



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

REGLAS DE ENSAMBLAJE ENTRE
PLANTAS DE DISTINTA FORMA EN UN
AMBIENTE ESTRESANTE

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

HUGO ANTONIO TOVAR ROMERO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0503/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de agosto de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **TOVAR ROMERO HUGO ANTONIO** con número de cuenta **93107084** con la tesis titulada **"Reglas de ensamblaje entre plantas de distinta forma en un ambiente estresante"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS
Vocal: DRA. LUCIA ALMEIDA LEÑERO
Secretario: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Suplente: DR. LUIS ZAMBRANO GONZALEZ
Suplente: DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 7 de octubre de 2010.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y a todo su personal por el constante apoyo que recibió. Así también agradece la beca que recibió del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CVU 205132).

Esta tesis forma parte del proyecto titulado “Mecanismos de atenuación y tolerancia al estrés, y sus efectos sobre la estructura de la vegetación alpina en el centro de México” financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la UNAM (proyecto número IN217607) y del cual el tutor principal es responsable.

El autor agradece efusivamente a su tutor principal, el Dr. Carlos Martorell Delgado, no solo el apoyo y la oportunidad de aprender tanto bajo su tutoría sino también por su amistad personal.

Así también a los miembros del comité tutor compuesto por el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y el Dr. Miguel Martínez Ramos por todas las ideas y opiniones aportadas a este trabajo.

Agradezco a los demás revisores de la tesis, los miembros del jurado, la Dra. Lucía Oralia Almeida Leñero y el Dr. Luis Zambrano González. Ellos, junto con mi comité tutor, colaboraron de manera fundamental para el mejoramiento de este escrito.

Al Parque Nacional Izta-Pop (CONANP), en especial al Biol. Raymundo Omar Maldonado Pérez Campos. Al Ing. Miguel Cortés Espinal por toda la ayuda y las enseñanzas acerca de la montaña.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Paty muchas gracias por tu amor, tu ayuda, tu apoyo y tu comprensión de quien te dedica este trabajo.

Jorge Meave, mi amigo, compañero y maestro que me a enseñado y ayudado tanto durante estos más de diez años que tenemos de conocernos Muchas gracias por ser mi amigo y estar conmigo Jorge.

Muchas gracias a mi familia: mis padres, mis hermanas y hermanos que me enseñaron las cosas buenas que soy.

Muchas gracias a mis amigos, a todos ustedes los tengo siempre en mi mente y en mi corazón.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de Plantas de la Facultad de Ciencias y a todos los que me ayudaron en el trabajo de campo.

A la Universiad Nacional Autónoma de México que sigue siendo mi segundo hogar y con la que estoy tan agradecido por mi formación profesional y personal.

A ti, si te da gusto leer mi nombre en la portada de esta tesis, significa que eres importante para mi.

ÍNDICE

Resumen	2
Abstract	3
1. Introducción	5
2. Objetivo e Hipótesis	11
3. Método	12
4. Resultados	16
5. Discusión y conclusiones	21
6. Literatura Citada	26

Cuadros

4.1 Características generales de los nueve sitios estudiados.....	16
4.2 Grupos morfológicos en el volcán Iztaccíhuatl... ..	17
4.3 Total de posibles combinaciones de especies por cada sitio de estudio.....	18
4.4 Asociaciones espaciales positivas y negativas entre grupos morfológicos.....	18

Figuras

1.1 Filtros que estructuran la comunidad.....	6
1.2 Importancia relativa de las interacciones biológicas en un gradiente de estrés	7
1.3 Matrices ajedrezada y anidada.....	8
4.1 Relación entre densidad de especies y altitud.....	16
4.2 Proporción de especies por familia del volcán Iztaccíhuatl.....	17
4.3 Regresión lineal del ajedrezamiento contra la altitud.....	19
4.4 Regresión lineal del anidamiento contra la altitud	20
4.5 El ajedrezamiento y anidamiento implican asociaciones negativas o positivas.....	23

Resumen

La estructura comunitaria en ambientes estresantes está determinada tanto por las condiciones físicas como por las interacciones positivas mediadas por la atenuación del estrés, a través de las cuales un organismo crea condiciones ambientales propicias para otros. La forma de las plantas puede afectar dichas interacciones, determinando la distribución de las especies vegetales. Se buscaron posibles asociaciones espaciales entre especies a lo largo de un gradiente de estrés, y se evaluó si dichas asociaciones se corresponden con la forma de las plantas. Para esto, se analizó la composición de parches de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal (3900–4500 m s.n.m.) en el volcán Iztaccíhuatl, México. Se encontró que estas comunidades no están estructuradas al azar. Hubo pocas asociaciones negativas y muchas positivas, lo que sugiere que las interacciones positivas efectivamente son importantes. Contrariamente a lo predicho por la hipótesis del gradiente de estrés, se encontró que la frecuencia de asociaciones positivas no cambia a lo largo del gradiente altitudinal. Se observaron asociaciones negativas entre plantas morfológicamente similares, y positivas entre plantas con forma distinta, quizá como resultado del fenómeno de similitud limitante. Las asociaciones positivas de pastos amacollados con rosetas, arbustos y plantas tapizantes fueron frecuentes, posiblemente debido a la forma particular en que los pastos amacollados afectan las condiciones microambientales. La frecuencia con la que ciertos grupos de especies excluyen a otros (ajedrezamiento o *checkerboardedness*) fue más intenso a mayor altitud, pero el indicador de que las especies presentes en parches pobres también aparecen en parches más ricos (anidamiento o *nestedness*) disminuyó. Estos patrones no resultaron de cambios en la frecuencia de asociaciones negativas o positivas a lo largo del gradiente, sino de que estas asociaciones se arreglan de un modo distinto. Se enuncian cinco reglas de ensamblaje que operan en estas comunidades.

Palabras clave: Ambientes alpinos, modelos nulos, facilitación, interacciones entre plantas, hipótesis del gradiente de estrés, morfología vegetal, páramos.

Abstract

In stressful environments, community structure is determined by both physical conditions and positive interactions mediated by stress amelioration, through which an organism creates favorable environmental conditions for other organisms. Plant form can affect these interactions, determining the distribution of plant species. We searched for potential spatial associations among species along a stress gradient, and evaluated whether these associations were consistent with plants' form. We analyzed floristic composition in vegetation patches along an altitudinal gradient (3900-4500 m a.s.l.) on the Iztaccíhuatl volcano, Mexico. We found that these communities are not randomly structured. There were few negative and many positive associations, suggesting that positive interactions are important. Contrary to stress-gradient hypothesis' predictions, the frequency of positive associations did not change along the elevational gradient. We observed negative associations between plants with similar morphology, probably as a result of limiting similarity, and positive associations between plants with contrasting morphology. Positive associations were common between tussock grasses and rosettes, shrubs and plaque, which is likely due to the way in which the form of the former affects microenvironmental conditions. At higher altitudes, the frequency in which certain groups of species exclude other groups (checkboardedness) was more intense, whereas the indicator that species occurring in poor patches are also present in rich patches (nestedness) decreased. These patterns do not result from changes in the frequencies of negative or positive associations along the gradient, but rather from a different arrangement of these associations. Five assembly rules that operate in these communities were enunciated.

Keywords: Assembly rules, alpine environments, null models, facilitation, plant interactions, stress gradient hypothesis, plant morphology, paramo.

“To do science is to search for repeated patterns, not simply to accumulate facts”

Robert H. MacArthur

I. INTRODUCCIÓN

Una regla de ensamblaje permite predecir el estado de uno o más atributos de las comunidades a partir de otras características de éstas o de las condiciones ambientales en las que se encuentren (p.ej., presencia o abundancia de especies, asociaciones, etc.; Diamond, 1975; Keddy, 1992, Keddy y Weiher, 1999). Una de las metas fundamentales de la ecología de comunidades es elucidar cuáles son los factores que determinan la estructura (composición y la abundancia de los organismos) en una comunidad (Roughgarden y Diamond, 1986). La mayor parte de las comunidades bióticas son extraordinariamente complejas (Morin, 1999). Sin embargo, existe un consenso acerca de que algunos factores y procesos moldean fuertemente la estructura de las comunidades a partir de la biota regional (*species pool*, Keddy y Weiher, 1999; Lortie *et al.*, 2004). El esquema básico de esta propuesta consta de una serie de factores, que se pueden considerar como tres tipos de filtros (Figura 1.1), y que determinan la incorporación de algunas especies de esta biota regional a las comunidades (Lortie *et al.*, 2004). Las reglas de ensamblaje intentan determinar qué especies superan dichos filtros determinado la estructura de la comunidad.

El primer tipo de filtro (“Azar y eventos biogeográficos”) está constituido por los factores que impiden a todas las especies del conjunto inicial llegar a una determinada región; éstos son principalmente dos factores fuertemente influidos por componentes aleatorios: la presencia de barreras biogeográficas y bien la presencia de agentes dispersores (Lortie *et al.*, 2004).

