0.69 %	.	0–0.64 %
4 a 4.5	0–0.26 %
> 4.5	.	.	.	0.69 %	.	0–0.13 %

4. DISCUSIÓN

La comunidad de hierbas de Concepción Buenavista presenta una estructura horizontal evidente. Es clara la distinción entre especies de suelos someros, intermedios y profundos. Los sitios de mayor diversidad, donde se registró a 84 % de las especies, son los espacios donde el suelo oscila entre 10 y 30 cm de profundidad, tal vez como resultado del efecto del dominio medio, según el cual la diversidad es mayor en las partes intermedias de un gradiente debido a las restricciones geométricas que presentan los intervalos de distribución de las especies en un gradiente ambiental acotado (Hawkins *et al.*, 2005). Dicho argumento coincide con la observación de que en el intervalo de 10 a 30 cm se registró el mayor número de especies representantes de taxa caracterizados como de alta, media y baja profundidad y especificidad.

Por otra parte, la profundidad de suelo parece ser compatible con el modelo de enriquecimiento de los recursos a lo largo de un gradiente (Tilman 1982). Dicho modelo predice que la riqueza de especies crece rápidamente con el enriquecimiento de los recursos, alcanza un máximo en un ambiente intermedio en disponibilidad de recursos, y después empieza a declinar, debido a que en ambientes muy ricos unas cuantas especies son las que se vuelven dominantes (Wedin y Tilman, 1993; Hutchings *et al.*, 2003).

Los suelos profundos de Concepción Buenavista no parecen corresponder directamente a los ambientes ricos del modelo al menos en términos de su composición química, ya que los análisis de la concentración de materia orgánica no muestran dicho incremento. Tampoco se detectaron cambios en el pH (datos no presentados), el cual determina en gran medida la disponibilidad de nutrientes. Es importante señalar que estas variables sólo son indicadores indirectos de la disponibilidad de nutrientes, por lo que un futuro análisis de éstos podría darnos una mejor idea del comportamiento de los recursos a lo largo del gradiente.

Sin embargo, los sitios con mayor profundidad del suelo sí presentan mayor disponibilidad de espacio para el crecimiento de las raíces, lo cual permite el desarrollo de individuos de tallas más grandes. La mayor disponibilidad de espacio puede promover que las especies de rápido crecimiento y las mejores

competidoras se vuelvan dominantes, produciendo así una reducción en el número de especies.

En las zonas de suelos profundos los pastos amacollados representaron 22 % de las especies, mientras que estas especies apenas representan 0.5 % en el resto del gradiente. Del mismo modo, 25 % de las especies de suelos profundos desarrolla estructuras subterráneas (bulbos, cormos), y en las zonas de suelos intermedios y someros las especies con dichas estructuras representan 8 %. La gran masa aérea que desarrollan los pastos amacollados y la densidad de su copa dificulta el establecimiento y el desarrollo de otras especies, por lo que es probable que esta forma de crecimiento les otorgue una ventaja competitiva. Por otro lado, el desarrollo de estructuras subterráneas permite la supervivencia de los individuos en estados de latencia durante las temporadas adversas, asegurándoles su espacio de crecimiento en la siguiente temporada favorable, lo que les otorga una ventaja competitiva sobre las especies anuales (Ross y Harper, 1972; Verdú y Traveset, 2005). Un suelo profundo ofrece espacio indispensable para dar cabida a las estructuras subterráneas de reserva, además de que puede contribuir a reducir la pérdida de agua por evaporación y protegerlas de la erosión eólica.

En el otro extremo del gradiente de profundidad, y siguiendo con el modelo de Tilman (1982), los suelos someros pobres en recursos pudieran hacer que las especies de rápido crecimiento o las mejores competidoras no tengan suficientes recursos como para volverse dominantes. Los sitios someros son los espacios donde se desarrollan algunas de las especies especialistas, quizá porque en ellos la competencia por explotación de los recursos del suelo sea menos intensa debido a la escasez de recursos (Day *et al.*, 2003). Sin embargo, para poder subsistir en estos ambientes adversos son necesarias adaptaciones, como posiblemente lo es succulencia. Se encontró que 66 % de las especies que se observaron creciendo en suelos someros fueron suculentas. Para estas especies los suelos someros y áridos quizá funjan como refugios libres de competencia. Como señalan Day y colaboradores (2003), las poblaciones que se desarrollan en refugios tienen una distribución reducida, pero una mayor probabilidad de persistir y una tasa de mortalidad menor.

