



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecíficas
sobre el establecimiento en un pastizal semiárido**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Verónica Noemí Zepeda Martínez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias UNAM

**COMITÉ TUTOR: Dra. María Teresa Valverde Valdés, Facultad de Ciencias UNAM
Dr. Carlos Montaña Carubelli, INECOL**

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2013



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
ECOLOGÍA

**Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecíficas
sobre el establecimiento en un pastizal semiárido**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Verónica Noemí Zepeda Martínez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. María Teresa Valverde Valdés, Facultad de Ciencias UNAM
Dr. Carlos Montaña Carubelli, INECOL

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2013



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

OFICIO FCIE/DEP/252/13

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de marzo de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del (la) alumno (a) **ZEPEDA MARTÍNEZ VERÓNICA NOEMÍ** con número de cuenta 303223494 con la tesis titulada "**Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecíficas sobre el establecimiento en un pastizal semiárido**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

- Presidente: DR. CARLOS MONTAÑA CARUBELLI
- Vocal: DR. ZENÓN CANO SANTANA
- Secretario: DR. OSCAR LUIS BRIONES VILLARREAL
- Suplente: DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
- Suplente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de mayo de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante mis estudios de maestría. Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DGAPA UNAM) por el financiamiento para la realización de este proyecto (PAPIIT IN225511 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado).

Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de la tesis.

A la Dr. María Teresa Valverde Valdés y al Dr. Carlos Montaña Carubelli por la revisión y las valiosas observaciones hechas al trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A Carlos Martorell por llevarme a trabajar al micro mundo de las herbáceas, por el apoyo y sobre todo por la paciencia y dedicación para mejorar mis ideas y ayudarme a ponerlas en orden.

Al Comisariado de Bienes Comunales de Concepción Buenavista, Oaxaca, y a toda su comunidad por todas las facilidades concedidas para permitirnos trabajar en el sitio de estudio.

A mis sinodales: Dra. María Teresa Valverde Valdés, Dr. Carlos Montaña Carubelli, Dr. Oscar Briones Villareal, Dr. Pedro Luis Valverde Padilla y al Dr. Zenón Cano-Santana, por las sugerencias, comentarios y el tiempo otorgado para mejorar el escrito.

A Bianca Santini por la ayuda con la colecta y separación de semillas para estimar sus pesos. A Gerardo Cervantes que nos ayudó con la separación y conteo de semillas de varias especies.

A todos aquellos que me ayudaron con la separación de semillas, en el montaje, siembra y monitoreo del experimento en campo: Carlos Martorell, Alejo Torres, Alba Navarrete, Marcela Martínez, Luis Villarreal-Boullosa, Elizabeth Montoya, Estefanía Lezama, Benito Vázquez, Melbi Ramos, Erick García y Diego García. Fue muy agradable y divertido trabajar con ustedes en el pastizal.

A los que me ayudaron en el desmontaje del experimento y a tomar los últimos datos: Carlos Martorell, Marcela Martínez, Luis Villareal-Boullosa, Diego García, Alejandra Martínez y Fernanda Herce.

Agradecimientos con mención honorífica: a Nona por hacer TAN agradable nuestra estancia en Concepción, tanto por la riquísima comida como por todo el apoyo, la compañía, las pláticas, las risas, y muchas otras cosas más. A Alejo Torres

y Alba Navarrete por TODA la ayuda brindada en TODAS las cosas en las que nosotros no dábamos una. A Marcela Martínez por todas esas patoaventuras que pasamos juntas y por esas risas que me hacían doler la panza. A Erick García por aguantar el abandono durante mis salidas de campo, pre-tutorales, post-tutorales, pre-titulación y por el apoyo y no apoyo en todo lo que se me ocurre. A mi mamá por aguantar mi estado zombi durante casi toda la maestría, por la ayuda con la separación y conteo de semillas... y por lo que nos falta.

A todos los miembros del laboratorio de Diversidad Vegetal y del laboratorio Ecología de Ambientes Limitantes por los comentarios hechos durante los seminarios, ya que sirvieron para mejorar mi trabajo y para seguir desarrollando mis habilidades académicas.

A Martha, Rubén, Chucho, Víctor, Nayelli, Ale, Fer, Flor, Edgar, Eunice, Beto (Betito) y a todos los que me echaron muchas porras en algún momento del posgrado y/o de la vida.