El segundo filtro, el de los factores abióticos, permite a ciertas especies a establecerse en una comunidad sólo si sus capacidades fisiológicas les ayuda a sobrevivir en el intervalo de condiciones ambientales locales en ausencia de interacciones interespecíficas (Bruno *et al.*, 2003; Lortie *et al.*, 2004). Los organismos cuentan con un conjunto de caracteres morfológicos o fisiológicos con las que tolerar las condiciones ambientales de su entorno y que determinan su desempeño en él (Ricklefs y Miles, 1994; Wainwright, 1994; Keddy y Weiher, 1999; Lortie *et al.*, 2004; McGill *et al.*, 2006); cuando los organismos no tienen adaptaciones a las condiciones locales no pueden incorporarse por sí solas a la comunidad. En términos de nicho ecológico (Hutchinson, 1957) sólo las especies cuyo nicho fundamental abarque las condiciones del ambiente en cuestión pueden pasar este filtro y establecerse.

El tercer filtro está determinado por las interacciones bióticas. Éstas actúan de dos maneras opuestas. Por un lado, pueden permitir la persistencia de una especie en la comunidad a través de interacciones como el comensalismo y el mutualismo (Roughgarden y Diamond, 1986; Callaway y Walker, 1997; Menge, 2000; Bruno *et al.*, 2003). Por otro lado, las interacciones negativas como la depredación y la competencia pueden excluir a ciertos organismos (Roughgarden y Diamond, 1986; Menge y Sutherland, 1987; Morin, 1999). Sin embargo se debe considerar que, comúnmente, las interacciones que se estudian en el campo consta estos

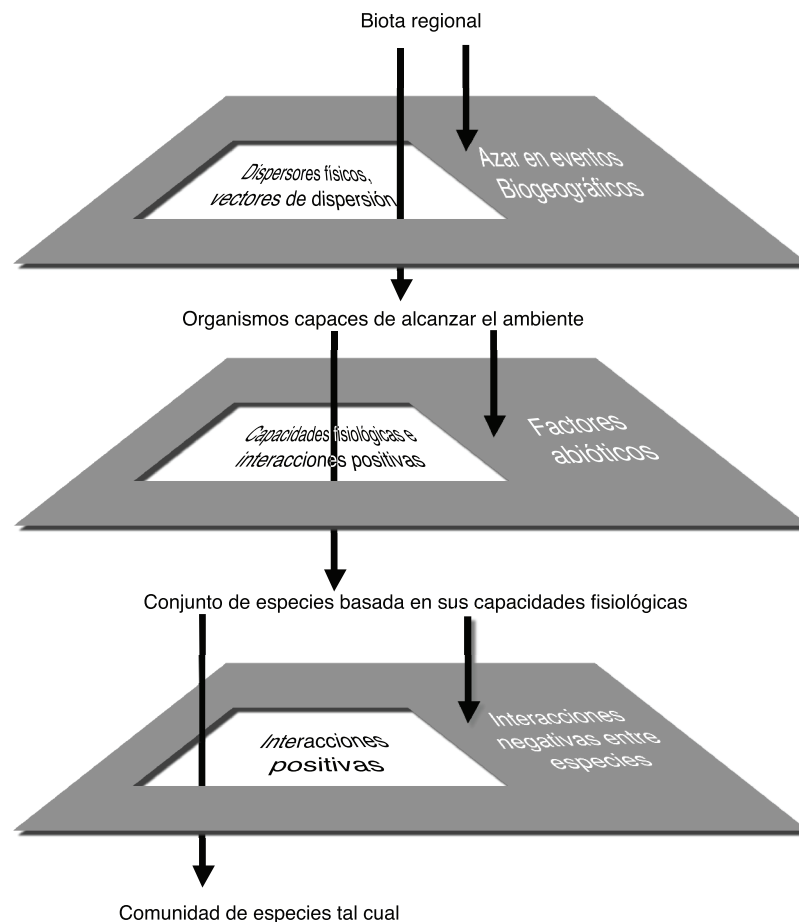


Figura 1.1. Procesos principales o filtros que estructuran una comunidad. Las letras blancas representan los factores que impiden el paso de especies, mientras que los procesos que permiten sortear el filtro se representan con letras negras. (basado en Keddy y Weiher, 1999 y Lortie *et al.*, 2004).

dos componentes y que el balance final de estas interacciones, positivas y negativas, es lo que se considera una interacción (Hart, 1992; Callaway y Walker, 1997; Bruno y Bertness, 2001).

El estrés ambiental determina fuertemente la importancia relativa de los dos últimos filtros –medio físico e interacciones– en el funcionamiento de las comunidades (Menge y Sutherland, 1987; Menge, 2000; Bruno *et al.*, 2003). Por estrés ambiental se entiende a los factores externos que limitan el desarrollo de la biomasa de los organismos en cualquier hábitat, ya sea afectando la obtención de recursos o su reproducción (Grime, 1977). Se ha sugerido que en los ambientes estresantes las condiciones físicas determinan en mayor medida el establecimiento de los organismos (Menge y Sutherland, 1987; Bruno *et al.*, 2003). Sin embargo, estudios recientes proponen que la importancia de este factor es aún debatible, ya que procesos como la atenuación del estrés (*stress amelioration*) suelen tener más importancia en estos ambientes (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Bruno *et al.*, 2003). La atenuación del estrés ocurre cuando un organismo altera las condiciones ambientales haciéndolas propicias para otro (Bruno *et al.*, 2003).

I. INTRODUCCIÓN

Recientemente ha tomado fuerza el modelo conocido como hipótesis del gradiente de estrés, que argumenta que, en los ambientes estresantes, la frecuencia relativa de las interacciones positivas y las negativas tiende a variar inversamente a través de un gradiente de estrés físico (Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998; Brooker *et al.* 2005). Las interacciones positivas, mediadas por atenuación del estrés, van de poco importantes en los sitios con estrés medio, a importantes en los sitios con estrés más alto. Lo contrario sucede con las interacciones negativas, como la competencia (Figura 1.2; Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998).



Figura 1.2. Modelo de la importancia relativa de las interacciones biológicas en un gradiente de estrés de Menge y Sutherland (1976) con la inclusión de las interacciones positivas. Tomado de Bruno *et al.*, (2003)

Patrones de asociación en la comunidad

Si todas las especies tuvieran las mismas posibilidades de aparecer en todos los sitios, entonces se observaría que las comunidades están compuestas por una muestra aleatoria de la biota regional. La entramada interacción de los filtros ambientales provoca que las especies no se encuentren distribuidas de manera homogénea en las comunidades naturales. Por tanto, indagando en la distribución de las especies y sus asociaciones se estará más cerca de saber cuáles son las reglas que determinan la estructura de las comunidades (Diamond, 1975; Keddy y Weiher, 1999).

En este contexto, los modelos nulos son de gran relevancia (Diamond, 1975; Gilpin y Diamond, 1982; Silvertown y Wilson, 1994; Keddy y Weiher, 1999; Gotelli, 2001). Éstos permiten comparar los patrones observados en el campo con los esperados al azar en ausencia de interacciones (Gotelli y Graves, 1996). El patrón de ajedrezamiento (*checkerboardedness*) fue el primero evaluado con este método (Connor y Simberloff, 1979). Diamond (1975) señaló que podía estar estrechamente relacionado con la forma en que las comunidades se ensamblan. Él describió la distribución “ajedrezada” de dos especies de aves en el

archipiélago Bismarck, las cuales nunca coincidían en la misma isla. Considerando este patrón como una señal clara de exclusión competitiva, propuso que este arreglo constituía una regla de ensamblaje de las diferentes comunidades del archipiélago. Sin embargo, el análisis con modelos nulos demostró que el patrón observado por Diamond era semejante al que se esperaría por azar (Connor y Simberloff, 1979). Esto sería el inicio de un largo debate acerca del análisis estadístico de las matrices de presencia-ausencia (Gotelli, 2001) y de cómo éstas ayudan a estudiar la estructura de las comunidades.

Existe una gama de patrones que pueden ser probados dependiendo del tipo de información que se quiera contrastar. Clásicamente se ha trabajado con índices como son el ajedrezamiento (Stone y Roberts, 1990), varianza en riqueza (Wilson, 1988) o coexistencia (*togetherness*; Stone y Roberts, 1992) relacionados con interacciones negativas, así como índices asociados a interacciones positivas, como el anidamiento (*nestedness*; Patterson y Atmar, 1986; Wilson, 1988) y asociación entre pares de especies (Wright y Biehl, 1982).

Ajedrezamiento. Se basa en que, si la estructura de una comunidad está configurada por la competencia, la presencia de cierta especie en determinados sitios (islas o parches) sistemáticamente excluirá a otra especie (Figura 1.3a; Diamond, 1975; Stone y Roberts, 1990).

Anidamiento. Si en una matriz de presencia-ausencia las especies se agrupan en una esquina de la matriz (Figura 1.3b), entonces se tendrá una matriz perfectamente anidada. Esto es, cada parche contiene todas las especies presentes en el siguiente parche menos rico (Gotelli, 2001). Este patrón ha sido observado en mamíferos de montaña, quizá como resultado de la disminución del área insular con una consecuente extinción ordenada secuencialmente (Patterson y Atmar, 1986). También se ha propuesto que la anidación puede reflejar un orden fijo en la colonización (Wilson, 1988; Silvertown y Wilson, 1994). En el patrón de anidamiento subyace la idea de dependencia entre especies: una especie coloniza (o se extingue) a consecuencia de la presencia (o desaparición) de otra. Por tanto, el anidamiento puede indicar que existe algún tipo de dependencia entre las especies que conforman una comunidad.

$$a) \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad b) \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Figura 1.3. Dos matrices que representan la presencia (1) o ausencia (0) de especies (renglones) en diferentes "isla" (columnas) de una comunidad. La matriz a) está perfectamente ajedrezada y la matriz b) perfectamente anidada.