La mayor riqueza se registró en profundidades intermedias. En estos espacios es donde pueden conjuntarse factores que permiten el desarrollo de este gran número de especies. La menor talla de los pastos amacollados u otras especies, que en suelos profundos desarrollan una gran densidad vegetal, puede facilitar el desarrollo de otros taxa, ya que esta menor densidad otorga una mayor capacidad de captación de luz para otras especies. La retención de agua y de materia orgánica aumenta en comparación con las zonas de suelos someros, factor importante que puede incrementar las posibilidades de establecimiento de otros grupos de especies. Los suelos intermedios pueden contener especies de suelos someros o de suelos profundos, otra característica que promueve su alta riqueza. Finalmente, como expone Tilman, el aumento en la profundidad del suelo puede estar asociado a una mayor cantidad de recursos (espacio físico, minerales, recursos hídricos) y esta característica favorecer el desarrollo de más especies capaces de aprovecharlos en comparación con los suelos someros, pero sin llegar al extremo de la exclusión por competencia, como podría suceder en los suelos profundos.

Con respecto a las variables del suelo evaluadas, por un lado, la ausencia de reacción a los carbonatos hace suponer que el suelo probablemente tiene altos contenidos de sodio. La presencia de sodio en el suelo no favorece la formación de agregados, estructuras básicas de arreglo del suelo tal como lo observaron Cruz-Cisneros y Rzedowski (1980), y este hecho dificulta aún más la retención de agua. Ambas características, la poca capacidad de retención del agua y la falta de estructura en el suelo, pueden estar contribuyendo con la fuerte erosión observada en el lugar. De manera general, las variables edáficas analizadas, al igual que la pendiente, no presentan un patrón de cambio a lo largo del gradiente de profundidad. Este hecho nos lleva a pensar entonces que el arreglo de especies observado está más relacionado con la profundidad de suelo que con alguna de las otras variables.

En cuanto a la coincidencia en la profundidad de suelo en la que se desarrollan las especies, la comparación entre el modelo nulo y los datos de campo indica que la frecuencia con que las especies presentan un traslape menor que 0.5, es decir, que no coinciden en la profundidad de suelo en que se

desarrollan, es mayor en campo que lo que se esperaría por azar. En otras palabras, en campo las especies muestran una tendencia a diferenciarse respecto al intervalo de profundidad de suelo donde crecen. Esto coincide con la idea de que en esta comunidad las especies presentan cierto grado de segregación a lo largo del gradiente de profundidad de suelo. La segregación de las especies a lo largo de gradientes ambientales se ha reportado en numerosos trabajos recientes (ver referencias en Silvertown, 2004).

Es importante destacar que, si bien el valor de traslape promedio observado para las cuatro localidades fue significativamente mayor que 1 (lo que implicaría que las especies coinciden en la profundidad de suelo en que se desarrollan con más frecuencia de los que se esperaría por azar), el modelo nulo predijo un valor promedio muy semejante al observado. Este valor puede ser el resultado de la gran riqueza de especies en los puntos intermedios del gradiente que se esperaba simplemente por azar, tal como lo predicen los modelos del dominio medio (Hawkins *et al.*, 2005), efecto que no está contemplado en el índice de Hurlbert (1978) y que implica un elevado traslape de nichos en los suelos de profundidad intermedia.

Como se esperaba, la composición de especies en la comunidad mostró una relación directa con el cambio en el gradiente de profundidad. La variación observada entre los cuadros sugiere que el arreglo de especies depende de la profundidad del suelo. Tal como lo sugieren los resultados del modelo nulo, este hecho parece no ser sólo el resultado de las diferencias en la distribución individual de las especies, sino también de las interacciones entre ellas.

Los resultados anteriores demuestran que en la comunidad de hierbas de Concepción Buenavista existe una segregación de especies a lo largo del gradiente de profundidad de suelo. Es posible que las interacciones competitivas sean responsables en parte de este patrón, junto con probables diferencias en los requerimientos fisiológicos de las diferentes especies. La presencia de cada especie en su ambiente puede contribuir a diferenciar aún más el ambiente físico (Leibold, 1995). Estas características posiblemente permitan la coexistencia estable de especies en una comunidad en la que se han registrado más de 150 taxa diferentes.