ÍNDICE

Resumen.....	9
Abstract.....	11
Introducción	
<i>Comunidades e interacciones interespecíficas.....</i>	<i>12</i>
<i>Efectos del tamaño de la semilla sobre el desempeño y las interacciones.....</i>	<i>14</i>
<i>Anulación de las interacciones de signos opuestos.....</i>	<i>17</i>
Hipótesis.....	18
Objetivo general y objetivos particulares.....	18
Métodos	
<i>Sitio de estudio</i>	<i>19</i>
<i>Especies asociadas</i>	<i>19</i>
<i>Especies focales</i>	<i>20</i>
<i>Diseño experimental</i>	<i>21</i>
<i>Análisis de datos</i>	<i>23</i>
Resultados	
<i>Efecto del tamaño de semilla sobre el desempeño.....</i>	<i>31</i>
<i>Efectos de las interacciones sobre las especies con diferente tamaño de semilla...31</i>	
Discusión	
<i>Efecto del tamaño de semilla sobre el desempeño.....</i>	<i>37</i>
<i>Efecto de las interacciones sobre especies con diferente tamaño de semilla.....</i>	<i>39</i>
Conclusiones.....	43
Literatura citada.....	44
Anexo.....	53
Apéndice.....	56

Zepeda, V. 2013. Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecíficas sobre el establecimiento en un pastizal semiárido. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 46 pp.

RESUMEN

Entre los grandes objetivos de la ecología está determinar qué factores afectan la estructura de las comunidades. Diversos estudios han demostrado que las interacciones interespecíficas afectan fuertemente el desempeño de los individuos, por lo que se esperaría que sus efectos se reflejaran a nivel poblacional. Sin embargo, se ha reportado que las interacciones interespecíficas no parecen influir fuertemente sobre los tamaños poblacionales. En este estudio se evaluó si las diferencias interespecíficas en el tamaño de las semillas puede explicar esta aparente paradoja. Mientras que las especies con semillas pequeñas son muy vulnerables durante el establecimiento, las especies con semillas grandes tienen una mayor tolerancia a la competencia y a las condiciones estresantes. Consecuentemente, se esperaría que las especies con tamaños de semilla grandes no experimentaran fuertes efectos competitivos, ni fuertes efectos facilitativos. En contraste, las especies con semillas pequeñas experimentarían con mayor intensidad ambos efectos. Esta correlación positiva entre la magnitud de los efectos de las interacciones de acuerdo con el tamaño de semilla causaría una anulación entre las interacciones de signo opuesto a nivel poblacional. Para determinar si existe dicha correlación, se estimaron experimentalmente 40 coeficientes de interacción *per capita*. Los coeficientes se calcularon a partir de un experimento en campo, en un pastizal semiárido, el cuál constaba de diez especies con diferente tamaño de semilla (especies focales) y cuatro especies asociadas,

cada una de éstas con cinco niveles de densidad. Se midieron tres variables de respuesta: germinación, supervivencia y crecimiento. En ausencia de vecinos, las especies con semillas más grandes tuvieron mayores tasas de germinación, probablemente debido a las diferencias en la cantidad de reservas que contienen las plántulas provenientes de éstas y, por lo tanto, a su tolerancia que al estrés. En general, hubo un efecto facilitativo por parte de las especies asociadas sobre las especies focales durante la germinación, quizás debido a que éstas atenúan las condiciones ambientales extremas del sitio de estudio. En la supervivencia y el crecimiento se encontró que los efectos positivos y negativos de las interacciones se compensan. Para el crecimiento, y probablemente para la supervivencia, se observó que mientras menor era el tamaño de semilla, mayor era la intensidad de las interacciones de ambos signos. En contraste, las especies con semillas grandes interactuaron débilmente con sus vecinos. Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que el tamaño de semilla determina que las plantas experimenten los efectos positivos y negativos de las interacciones interespecíficas con intensidades semejantes, causando que éstos se anulen.

Palabras clave: Facilitación, competencia, tolerancia al estrés, desempeño.

ABSTRACT

One of the big goals of ecology is to determine the factors that affect community structure. In theory, biotic interactions determine the relative abundance of populations and therefore community features. Many studies report that interspecific interactions have strong effects on individual performance. Nevertheless, other studies show that interspecific interactions are weak at the population level. In this study we evaluate whether seed size can explain this paradox. It is known that large seeds are more tolerant to competition and stressful conditions than small seeds. As a result, we expect that large seeded species will experience neither strong competition nor facilitation effects, whereas small seeded species will experience both effects more intensely. This positive relationship between seed size and the intensity of interspecific interactions might explain the balancing of interactions of different sign at the population level. In order to test this relationship we estimated 40 interaction coefficients (IC) between four associated species and ten focal species in a semiarid grassland. IC were calculated from three performance measures: germination, survival and growth. In the absence of associated species, large seeded species had higher germination rates, probably because of the difference in seed reserves and hence in their stress tolerance. In general, we found a facilitative effect on focal species' germination, perhaps because associated species attenuate extreme environmental conditions in the study site. In relation to survival and growth, we found that the interaction effects are balanced. For growth, and probably for survival, the smaller the seed size, the higher the intensity of the interactions of both signs. In contrast, large-seeded species interacted weakly with their neighbours. This implies that the interactions of opposite signs balance each other in a community where there are facilitative and competitive species.