El papel de la forma de las plantas

La morfología vegetal estudia las características externas de las plantas (Bell, 1991; Kaplan, 2001); esto es, la descripción de las características de cada uno de los órganos de las plantas así como de los patrones de crecimiento. Todos estos caracteres les permiten a las plantas adquirir recursos o hacer frente al medio físico (Bell, 1991; Wainwright, 1994; Ricklefs y Miles, 1994), y por tanto determinan si cierta especie puede sortear el filtro de las condiciones físicas y formar parte de una comunidad.

I. INTRODUCCIÓN

Asimismo, las formas de las plantas también podrían tener repercusiones en el filtro de las interacciones biológicas. Cody (1986) encontró que las plantas del desierto con caracteres morfológicos similares no coincidían en el espacio. La exclusión de especies morfológicamente semejantes (y que consecuentemente compiten por los mismos recursos) es conocida como similitud limitante (MacArthur y Levins, 1967). Las características morfológicas de las plantas también provocan que éstas modifiquen su entorno inmediato (p. ej., temperatura). Un ejemplo bien estudiado es el de las plantas cojín de zonas alpinas, las cuales alcanzan temperaturas mayores a las del aire hasta por 24 °C (Körner, 2003; Cavieres *et al.*, 2006; Molina-Montenegro *et al.*, 2006). Esta atenuación del frío permite el establecimiento de otras especies en la alta montaña.

Los Páramos

Se denomina vegetación alpina a la que se encuentra entre el límite superior del área continua de bosque (*treeline*) y la máxima altitud donde pueden vivir las plantas (Smith, 1994; Luteyn, 1999). En México el límite inferior de dicha vegetación está entre los 3800 y 4100 m y el superior entre 4800 y 5000 m de altitud. Cuando se presenta entre los trópicos, a este tipo de vegetación se le nombra páramo (Monasterio y Vuilleumier, 1986).

Los páramos generalmente tienen un clima frío. A diferencia de la vegetación alpina de las zonas templadas, carecen de régimen estacional anual pero tienen fluctuaciones diarias de temperatura que abarcan intervalos desde muy por debajo del punto de congelación hasta 30 °C (Luteyn, 1999; Monasterio y Vuilleumier, 1986; Körner, 2003). Comúnmente los suelos del páramo son jóvenes y poco desarrollados (Luteyn, 1999).

Luteyn (1999) reconoció claramente ciertos tipos de estrés a los que se enfrentan las plantas que lo habitan, como las bajas cantidades de agua líquida, oxígeno y CO₂ disponible, temperaturas extremas, una radiación ultravioleta intensa, vientos desecantes, una acidez muy marcada del suelo e incluso daños ocasionados por la acumulación de hielo y nieve. Leuschner (2000) por su parte, encontró que las plantas de los páramos estaban expuestas a un ambiente más árido que las plantas alpinas de regiones templadas que se encuentran a las mismas altitudes a consecuencia de una alta tasa de evaporación y una menor cantidad de lluvia.

Se han distinguido formas de crecimiento convergentes en las plantas de las comunidades alpinas y de páramo (Halloy, 1990; Ramsay y Oxley, 1997; Luteyn, 1999; Körner, 2003). Dependiendo del sitio de estudio y del investigador, el número de categorías morfológicas puede variar (ver Ramsay y Oxley, 1997). Básicamente se identifican los siguientes grupos de formas entre las plantas parameras: plantas en roseta, plantas en forma de cojín, pastos amacollados, arbustos micrófilos, arbustos postrados, geófitas y plantas vagabundas (Halloy, 1990; Ramsay y Oxley, 1997; Luteyn, 1999; Körner, 2003). La convergencia se presenta en especies distantes tanto en su posición taxonómica como en su distribución geográfica (Luteyn, 1999; Rundel *et al.*, 1986; Rangel-Ch., 2001).

Los trabajos que sustentan con mayor fuerza la hipótesis del gradiente de estrés estudian en su mayoría interacciones entre pares de especies (mediante exclusión de vecinos; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002). Se ha propuesto que las interacciones positivas tienen efectos a nivel comunitario (Bruno *et al.*, 2003), pero

hacen falta estudios que pongan esto a prueba considerando a la comunidad en su conjunto. El marco teórico de las reglas de ensamblaje puede ayudar a comprender el efecto de las interacciones, tanto positivas como negativas, sobre la estructura de las comunidades. McGill *et al.* (2006) proponen que un estudio enfocado en atributos arroja más información sobre el funcionamiento comunitario que uno enfocado en especies. Ya que la forma de las plantas puede tener un efecto tanto en la tolerancia al estrés como en las interacciones, la forma puede ser un atributo importante a considerar.

En los páramos se conjuntan gradientes de estrés, un conjunto de formas bien definido, e interacciones positivas bien documentadas y, por tanto, cuentan con todos los componentes necesarios para contestar mis preguntas de investigación: ¿Son importantes las interacciones positivas y negativas en la estructuración de las comunidades vegetales en ambientes estresantes? ¿Cómo varía lo anterior a lo largo de un gradiente de estrés? ¿Qué papel juegan las formas de las plantas en este proceso?

Este estudio se desarrolló en el Volcán Iztaccíhuatl, México. Se empleó una aproximación observacional ya que los estudios experimentales pueden carecer del realismo necesario cuando se busca estudiar los efectos comunitarios de las interacciones (Freckleton y Watkinson, 2001).

2. OBJETIVO Y HIPÓTESIS

OBJETIVO

Buscar reglas de ensamblaje en la comunidades de un páramo y determinar si están relacionadas con la forma de las plantas a lo largo de un gradiente de estrés ambiental.

HIPÓTESIS

Si la forma de las plantas define de manera importante cómo las especies se asocian y permanecen en una comunidad, entonces se encontrarán reglas que definan cómo se estructuran las comunidades tropicales de alta montaña basadas en la forma de las plantas que las componen.

OBJETIVOS Y HIPÓTESIS PARTICULARES

- Buscar posibles asociaciones entre pares de especies dependiendo de su forma.

H: Las plantas con formas diferentes tendrán asociaciones positivas, y las plantas de forma similar se asociarán negativamente.

- Buscar posibles patrones de anidamiento y ajedrezamiento entre especies de plantas alpinas, y evaluar si éstos dependen de su forma.

H: Ya que las interacciones positivas son importantes en la alta montaña, se encontrará que el anidamiento será mayor del esperado al azar y el ajedrezamiento menor del esperado al azar.

- Relacionar estas asociaciones y patrones entre formas con un gradiente de estrés.

H: Las partes con menor estrés presentará mayor evidencia de interacciones negativas (ajedrezamiento y frecuencia de asociaciones negativas) que positivas (anidamiento y frecuencia de asociaciones positivas), mientras que las partes de mayor estrés las proporciones de asociaciones negativas será a la inversa. Los sitios donde el estrés ambiental sea extremo la comunidad estará determinada por el azar.

3. MÉTODOS

Área de estudio

El volcán Iztaccíhuatl tiene una altitud en su parte más elevada de 5286 m, lo que lo hace el sexto volcán más alto de Norteamérica y el tercero más alto de México (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005). Se encuentra ubicado entre los 19°03' y 19°20' N y 98°26' y 98°47' O en la región central de la cordillera Neo-Volcánica. Su límite de la vegetación arbórea se encuentra entre los 3900 y 4100 m de altitud y el límite superior de la cobertura vegetal se encuentra aproximadamente a 4500 m de altitud. Su oscilación térmica anual es de alrededor de 3 °C, pero la diaria es de cerca de 20 °C (IMTA, s/f). Por tanto la vegetación de alta montaña del Iztaccíhuatl cuenta con todas las características de un páramo.

Colecta de datos

Se seleccionaron nueve sitios a lo largo del gradiente altitudinal que va de los 3957 a los 4579 m de altitud. Estos sitios se eligieron tratando de mantener una orientación Oeste, entre 260 y 280°. Los sitios seleccionados procuraron estar libres de grandes piedras, sin paredes rocosas alrededor y con una pendiente menor de 30°. Esto último se hizo para homogeneizar tanto la incidencia de radiación solar anual así como para atenuar el efecto del escurrimiento.

A cada uno de estos sitios se les midió el área y se registró, en todos sus parches de vegetación, la presencia de las especies de plantas. El “parche” se definió como el área con cobertura continua de vegetación uni o multiepecífica con uno o más individuos separado de otros parches por suelo desnudo. Posteriormente las especies fueron clasificadas en alguna de la categorías morfológicas descritas más abajo. De esta forma para cada sitio se obtuvieron dos matrices de presencia-ausencia, una con las especies en las filas y los parches en la columnas, y otra con las formas en las filas y los parches en las columnas. Las plantas fueron determinadas usando material de herbario de la colección del Laboratorio de Ecosistemas de Montaña de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Clasificación de las plantas del páramo por su forma

Cada una de las especies fue clasificada dentro de una de ocho categorías morfológicas. Éstas fueron definidas usando una combinación de los criterios arquitectónicos desarrollados por Halloy (1990) para las plantas alpinas de Nueva Zelanda y los criterios fisonómicos usados comúnmente en zonas alpinas (Halloy, 1990; Ramsay y Oxley, 1997; Luteyn, 1999; Körner, 2003):

Pasto amacollado.- Estas plantas tienen tamaño y forma definidos, su forma general es de un montículo, sus hojas son muy alargadas, usualmente curvadas por su propio peso con posición usualmente de 90° a 50° en relación con el suelo agrupadas en fascículos. Presentan un número de mersitemos indeterminado.