REFERENCIAS

- Aguilera, N. (1989) *Tratado de edafología. Tomo 1*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Casper, B., Cahill, J. (1998) Population-level responses to nutrient heterogeneity and density by *Abutilon theophrasti* (Malvaceae): an experimental neighborhood approach. *American Journal of Botany*, **85**:1680-1687.
- Crawley, M.J., (1997) *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Cruz-Cisneros, R., Rzedowski, J. (1980) Vegetación de la cuenca de Río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca, (México). *Anales de la escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México*, **22**: 19-84.
- Day, K., Hutchings, M., John, E. (2003) The effects of spatial pattern of nutrient supply on yield, structure and mortality in plant populations. *Journal of Ecology*, **91**: 541-553.
- Day, P. (1965) Particle fraction and particle size analysis. En: Black, C.A., Evans, D.D., White, J.L., Enslinger, L.E., Clark, F.E. (eds). *Methods of Soil Analysis Part 1. Physical and Mineralogical Properties, Including Statistics of Measurement and Sampling*. pp 545-567, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Fargione, J., Tilman, D. (2005) Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C₄ bunchgrass. *Oecologia*, **143**: 589-606.
- Fitter, A., Hodge, A., Robinson, D. (2000) Plant responses to patchy soils. En: Hutchings, M.J., John, E.A., Stewart, A.J.A. (eds). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. pp. 71-90 Blackwell Science. Oxford.
- Fransen, B., Kroon, H., Berendse, F. (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, **82**: 2534-2546.
- Gibson, D. (1988) The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology*, **76**: 497-508.
- Giller, P. (1984) *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, Londres, Gran Bretaña.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester,

- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107–145.
- Gurevitch, J., Scheiner, S., Fox, G. (2002) *The Ecology of Plants*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Weis, A.E. (2005) The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *American Naturalist*, **166**: E140-E143.
- Hurlbert, S. (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, **59**: 67-77.
- Hutchings, M.J., John, E.A., Wijesinghe, D.K. (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant population and communities. *Ecology*, **84**: 2322-2334.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, **22**: 415-427.
- Le Bissonnais, Y. (1996) Soil Characteristics and Aggregate Stability. En: Agassi, M. (ed). *Soil Erosion, Conservation, and Rehabilitation*. pp 41-60, Marcek Dekker, Nueva York, N.Y.
- Leibold, M. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**: 1371-1382.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Pianka, E.R. (1981) Competition and niche theory. En: May, R. (ed.) *Theoretical Ecology*. 2ª edición. pp. 167-196, Blackwell Science, Oxford.
- Putman, R. J. (1995) *Community Ecology*. Chapman & Hall, Londres.
- Reynolds, H., Hungate, B., Chapin III, F., D' Antonio, C. (1997) Soil heterogeneity and competition in an annual grassland. *Ecology*, **78**: 2076-2090.
- Ross, M.A., Harper, J.L. (1972) Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, **60**: 77-88.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 605-611.

- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Mountford, J. (1999) Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, **400**: 61-63.
- Sokal, R. y Rohlf, F. 1995 *Biometry*, 3ª edición. W.H. Freeman and Company, Nueva York.
- Stewart, A.J.A., John, E.A., Hutchings, M.J. (2000) The world is heterogeneous: ecological consequences of living in patchy environment. En: Hutchings, M.J., John, E.A., Stewart A.J.A. (eds). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity: The 40th symposium of the British Ecological Society*. pp. 1-8, Blackwell Science, Oxford.
- Tan, K.H. (2000) *Environmental Soil Science*, 2ª edición. Marcel Dekker, Nueva York, N.Y.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, N.Y.
- Van Auken, O., Bush, J., Diamond, D., (1994) Changes in growth of two C₄ grasses (*Schizachyrium scoparium* and *Paspalum plicatulum*) in monoculture and mixture: influence of soil depth. *American Journal of Botany*, **81**: 15-20.
- Verdú, M., Traveset A. (2005) Early emergence enhances plant fitness: A phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, **86**: 1385-1394.
- Wedin, D., Tilman, D. (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, **63**: 199-229.
- Whittaker, R. (1975) *Communities and Ecosystems*. 2ª edición. Macmillan, Nueva York, N.Y.
- Wijesinghe, D., John E., Hutchings M. (2005) Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology*, **93**: 99-112.
- Wilson, B. (2001) Assembly rules in plant communities. En: Weiher, E., Keddy, P (eds). *Ecological Assembly Rules*. pp. 130-164, Cambridge University Press. Londres.
- Wilson, S.D. (1999) Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: Hutchings, M.J., John, E.A., Stewart A.J.A. (eds). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity: The 40th symposium of the British Ecological Society*. pp. 53-69, Blackwell Science, Oxford.