3. MÉTODOS

Arbustos.- Plantas sin tronco, con aspecto principalmente determinado por la forma de los tallos. Sus ramas usualmente ramifican cerca de la base y están lignificadas.

Hierbas: Planta sin tronco con aspecto principalmente determinado por la forma de los tallos. Sus ramas usualmente se ramifican cerca de la base y no están lignificadas. Se subdividen en dos tipos:

- Hierbas erectas.- Sus ejes de crecimiento son perpendiculares al substrato de crecimiento.
- Hierbas postradas.- Sus ejes de crecimiento son paralelos al substrato de crecimiento.

Rosetas: Plantas con tallos de menor tamaño que el largo de sus hojas. Los entrenudos muy reducidos. Tienen simetría radial y comúnmente un solo meristemo apical. Se subdividen en tres tipos:

- Rosetas erectas.- Sus hojas están en un ángulo de inclinación mayor a 45° respecto al plano del substrato.
- Roseta hemisférica .- Sus hojas están en múltiples ángulos entre cero y 90° respecto al plano del substrato.
- Roseta postrada.- Sus hojas están pegadas al substrato en un ángulo menor a 20°.

Plantas tapizantes: Con un número indeterminado de ápices, la distancia entre ápices es usualmente igual o menor al largo de sus hojas y éstas son relativamente pequeñas en disposición radial. Cada uno de sus tallos crece cerca de los demás dando un aspecto compacto y con forma delimitada. Comúnmente no tienen simetría.

Análisis de datos

Asociaciones espaciales. En este trabajo se consideró “asociación espacial” a la coincidencia de un par de especies en parches con más frecuencia de la esperada al azar. Cuando se hace referencia a un par de especies pertenecientes a alguna categoría morfológica se hablará de asociaciones espaciales de formas.

Asociaciones espaciales entre pares de especies. Se ha sugerido que la distribución de especies en islas (en este caso parches) y su coincidencia en éstas puede ser modelada con la distribución hipergeométrica (Wright y Biehl, 1982):

$$r(z) = \frac{\binom{t}{z} \binom{P-t}{s-z}}{\binom{P}{s}}$$

Con este tipo de distribución es posible encontrar cuál es la probabilidad de que un par de especies compartan un número x de parches de vegetación dado que la especie 1 se encuentra en q parches de vegetación y la especie 2 se encuentra en r parches (donde $q \leq r$) dado el número total de parches N observados. Con esto se puede determinar si el número de veces que un par de especies se encuentran juntas es significativamente mayor que el esperado al azar (lo que significaría una asociación espacial positiva) o menor que el esperado al azar (o asociación espacial negativa).

Distribución de las asociaciones a lo largo de la altitud. Para evaluar si la frecuencia de asociaciones positivas y negativas cambiaba a lo largo del gradiente altitudinal estimamos el grado de asociación entre cada par de especies en cada sitio utilizando el siguiente índice

$$A = \frac{xN}{qr}$$

que resulta de dividir el número de parches en el que coexisten las dos especies entre el número que se esperaría al azar bajo el supuesto de que los datos siguen una distribución hipergeométrica (qr/N). Se consideró que dos especies estaban asociadas positivamente si $A > 3$, y negativamente si $A < 1/3$. Se probaron otros límites pero no se encontraron diferencias importantes en los resultados. Las especies con menos de 5 observaciones fueron eliminadas del análisis. Se realizó una regresión logística de la fracción de asociaciones positivas contra la altitud, y otra para las asociaciones negativas. Estos análisis se hicieron en el programa R. Ambas fracciones fueron calculadas respecto al número total de pares de especies de cada sitio. Debido a que no se cumplía con el supuesto de una distribución binomial del error (sobredispersión), se usó una dispersión cuasi-binomial y, por tanto, se aplicó un estadístico de prueba de F (Crawley, 2007).

Asociaciones entre pares de formas. Para saber si la asociación entre especies depende de su forma, se evaluó si el número s_{ij} de asociaciones significativas entre especies con las formas i y j eran diferentes al esperado al azar. Esto se evaluó para todos los posibles pares i y j de formas. Para ello, se contó p_{ij} el número total de posibles pares de especies con las formas i y j sin importar si eran significativos o no. Se calculó S el número total de pares de especies asociadas significativamente sin importar la forma como $S = \sum_{i,j} s_{ij}$. De forma análoga, el número total de posibles pares de especies es $P = \sum_{i,j} p_{ij}$. Si la probabilidad de que dos especies se asocien es independiente de su forma, entonces se esperaría que $\frac{s_{ij}}{p_{ij}} = \frac{S}{P}$, ya que la fracción de asociaciones significativas entre especies con las formas i y j sería constante (igual para todos los pares de formas) y por lo tanto igual a la observada en toda la comunidad. Con base en lo anterior, la distribución de s_{ij} sería binomial ya que se reúnen los supuestos de esta distribución: Hay sólo dos posibles resultados (cada asociación es significativa o no), la probabilidad es constante e igual a S/P , y el hecho de que dos especies estén asociadas no afecta la probabilidad de que otro par cualquiera también lo esté. Es posible entonces evaluar si s_{ij} es mayor que el esperado al azar, lo que implicaría que las especies con la forma i tienden a asociarse con aquéllas con la forma j si s_{ij} es el número de asociaciones positivas significativas. Si s_{ij} corresponde a asociaciones negativas, entonces se estaría ante especies con formas que tienden a evadirse.

Modelos Nulos

Todos los análisis con modelos nulos comparten la peculiaridad de comparar un índice que refleje la característica de nuestro interés en la comunidad estudiada contra el mismo índice en un conjunto de “comunidades nulas” generadas de manera aleatoria. Esto tiene como objetivo probar si las características de la estructura de la comunidad que refleja dicho índice pueden ser producto del azar.

Para realizar este tipo de análisis se comienza con los datos de presencia-ausencia de especies observadas en el campo vertidos en una matriz. A partir de ésta se genera una serie de “comunidades nulas”, esto es, ensambladas aleatoriamente, pero que conservan parte de la información de la matriz observada. Las matrices con datos de campo se comparan las generadas al azar a través de índices que estiman los patrones a evaluar (Diamond, 1975; Gotelli, 2001). El objetivo es proporcionar una base para el reconocimiento de patrones no aleatorios causados por las interacciones entre especies (Diamond, 1975; Stone y Roberts, 1990; Keddy y Weiher, 1999; Gotelli, 2001). Todos los análisis se hicieron por duplicado, usando matrices de presencia-ausencia de especies y presencia-ausencia de formas.

3. MÉTODOS

Patrones de ajedrezamiento. Para evaluar el ajedrezamiento en cada uno de los sitios se usó el índice *C* (*C score*), desarrollado por Stone y Roberts (1990) y recomendado por Gotelli (2000) entre otros índices que miden ajedrezamiento. El índice *C* es el número promedio de “unidades de tablero” (*checkboard units*) entre cada uno de todos los pares de especies posibles. Una unidad de tablero es una submatriz de la forma:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \text{ o bien } \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Se generaron 5,000 “comunidades nulas” conservando la suma de los renglones (especies o formas) igual a la observada en el campo, y la suma de las columnas (parches) se mantenía equiprobable. Esto quiere decir que el resultado visto en cada fila de la comunidad real tenía la misma posibilidad de aparecer en la comunidad nula. Elegimos este algoritmo ya que en un análisis realizado por Gotelli (2000) presentó buenas propiedades estadísticas y no es propenso a falsos positivos. Para este análisis se utilizó el paquete EcoSim 7 (Gotelli y Entsminger, 2001).

Patrones de anidamiento. Para realizar la estimación de anidamiento de formas y especies se utilizó el método de discrepancia que mide el número de celdas de la matriz que deben ser cambiadas para producir una matriz perfectamente anidada (Brualdi y Sanderson, 1999). Este número es el grado de anidación y se le conoce como índice *BR*. Valores mayores de *BR* implican menor anidación. Se generaron 5000 comunidades nulas manteniendo los renglones fijos y columnas equiprobables ya que, en un análisis realizado por Ulrich y Gotelli (2007) mostró tener buena capacidad de detección de anidamiento con el índice *BR*. Para realizar este análisis se usó el paquete *Nestedness* (Ulrich, 2006).

Los valores de *C* y *BR* pueden estandarizarse para hacerlos comparables entre sitios. Se efectuaron regresiones de dichos valores estandarizados contra la altitud para evaluar si dichos patrones cambiaban a lo largo del gradiente de estrés.

4. RESULTADOS

Descripción de los sitios muestreados

El cuadro 4.1 muestra un resumen de las características generales de los nueve sitios muestreados.

Cuadro 4.1. Características generales de los nueve sitios estudiados en este trabajo.

Sitio	Pendiente (°)	Orientación (°)	Área (m ²)	Número de parches	Número de especies	Número de formas
3957	21	275	17.998	99	38	8
3958	22	264	21.5	160	32	8
4042	14	285	20.64	152	24	8
4198	12	277	32.5	210	23	7
4300	25	263	19.89	30	17	6
4301	30	263	13.12	32	15	6
4404	10	265	8.33	105	11	5
4439	9	262	15.2	426	13	5
4579	5	273	23	191	4	3
Totales			172.178	1405	58	8

Diversidad y composición

El número de especies disminuyó conforme aumentó la altitud, aún ponderando por el área de cada sitio (Figura 4.1; $r^2 = 0.58$, $p = 0.017$). Se encontraron 58 especies de plantas en los nueve sitios estudiados; 50 de ellas son plantas vasculares y las ocho restantes briofitas. La familia mejor representada fue la Asteraceae con diez especies, seguida por las familias Caryophyllaceae y Poaceae con cinco cada una, (Figura 4.2). Para cada una de las categorías de forma usadas en este trabajo se encontraron más de tres especies; siendo las rosetas hemisféricas la forma con mayor riqueza (18), seguida por las hierbas erectas (13).

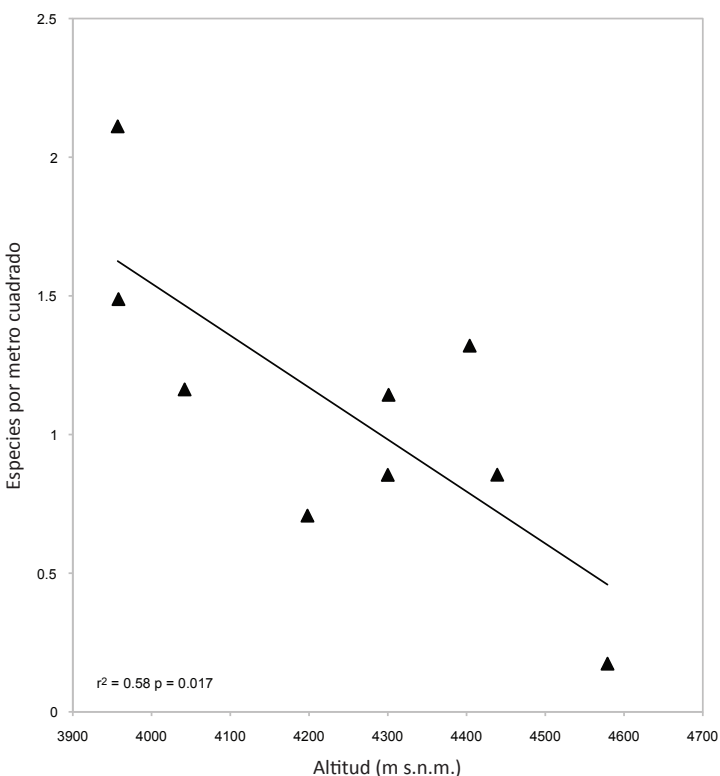


Figura 4.1. Relación entre densidad de especies y altitud.

4. RESULTADOS

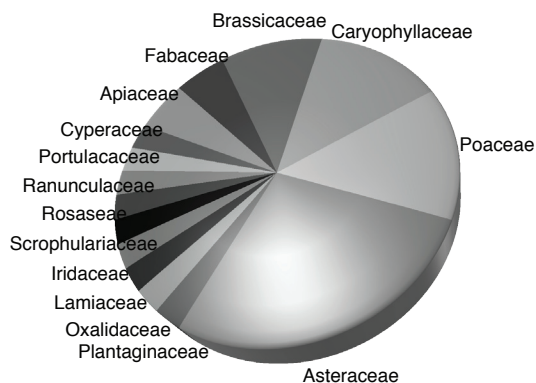


Figura 4.2. Proporción de especies por familia del volcán Iztaccíhuatl.

En el otro extremo, los pastos amacollados y las hierbas postradas fueron las formas más pobres con tres especies cada una seguidas por las rosetas erectas (cuatro especies; Cuadro 4.2). Si bien aquí las especies de pastos son los únicos que desarrollan plantas con formas de macollos, las demás categorías de forma presentaron representantes de dos o más familias (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Número de especies y familias pertenecientes a las formas de plantas estudiadas en el volcán Iztaccíhuatl así como su frecuencia de aparición en los parches muestreados.

Forma	Especies	Familias	Frecuencia
Pastos amacollados	3	1	292
Arbustos	5	4	225
Hierbas erectas	13	5	254
Hierbas postradas	3	2	76
Rosetas erectas	4	2	200
Rosetas hemisféricas	18	4	793
Rosetas postradas	7	5	119
Plantas tapizantes	5	3	749

Asociaciones entre especies

El análisis usando la distribución hipergeométrica arrojó que existe una cantidad elevada de asociaciones espaciales significativas, alcanzando hasta un 38 % (a 4404 m de altitud) de todos los posibles pares de especies. Como se hipotetizó, las asociaciones positivas predominaron en todos los sitios excepto en el más alto (4579 m de altitud), donde sólo se encontraron asociaciones negativas (Cuadro 4.3). Sin embargo, la proporción de asociaciones no cambió significativamente con la altitud, ya sea el caso de las asociaciones positivas ($F = 1.096$, $P = 0.330$) o negativas ($F = 0.632$, $P = 0.453$). El análisis se repitió sin tomar en cuenta el dato del sitio más alto con los mismos resultados.

Cuadro 4.3. Total de posibles combinaciones de especies por cada sitio de estudio. Si el número de coincidencias espaciales era mayor que el esperado al azar se designó como asociación significativamente positiva y viceversa con las negativas. Entre paréntesis se muestra el porcentaje del total de posibles interacciones.

Sitio (m s.n.m.)	3957	3958	4042	4198	4300	4301	4404	4439	4579
Total posibles asociaciones espaciales	741	528	276	253	136	105	55	78	6
Asociaciones significativamente positivas	188 (25 %)	77 (15 %)	98 (36 %)	45 (18 %)	6 (4 %)	16 (15 %)	20 (36 %)	9 (12 %)	0 (0 %)
Asociaciones significativamente Negativo	0 (0 %)	1 (0.001 %)	0 (0 %)	3 (0.012 %)	1 (0.007 %)	1 (0.009 %)	1 (0.018 %)	3 (0.038 %)	2 (0.333 %)

Asociaciones de grupos de plantas con distinta forma.

Los análisis de asociación entre especies según su grupo morfológico arrojaron ocho asociaciones estadísticamente significativas (cinco positivas y tres negativas) de un total de 36 posibles combinaciones. Los pastos amacollados presentaron el mayor número de interacciones significativas (cuatro) con especies de otras formas, todas ellas positivas. Los arbustos y las rosetas erectas tienen dos asociaciones cada una, todas positivas y con especies de forma diferente. Se observaron tres asociaciones negativas, siempre entre especies de formas semejantes (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Asociaciones espaciales positivas y negativas estadísticamente significativas entre grupos morfológicos. Bajo el signo de la asociación se presenta el valor de significancia (p)

Formas	Arbustos	Hierbas erectas	Rosetas erectas	Rosetas hemisféricas	Rosetas postradas	Plantas tapisantes
Pastos amacollados	Positiva 0.0076		Positiva 0.0044	Positiva 0.0495		Positiva 0.0044
Arbustos			Positiva 0.0146			
Hierbas erectas		Negativa 0.0032				
Rosetas hemisféricas				Negativa 0.0001	Negativa 0.0295	

Patrones de ajedrezamiento

A excepción del tratamiento de especies en el sitio a 4439 m de altitud, todos los índices observados en el campo son significativamente distintos a los esperados si las comunidades se conformaran aleatoriamente. Por tanto, el análisis de ajedrezamiento arrojó que la estructura de la comunidades paramunas no parece ser explicada por el azar.

4. RESULTADOS

En el caso de los análisis con especies, en todos los sitios, excepto el que se encuentra a mayor altitud, la media del índice simulado fue mayor que el índice observado. Por tanto hubo menos ajedrezamiento en la matriz observada que el esperado al azar. Lo que significaría que existe menor exclusión de la esperada al azar. En el sitio a mayor altitud (4579 m) se observó más ajedrezamiento que el esperado al azar. Algo muy similar sucedió en el caso de las matrices con formas. En los dos sitios a mayor altitud (4439 y 4579 m) se observa un mayor ajedrezamiento que el esperado al azar y lo contrario en los de menor altitud. En consecuencia, hubo una correlación positiva entre el ajedrezamiento y la altitud ($r^2 = 0.769$ y $p = 0.0019$ para las matrices de especies y $r^2 = 0.885$ y $p = 0.0002$ para las matrices de formas; Figura 4.3).