A P É N D I C E

Listado de especies, familia, localidad, densidad promedio, profundidad promedio y grado de especificidad

<i>Especies</i>	Familia	Localidades	Densidad promedio (dm ²)	Profundidad promedio (cm)	Especificidad
<i>Aristida appressa</i> Vasey	Poaceae	AB Ca Bi Na	0.1333	19.55	baja
<i>Aristida glauca</i> (Nees) Walp	Poaceae	AB Ca	0.0692	25.86	media
<i>Bothriochloa barbinodis</i> (Lag.) Herter	Poaceae	Ca Bi	0.0325	18.92	media
<i>Bouteloua distans</i> Swallen	Poaceae	Ca	0.0833	22.29	media
<i>Bouteloua gracilis</i> (Kunth) Lag. ex Griffiths	Poaceae	AB	0.0117	17.96	alta
<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	Poaceae	AB Ca Bi Na	0.2333	26.50	baja
<i>Brickellia veronicaefolia</i> (Kunth) Gray	Asteraceae	Ca	0.0058	19.71	media
<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	Cyperaceae	AB Ca Bi Na	0.0833	15.10	media
<i>Cathestecum prostratum</i> J. Presl.	Poaceae	AB Ca Bi Na	0.4892	9.58	media
<i>Chamaesyce</i> sp.	Euphorbiaceae	Ca	0.1075	21.45	media
<i>Commelina diffusa</i> Buró. f.	Commelinaceae	AB Na	0.1158	21.99	media
<i>Coryphantha pseudoradians</i> Bravo	Cactaceae	AB Ca Bi Na	0.0275	15.66	media
<i>Cyperus</i> sp.	Cyperaceae	AB Bi Na	0.3275	17.20	baja
<i>Dalea sericea</i> Lag.	Fabaceae	AB Bi Na	0.0283	33.52	media
<i>Dichondra argentea</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Convolvulaceae	AB Ca Na	0.0283	23.05	media
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	Asteraceae	Ca	0.1725	20.05	alta
<i>Echeandia flavescens</i> (Schult. & Schult. f.) Cruden	Liliaceae	AB Bi	0.0750	14.56	media
<i>Echeveria setosa</i> Rose & Purpus	Crassulaceae	Na	0.0133	29.61	media
<i>Echinocereus ferreirianus</i> H.E. Gates	Cactaceae	AB	0.0083	9.54	alta
<i>Erioneuron avenaceum</i> (Kunth) Tateoka	Poaceae	Ca	0.0158	16.73	alta
<i>Euphorbia dentata</i> Michx.	Euphorbiaceae	Bi	0.0083	14.51	alta
<i>Euphorbia serrula</i> Engelm.	Euphorbiaceae	Ca Bi	0.0067	23.87	alta
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Convolvulaceae	AB	0.0042	22.33	alta
<i>Evolvulus prostratus</i> B. L. Rob.	Convolvulaceae	AB Ca Bi Na	0.0183	27.17	media
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	Cactaceae	AB	0.0008	6.17	alta
<i>Galium uncinatum</i> DC.	Rubiaceae	Ca Bi Na	0.2592	14.74	baja
<i>Gomphrena decumbens</i> Jacq.	Amaranthaceae	Bi	0.0067	20.91	media
<i>Gymnosperma glutinosa</i> Less. **	Asteraceae	Ca	0.0033	20.01	alta
<i>Heliotropium confertifolium</i> (Torr.) Torr. ex A. Gray	Boraginaceae	Ca	0.0542	17.40	media
<i>Heliotropium pringlei</i> B.L. Rob.	Boraginaceae	Ca	0.0117	30.74	alta
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	Asteraceae	AB Bi Na	0.1650	22.38	baja
<i>Hilaria belangeri</i> (Steud.) Nash	Poaceae	Ca Na	0.0183	30.24	media
<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G. Don	Convolvulaceae	AB Bi Na	0.0125	22.57	media
<i>Krameria pauciflora</i> Moc. & Sessé ex DC.	Krameriaceae	Ca	0.0300	20.11	media
<i>Leptochloa uninervia</i> (J. Presl.) Hitchc. & Chase	Poaceae	AB Bi Na	0.1158	8.38	media
<i>Linum scabrellum</i> Planch.	Linaceae	Ca	0.0233	16.95	media