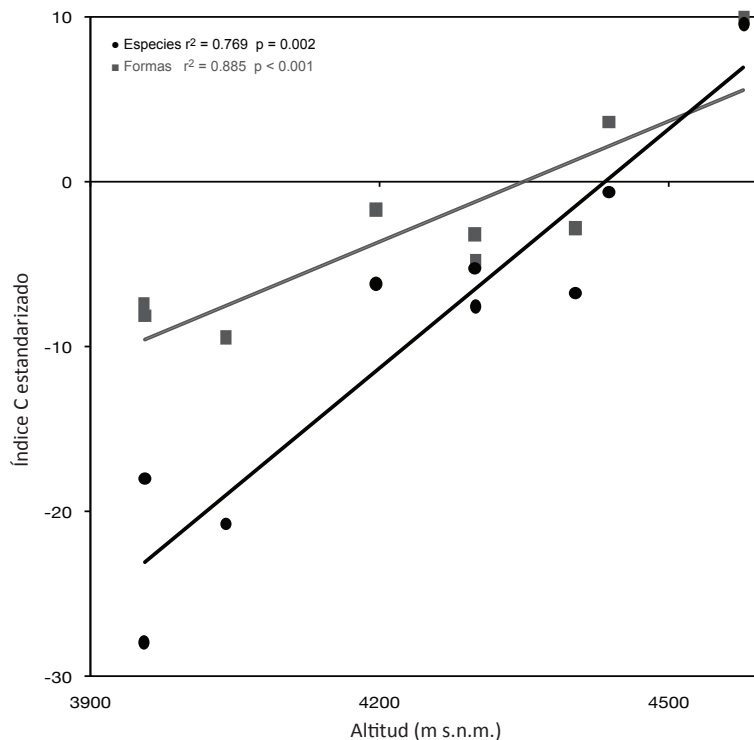


Figura 4.3. Regresión lineal de los índices C estandarizados (medida de ajedrezamiento) tanto para especies como para grupos morfológicos encontrados en los nueve sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal estudiado.

Patrones de anidamiento

Al igual que en el resultado anterior, la mayoría de los sitios analizados mostraron diferencias significativas respecto a las comunidades generadas al azar. Sólo cuatro sitios no mostraron diferencias significativas de lo esperado al azar (4439 y 4579 para especies y 4198 y 4579 para formas).

Ya que, si el índice *BR* es mayor, significa menor anidamiento, en los análisis con especies todas las comunidades tuvieron mayor anidamiento del esperado aleatoriamente. Resultados similares se obtuvieron en los análisis con formas a excepción de lo observado en el sitio a 4439 m de altitud (el de mayor altitud entre los significativos) que presentó un anidamiento más bajo que el generado aleatoriamente.

La anidación de las especies se redujo con la altitud ($r^2 = 0.815$ y $p = 0.0009$), lo que para las formas estuvo cerca de ser significativo ($r^2 = 0.429$ y $p = 0.0556$; Figura 4.4).

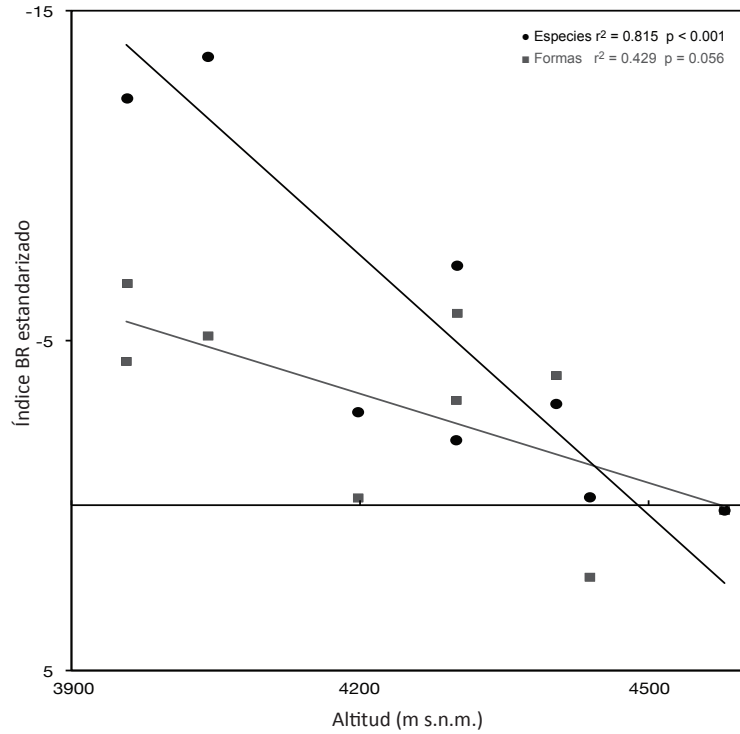


Figura 4.4. Regresión lineal de los índices BR estandarizados (medida de anidamiento) tanto para especies como para grupos morfológicos encontrados en los nueve sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal estudiado. Ya que valores más altos indican menor anidamiento la escala y está al revés para representar la disminución de anidamiento a mayor altitud.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El estrés como determinante de la comunidad.

En este trabajo se observó que la riqueza de especies está fuertemente correlacionada con la altitud de manera negativa (Figura 4.2). Numerosos estudios han encontrado este patrón de riqueza en las montañas (p. ej., Choler *et al.*, 2001; Körner, 2003; Cavieres *et al.*, 2002; Grytnes y Vetaas, 2002). Así, Körner (2007) sostiene que por arriba del límite arbóreo la reducción de especies ocurre a una tasa de 40 angiospermas por cada 100 m de altitud. Esto puede deberse a dos posibles razones estrechamente ligadas a los ecosistemas de montaña: a) Entre menos área de establecimiento menor número de especies. En general, el área disponible en las montañas para colonizar disminuye conforme aumenta la altitud (Körner, 2007). b) El recrudescimiento de las condiciones ambientales con la altitud: la presión atmosférica y la presión parcial de todos los gases decrecen; la temperatura atmosférica se reduce; y radiación bajo cielo despejado, especialmente la fracción de radiación UV-B (radiación ultravioleta biológicamente activa aumentan (Körner, 2007). Todas estas condiciones constituyen lo que Keddy y Weiher (1999) y Lortie *et al.* (2004) llaman el filtro de las condiciones locales. Las plantas para establecerse necesitan sortear este filtro, y como el número de especies que puede soportar estas condiciones es relativamente pequeño, un número menor de especies podrán establecerse conforme aumenta la altitud.

En la comunidad muestreada a mayor altitud (4579 m de altitud) se encontró sólo cuatro morfoespecies distribuidas en 191 parches. Sólo en dos parches coincidieron dos morfoespecies, mientras que en 187 se encontró una única especie de musgo que parece ser la única capaz de soportar las condiciones de estrés extremo (como son las más bajas temperaturas, bajas concentraciones de CO₂ o mayor cantidad de radiación UV; Körner, 2007). Esto apoya el modelo propuesto por Menge y Sutherland (1987) y modificado por Bruno *et al.* (2003) y Michalet *et al.* (2006), que señala que en situaciones extremas de estrés las interacciones pierden importancia en el establecimiento y supervivencia de los organismos siendo determinantes solamente su tolerancia fisiológica.

De la misma forma, el análisis de modelos nulos fortalece la idea de que las interacciones bióticas pierden relevancia al incrementarse las limitaciones ambientales, ya que en los dos sitios más altos la estructura de la comunidad no difirió de lo esperado por el azar con excepción de índice C a los 4579 m s.n.m. Sin embargo, este dato no es confiable. La extrema pobreza específica del sitio más alto y los poquísimos parches con dos especies impide que esa comunidad sea estudiada con análisis basados en asociaciones espaciales como son los modelos nulos (efecto de dilución; Biehl y Matthews, 1984).

El papel de las interacciones

Además del estrés, las interacciones parecen jugar un papel en las partes bajas e intermedias del gradiente altitudinal. Los análisis con modelos nulos sugieren que la estructura de los parches en dicho intervalo altitudinal depende de factores distintos del azar. Varias especies parecen encontrar condiciones favorables por mediación de interacciones bióticas. El elevado número de asociaciones espaciales positivas hallado a lo largo del gradiente de estrés apoya ampliamente algunos argumentos recientes que sostienen que las interacciones positivas son de gran importancia en ambientes estresantes (Bertness y Callaway, 1994; Bruno *et al.*, 2003).

Los datos generados en este trabajo muestran que la frecuencia de las asociaciones positivas no varía a lo largo del gradiente altitudinal. Esto no apoya a la hipótesis de gradiente de estrés, en la cual se propone que las interacciones positivas ganan importancia al aumentar el estrés y las negativas lo pierden (p. ej., Callaway *et al.*, 2002; Brooker *et al.*, 2006). Una posible explicación de esto tal vez requiera considerar que la gran mayoría de los estudios donde se ha encontrado un claro apoyo a la hipótesis del gradiente de estrés están basados en experimentos de exclusión de vecinos (p.ej., Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002). En estudios basados en modelos nulos (p.ej., Dulliner *et al.*, 2007; Maestre *et al.*, 2009), como en este, se ha encontrado una tendencia débil y difusa. Puede ser que el resultado de este trabajo esté influenciado por la aproximación metodológica. Es necesario que futuros estudios esclarezcan cuál de ambos métodos nos permite encontrar resultados confiables.

Se examinaron dos patrones en la estructura comunitaria: ajedrezamiento y anidamiento. Se ha discutido ampliamente el significado de ambos. La interpretación de los índices por sí mismos no señala cómo es que se estructuran las comunidades, pero permite proponer algunas hipótesis (Silvertown y Wilson, 1994). De acuerdo con la interpretación clásica, una comunidad con alto ajedrezamiento estaría moldeada por las interacciones negativas. O bien que si, como en este caso, el número de excusiones es menor de las esperadas al azar podría señalar que hay menos interacciones negativas de la esperada al azar. Por otro lado, las comunidades con altos índices de anidamiento representan comunidades con un grado mayor de asociaciones positivas. Considerando estas interpretaciones, lo que se observó en esta investigación sugiere que las asociaciones negativas, tanto entre especies como entre grupos morfológicos, son menos importantes en la parte más baja de la montaña y aumentan conforme aumenta la altitud (Figura 4.3), mientras que las asociaciones positivas disminuirían en importancia (Figura 4.4). Esto parece contradecir los estudios que apoyan la teoría del gradiente de estrés.

Sin embargo, la constancia en la frecuencia de asociaciones positivas a lo largo del gradiente altitudinal sugiere que la interpretación clásica del ajedrezamiento y anidamiento no es aplicable en este caso. Reconsiderar el significado biológico de ambos índices es una forma en la que se pueden reconciliar ambos resultados. Así, se puede pensar que —además de mostrar asociaciones de competencia— el índice de ajedrezamiento involucra asociaciones positivas. Por ejemplo, imaginemos una especie que entre mayor sea el estrés depende más fuertemente de su asociación con otra más tolerante. Esto provocaría que en regiones de mayor estrés, las comunidades estuvieran conformadas por relaciones muy estrechas de asociaciones de especies. Si diferentes grupos de especies asociadas se excluyeran mutuamente (Figura 5.1a). Este patrón generaría altos valores del índice *C*. Por otro lado, también es posible encontrar asociaciones negativas en estructuras comunitarias que muestran anidamiento (Figura 5.1b). Ambos ejemplos muestran cómo es posible que los patrones anidados o ajedrezados resulten de asociaciones positivas y negativas actuando simultáneamente sin cambiar necesariamente su frecuencia relativa.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
B	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
C	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
D	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
E	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
F	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
G	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
H	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
B	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
C	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
D	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
E	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
F	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
G	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
H	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Figura 5.1. Dos matrices hipotéticas que muestran cómo el ajedrezamiento y el anidamiento pueden implicar tanto asociaciones negativas como positivas. La matriz a) está claramente ajedrezada ($p < 0.0001$) muestra fuertes asociaciones entre grupos de especies. La matriz b) está significativamente anidada y ajedrezada ($p = 0.0005$ y $p = 0.0466$ respectivamente).

Si bien los resultados anteriores implican que las interacciones se estructuran de forma diferente dependiendo de la altitud, el análisis no apoya la hipótesis del gradiente de estrés. Sin embargo podría existir la posibilidad de que el intervalo de altitud elegida en este trabajo no permita observar dicho patrón. Podría ser que no se observaron las interacciones negativas que podrían presentarse a menor altitud, y que sólo se pudo observar el intervalo en el que las interacciones van menguando hacia el extremo de máximo estrés del gradiente (Bruno *et al.*, 2003).

Morfología, asociaciones espaciales y atenuación del estrés

Los análisis de asociaciones espaciales entre grupos morfológicos mostraron que los grupos morfológicos que se encontraron asociados negativamente fueron plantas con la misma forma o formas similares (Cuadro 4.4). Considerando que las especies con necesidades comunes tenderán a no coexistir (MacArthur y Levins, 1967; Stubbs y Wilson, 2004), parece que las plantas con la misma forma compiten por los mismos recursos “evitándose” entre sí (Cody, 1986; Hutchinson, 1959), lo que es conocido como similitud limitante. En un texto clásico, Cody (1986) blande una gran cantidad de argumentos apoyando lo que él llama la segregación de las formas de vida de las plantas en diferentes nichos estructurales, y argumenta que esto permite una segregación espacial inter-específica que favorece la diversidad en las comunidades. El caso más característico es el de dos organismos con la misma forma que presentarán limitantes para vivir juntas, como probablemente suceda en este trabajo. El resultado es muy interesante ya que este resultado también nos habla de otro aspecto del efecto de la forma de las plantas en las interacciones.

Por otro lado, los pastos amacollados se encuentran asociados positivamente de manera significativa a cuatro de los siete grupos morfológicos restantes (Cuadro 4.4). Estos cuatro son dos tipos de roseta, los arbustos y las plantas tapizantes. Esto nos hace pensar que la forma de pasto amacollado altera las condiciones bióticas o abióticas que provocan una atenuación del estrés de sus plantas vecinas (*sensu* Bruno *et al.*, 2003) favoreciendo a otras especies de menor talla a su alrededor. De hecho, es posible apoyar esta idea con el

trabajo de Kleier y Lambrinos (2005); ellos encontraron que *Festuca orthophylla* tiene una asociación positiva y funge como planta nodriza del árbol *Polylepis tarapacana* (Rosaceae) y del cactus *Tephrocactus ignescens* (Cactaceae). Incluso se puede especular que la otra asociación significativamente positiva restante, la relación entre arbustos y rosetas erectas (Cuadro 4.4), es consecuencia de la estrecha relación que ambas tienen con los pastos amacollados.

Los atributos morfológicos de los pastos amacollados parecen jugar un papel importante en las interacciones con los vecinos. Sus hojas crean un dosel que cubre a sus vecinas y que puede estar aislándolas de las condiciones del medio como son la radiación ultravioleta o las bajas temperaturas ya que conservan hojas muertas que sirven como aislante térmico (Hedberg y Hedberg, 1979; Smith, 1979; Körner, 2003). Sus pequeñas raíces entramadas parecen preservar la humedad del suelo (obs. pers.). Los macollos crecen formas anillos, esto es que al crecer, la parte central del macollo muere dejando una zonas libres de pasto. En éstas, otras plantas pueden desarrollarse, quizá porque se encuentran protegidas del paso del viento o porque se acumula suelo.

Lo anterior sugiere que los pastos amacollados son ingenieros ecosistémicos, esto es especies que controlan la disponibilidad de recursos, causando cambios en los factores bióticos o abióticos y moldeando la estructura de las comunidades (Jones *et al.*, 1994, 1997; Ceballos *et al.* 1999; Wright y Jones, 2002; Badano y Cavieres, 2006; Badano *et al.*, 2006). En América del sur, las plantas alpinas en forma de cojín han sido consideradas ingenieros ecosistémicos (p. ej., Cavieres *et al.*, 2002; Cavieres *et al.* 2005; Molina-Montenegro *et al.*, 2006; Badano y Cavieres, 2006). Los pastos amacollados muy probablemente favorecen el establecimiento de otras especies haciéndolos los ingenieros ecosistémicos del páramo del volcán Iztaccíhuatl.

Reglas de ensamblaje en el páramo mexicano

Keddy y Weiher (1999) proponen que una regla de ensamblaje, más allá de ser sólo un patrón, debe ser explícita y cuantitativa. Así, considerando los resultados de este trabajo podemos enunciar las siguientes reglas de ensamblaje para el volcán Iztaccíhuatl a partir de los 3900 m sobre el nivel del mar:

Riqueza. La densidad de especies por metro cuadrado se reduce en 0.19 por cada 100 metros de altitud.

Asociaciones. Independientemente de la altitud, en promedio, el 17.8 % de las especies están asociadas positivamente; mientras que el 4.6 % de las especies lo están negativamente.

Asociaciones espaciales entre grupos morfológicos. La probabilidad (π) de que un par de especies se encuentre asociado positivamente depende de su forma. Los pares que se encuentran asociados con mayor frecuencia de la esperada al azar es el de una especie con forma de pasto amacollado y una con forma tapizante ($\pi = 0.48$), con un arbusto ($\pi = 0.52$), una rosea erecta ($\pi = 0.55$) y con una roseta hemisférica ($\pi = 0.31$). Así también, un par de especies con forma arbusto y una roseta erecta tienen una probabilidad de 0.39.

Por otro lado, los pares que se encuentran asociados con menor frecuencia de la esperada al azar son el de una especie con forma de roseta hemisférica con otra de forma de rosetas postradas ($\pi = 0.11$) y con una de su misma forma ($\pi = 0.09$). Igualmente la probabilidad de encontrar asociadas un par de especies con forma de hierba erecta es de 0.09.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Ajedrezamiento. Cada 100 m de altitud, el valor estandarizado de ajedrezamiento de las especies aumenta en 4.82 mientras que el de los grupos morfológicos aumenta en 2.45.

Anidamiento. Cada 100 m el valor estandarizado de anidamiento de las especies disminuye en 2.62.

Dependiendo de los mecanismos involucrados, las reglas de ensamblaje de las comunidades de plantas se pueden clasificar en dos tipos (Wilson, 1999): (1) Las reglas mediadas por el medio físico. En ellas, los patrones son originados por las características físicas del sitio, tales como el tamaño del parche, la disponibilidad de recursos y el aislamiento del hábitat sin importar las interacciones biológicas. Esto es, el medio físico pueden dar lugar a patrones característicos de especies sin que tengan nada que ver las asociaciones bióticas (Gotelli, 2000). Este tipo de reglas parece ser el más relevante en las zonas más elevadas del volcán Iztaccíhuatl. (2) Las reglas mediadas por las interacciones entre especies. Estos patrones, “cuando podemos encontrarlos, son una evidencia fascinante de que la competencia, alelopatía, facilitación, mutualismo y todas las otras interacciones bióticas que conocemos en teoría, en realidad afectan las comunidades en el mundo real.” (Wilson, 1999). Estas reglas parecen dominar en las zonas bajas de la montaña. En éstas, las asociaciones positivas son determinantes. Este puede ser el caso de aquellas especies capaces de alterar su entorno como son los pastos amacollados.