<i>Especies</i>	Familia	Localidades	Densidad promedio (dm ²)	Profundidad promedio (cm)	Especificidad
<i>Loeselia caerulea</i> (Cav.) G. Don	Polemoniaceae	Ca	0.0350	18.23	media
<i>Lycurus phleoides</i> Kunth	Poaceae	AB Ca Bi Na	0.0700	18.29	baja
<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass & R.C. Foster	Cactaceae	Bi Na	0.0092	8.89	alta
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Poaceae	AB Ca Bi Na	1.1342	14.59	baja
<i>Milla biflora</i> Cav.	Liliaceae	AB Ca Bi Na	0.0642	13.02	media
<i>Muhlenbergia rigida</i> (Kunth) Kunth	Poaceae	Ca Bi Na	0.0067	43.61	alta
<i>Ophioglossum engelmannii</i> Prantl	Ophioglossaceae	AB Ca Na	0.0517	19.95	media
<i>Opizia stolonifera</i> J. Presl	Poaceae	AB Bi Na	0.0442	18.51	media
<i>Oxalis lunulata</i> Zucc.	Oxalidaceae	AB Ca Bi Na	0.6817	19.46	baja
<i>Pinaropappus roseus</i> (Less.) Less.	Asteraceae	Ca	0.0025	9.61	alta
<i>Plantago mexicana</i> Link	Plantaginaceae	AB Bi Na	0.3808	16.76	baja
<i>Polygala compacta</i> Rose	Polygalaceae	Ca Bi Na	0.0067	24.85	alta
<i>Polygala mexicana</i> Moc. ex Cav.	Polygalaceae	Ca	0.0025	11.03	alta
<i>Porophyllum linaria</i> (Cav.) DC.	Asteraceae	AB Bi Na	0.2175	15.93	media
<i>Porophyllum tagetoides</i> (Kunth) DC.	Asteraceae	AB Ca	0.0192	13.86	alta
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	Ca Na	0.0308	3.56	alta
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray) Standl.	Rubiaceae	AB Bi Na	0.1392	30.29	media
<i>Salvia axillaris</i> Moc. & Sessé	Lamiaceae	AB Bi Na	0.0150	22.62	alta
<i>Salvia thymoides</i> Benth.	Lamiaceae	Ca	0.0033	21.89	alta
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	Asteraceae	AB Ca Bi Na	0.0717	16.88	media
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	Poaceae	Bi	0.0042	35.39	alta
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	Asteraceae	AB Na	0.0375	21.25	media
<i>Sedum oaxacanum</i> Rose	Crassulaceae	AB Na	0.0400	2.92	alta
<i>Sedum oteroi</i> Moran	Crassulaceae	Bi	0.0525	1.25	alta
<i>Selaginella</i> sp.	Selaginellaceae	Bi Na	0.0067	5.78	alta
<i>Setaria geniculata</i> P. Beauv.	Poaceae	AB Bi	0.0233	19.50	alta
<i>Sida procumbens</i> Sw.	Malvaceae	Ca	0.0333	22.92	media
<i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze	Poaceae	AB Bi Na	0.2417	6.87	alta
<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees	Acanthaceae	AB Na	0.0400	34.39	media
<i>Stevia ephemera</i> Grashoff	Asteraceae	AB Na	0.1367	20.43	media
<i>Tagetes lunulata</i> Ortega	Asteraceae	AB	0.0008	10.17	alta
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Asteraceae	AB Na	0.0692	24.24	media
<i>Talinum marginatum</i> Greene	Portulacaceae	AB Bi Na	0.1383	4.02	alta
<i>Thymophylla tenuifolia</i> (Cass.) Rydb.	Asteraceae	AB Bi Na	0.9658	13.57	media
<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	Asteraceae	AB Ca Bi Na	0.1500	18.95	baja
<i>Valeriana laciniosa</i> M. Martens & Galeotti	Valerianaceae	AB	0.0175	22.99	alta
<i>Verbena canescens</i> Kunth	Verbenaceae	Ca	0.0017	11.38	alta
<i>Especie 1</i>	Convolvulaceae	Bi	0.0025	36.22	alta
<i>Especie 2</i>	Cucurbitaceae	AB Ca Bi	0.0092	27.46	alta

<i>Especies</i>	Familia	Localidades	Densidad promedio (dm ²)	Profundidad promedio (cm)	Especificidad
<i>Especie 3</i>	acueducto	AB Na	0.0058	18.60	media
<i>Especie 4</i>	corazón sedoso	Ca	0.0050	30.54	alta
<i>Especie 5</i>	marg gdo	Ca	0.0150	21.76	media

Abreviatura de las localidades: AB = Agua Blanca, Ca = El Cacalote, Bi = La Biznaga, Na = Nacusenye