La morfología puede ser indicativa de los factores que determinan la presencia de las especies en una comunidad (Ricklefs y Miles, 1994) ya que puede ser la mediadora de cualquier de estos dos tipos de reglas. En torno a la forma de las plantas, tanto los factores físicos como los factores bióticos trabajan de manera enmarañada entretejiendo reglas de ensamblaje en las comunidades alpinas.



6. LITERATURA CITADA

- Badano E.I. y L.A. Cavieres. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography*. **33**:304-313.
- Badano E.I., C.G. Jones, L.A. Cavieres y J.P. Wright. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos*. **115**:369-385.
- Bell A.D. 1991. *Plant Form: An illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Bertness M.D. y R.M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. **9**:191-193.
- Biehl C.C. y W.J. Matthews. 1984. Small fish community structure in Ozark streams: improvements in the statistical analysis of presence-absence data. *American Midland Naturalist*. **11**:371-382.
- Brooker R.W. y T.V. Callaghan. 1998. The balance between positive and negative plant interaction and its relationship to environment gradient: a model. *Oikos*. **81**:196-207.
- Brooker R.W., Scott D., Palmer S.C.F. y Swaine 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., Z. Kikvidze, F.I. Pugnaire, R.M. Callaway, Ph. Choler, Ch. J. Lortie y R. Michalet. 2005. The importance of importance. *Oikos*. **109**:63-70.
- Bruno J.F., J.J. Stachowicz y M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. **18**:119-125.
- Bruno J.F. y Bertness M.D. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. En: Bertness M.D., Gaines S.D. y Hay M.E. Eds. *Marine community ecology*, pp.201-218, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Brualdi R.A., y J.G. Sanderson 1999. Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia*. **119**:256-264.
- Callaway R.M. y L. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. **78**:1958-1965.
- Callaway R.M., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F.I. Pugnaire, B. Newingham, E.T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze y B.J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**:844-848.
- Cavieres L.A., M. Arroyo, A. Peñaloza, M. Molina-Montenegro y C. Torres. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*. **13**:547-554.
- Cavieres L.A., C.L. Quiroz, M.A. Molina-Montenegro, A.A. Muñoz y A. Pauchard. 2005. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **7**:217-226.
- Cavieres L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez-González y M.A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*. **169**:59-69.
- Ceballos G., J. Pacheco y R. List. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*. **42**:161-172.
- Choler P., R. Michalet y R.M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*. **82**:3295-3308.
- Cody M.L. 1986. Structural niches in plant communities. En: J. Diamond. y T.J. Case. Eds. *Community Ecology*. Harper & Row, New York.

6. LITERATURA CITADA

- Connor E.F. y D. Simberloff. 1979. The Assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology*. **60**:1132-1140.
- Crawley M.J. 2007. *The R Book*. Wiley-Blackwell. England.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities. En: M.L. Cody y J.M. Diamond. Eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- Dullinger S., I. Kleinbauer, H. Pauli, M. Gottfried, R. Brooker, L. Nagy, J.P. Theurillat, J.I. Holten, O. Abdaladze, J.L. Benito Alonso, J.L. Borel, G. Coldea, D. Ghosn, R. Kanka, A. Merzouki, C. Klettner, P. Moiseev, U. Molau, K. Reiter, G. Rossi, A. Stanisci, M. Tomaselli, P. Unterlugauer, P. Vittoz y G. Grabherr. 2007. Weak and variable relationships between environmental severity and small-scale co-occurrence in alpine plant communities. *Journal of Ecology*. **95**:1284-1295.
- Freckleton R.P. y A.R. Watkinson. 2001. Predicting competition coefficients for plant mixtures: reciprocity, transitivity and correlations with life history traits. *Ecology Letters* **4**:348-357.
- Gilpin M.E., y J.M. Diamond. 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*. **52**:75-8.
- Gotelli N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. **81**:2606-2621.
- Gotelli N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology & Biogeography*. **10**:337-343
- Gotelli N.J. y G.L. Entsminger. 2001. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gotelli N.J. y G.R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- 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.
- Grytnes J.A. y Vetaas O.R. 2002. Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist*. **159**:294-304.
- Hart D.D. 1992. Community organization in streams: the importance of species interactions, physical factors, and chance. *Oecologia*. **91**:220-228.
- Halloy S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* **1**:291-304.
- Hedberg I. y Hedberg O. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*. **33**:297-307.
- Holmgren M., M. Scheffer y M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. **78**:1966-1975.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **22**:415-427.
- Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. **93**:145-159.
- IMTA [Instituto Mexicano de Tecnología del Agua]. s/f. *ERIC III: Extracto rápido de información climática*. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. México, D.F.
- Jones C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. **69**:373-386.
- Jones C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*. **78**:1946-1957.
- Kaplan D. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany*. **88**:1711-1741.
- Keddy P. 1992. Assembly and Response Rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*. **3**:157-164.
- Keddy P. y E. Weiher. 1999. The scope and goals of research on assembly rules. En: E. Weiher y P. Keddy. Eds. *Ecological assembly rules*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kleier C. y J.G. Lambrinos. 2005. The Importance of Nurse Associations for Three Tropical Alpine Life Forms. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **37**:331-336.
- Körner Ch. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- Körner Ch. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*. **22**:569-574.

- Leuschner C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology*. **81**:1425-1436.
- Lortie C.J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*. **107**:433-438.
- Lozano-García S. y L. Vázquez-Selem. 2005. A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene* **15**:329-338
- Luteyn J. 1999. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. The New York Botanical Garden Press. New York.
- MacArthur R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*. **101**:377-385.
- Maestre F.T., I. Martínez, C. Escolar y A. Escudero. 2009. On the relationship between abiotic stress and co-occurrence patterns: an assessment at the community level using soil lichen communities and multiple stress gradients. *Oikos* **118**:1015-1022.
- McGill B.J., B.J. Enquist, E. Weiher y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. **21**:178-185.
- Menge B.A. 2000. Testing the relative importance of positive and negative direct effects on community structure. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:46-47.
- Menge B.A. y J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist* **110**:351-369.
- Menge B.A. y J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to gradients of environmental stress and recruitment. *American Naturalist* **130**:730-757.
- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire F.I., Valiente-Banuet A. y Callaway, R.M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*. **9**:767-773.
- Molina-Montenegro M.A., E.I. Bedano y L.A. Cavieres. 2006. Cushion Plants as Microclimatic Shelters for Two Ladybird Beetles Species in Alpine Zone of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **38**:224-227.
- Monasterio M. y F. Vuilleumier, 1986. High Tropical Mountain Biota of the World. En: F. Vuilleumier. y M. Monasterio. Eds. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Morin P. 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology*. **80**:752-760.
- Patterson B.D. y W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*. **28**:65-82.
- Ramsay P.M. y E.R.B. Oxley. 1997. The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology* **131**:173-192.
- Rangel-Ch. J. O. 2001. Elementos para una biogeografía de los ambientes de alta montaña de América Latina. con especial referencia al norte de los Andes. En: J. Llorente y J.J. Morrone. Eds. *Introducción a la biogeografía desde latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Ricklefs R.E. y D.B. Miles. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: An ecological perspective. En: P.C. Wainwright, y S.M. Reilly. Eds. *Ecomorphology: An Integrated Approach*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Roughgarden J. y J. Diamond, 1986 Overview: The role of species interactions in Community Ecology. En: J. Diamond y J.T. Case. Eds. *Community Ecology*. Harper and Row Publishers. New York.
- Rundel P.W., F.C. Meinzer, y A.P. Smith 1986. Tropical alpine ecology: progress and priorities. En: P.W. Rundel A.P. Smith., y F.C. Meinzer. Eds. *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silvertown J. y J.B. Wilson. 1994. Community structure in desert perennial community. *Ecology* **75**: 409-417.
- Smith A.P. 1979. Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), and Andean Caulescent Rosette Species. *Biotropica*. **11**:43-47.

6. LITERATURA CITADA

- Smith A. 1994 Introduction to tropical alpine vegetation. En: P.W. Rundel, A.P. Smith., y F.C. Meinzer. Eds. *Tropical alpine environments: Plant form and function*. Cambridge University Pres, Cambridge.
- Stone L. y A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*. **85**:74-79.
- Stone L. y A. Roberts. 1992. Competitive exclusion, or species aggregation? An aid in deciding. *Oecologia* **91**:419-424.
- Stubbs W.J., y J.B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*. **92**:557-567.
- Ulrich W. 2006. *Nestedness a FORTRAN program for calculating ecological matrix temperatures*. <http://www.uni.torun.pl/~ulrichw>
- Ulrich W. y N.J. Gotelli. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*. **88**:1824-1831.
- Wainwright P. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly. Eds. *Ecomorphology: An Integrated Approach*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Wilson J.B. 1988. Community structure in the flora of islands in Lake Manapouri, *New Zealand*. *Journal of Ecology*. **76**:1030-1042.
- Wilson J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. En: E. Weiher y P. Keddy. Eds. *Ecological assembly rules*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright S.J. y C.C. Biehl. 1982. Island biogeographic distributions: Testing for random, regular and aggregated patterns of species occurrence. *The American Naturalist*. **119**:345-357.
- Wright J.P. y C.G. Jones. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*. **132**:96-101.