INTRODUCCIÓN

Comunidades e interacciones interespecíficas

Uno de los objetivos centrales de la ecología ha sido determinar qué factores afectan la estructura y composición de las comunidades. Al respecto, existe un extenso cuerpo teórico que enfatiza que las interacciones interespecíficas tienen un fuerte efecto sobre el tamaño de las poblaciones y, en consecuencia, sobre las características de las comunidades (Keddy y Weiher, 1999; Ives *et al.*, 2003).

En las plantas las interacciones competitivas se han reconocido como un factor relevante en la estructuración de las comunidades. Debido a que la mayoría de las plantas utilizan los mismos recursos (agua, luz y nutrientes minerales), se esperaría que la competencia fuera frecuente e intensa, afectando la supervivencia, el crecimiento o la fecundidad de los individuos (Tilman, 1982; Fowler, 1986; Goldberg y Barton, 1992; Keddy y Weiher, 1999).

Por otro lado, se ha demostrado que las interacciones positivas o de facilitación también tienen una fuerte influencia sobre la adecuación y la distribución de los individuos, así como sobre las tasas de crecimiento de las poblaciones (Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003). En las zonas áridas y semiáridas la facilitación promueve el reclutamiento y el establecimiento de nuevos individuos, pues las plantas ya establecidas disminuyen el estrés asociado a las condiciones ambientales adversas (Nobel, 1980; McAuliffe, 1984; Callaway, 1995, Bruno *et al.*, 2003; Flores y Jurado, 2003; Brooker *et al.*, 2008).

En general, nuestro entendimiento sobre el efecto de las interacciones entre plantas sobre la estructura de la comunidad se basa mayoritariamente en estudios en los que sólo se evalúa el efecto de un tipo de interacción. Sin embargo, en la naturaleza, los efectos positivos y negativos de las interacciones no ocurren de

manera aislada, sino simultáneamente en la misma comunidad, población e incluso en el mismo individuo (Callaway y Walker, 1997).

Se ha demostrado, tanto con experimentos de laboratorio como de campo, que las interacciones interespecíficas entre plantas pueden afectar fuertemente el desempeño de los individuos, particularmente durante su establecimiento (Callaway y Walker, 1997; Keddy, 2001; Comita *et al.*, 2010). Sin embargo, a nivel poblacional, se ha encontrado que las interacciones interespecíficas no parecen ser un factor determinante de las abundancias de las especies, ni, por ende, de la estructura de las comunidades. Estos estudios se han realizado en diferentes tipos de comunidades vegetales, como pastizales, dunas y bosques tropicales; y todos reportan que la intensidad de las interacciones interespecíficas resultó muy débil, sobre todo comparada con la intensidad de las interacciones intraespecíficas u otros factores abióticos (Rees *et al.*, 1996; Law *et al.*, 1997; Freckleton *et al.*, 2000; Volkov *et al.*, 2009; Comita *et al.*, 2010; Martorell y Freckleton, enviado).

Martorell y Freckleton (enviado), en un estudio realizado de 2001 a 2008 en un pastizal semiárido en Concepción Buenavista, Oaxaca, México, desarrollaron un modelo con el que intentan explicar qué factores podrían estar contribuyendo a la estructura de la comunidad. Encontraron que la mayoría de las plantas herbáceas de la comunidad experimentan al menos algunas interacciones interespecíficas fuertes durante la etapa de establecimiento. Una vez que se supera esta última, las interacciones entre individuos conespecíficos cobran más relevancia. El efecto local de las interacciones durante el establecimiento de un individuo es positivo si el vecindario está dominado por especies facilitadoras, pero negativo si son competidoras. Al haber heterogeneidad espacial en la composición de la comunidad, los efectos de signo opuesto se compensan a nivel poblacional. En consecuencia, las interacciones interespecíficas juegan un papel modesto en la

estructuración comunitaria: al incorporar al modelo todas las interacciones, éste explica la estructura de la comunidad en un 70 %; sin embargo, al retirar las interacciones interespecíficas, el modelo aún explica 55 % de la estructura de la comunidad.

Entonces, si las interacciones interespecíficas aparentemente tienen un efecto poco apreciable en la estructuración de las comunidades porque los efectos de la facilitación y la competencia se anulan, ¿cuál es el factor que causa tal anulación? Desde luego, basta que el vecindario sea mixto para que los efectos de signo opuesto tiendan a anularse. Sin embargo, la anulación será mayor sólo si los efectos positivos y negativos tienen magnitudes semejantes. En ese trabajo se propone que el tamaño de semilla puede ser uno de los factores que explique esta anulación de los efectos de las interacciones de signo opuesto.

Efectos del tamaño de la semilla sobre el desempeño y las interacciones

Numerosos reportes indican que el tamaño de las semillas tiene un papel demográfico clave en los primeros estadios del ciclo de vida, además de afectar la dinámica y composición de las comunidades (Fenner, 2005). Leishman *et al.* (2000) mencionan que el éxito en la germinación y la supervivencia, así como el tamaño inicial de la plántula, guardan una relación positiva con el tamaño de la semilla. Parece ser que esta ventaja de las semillas grandes es más relevante en ambientes que podrían dificultar el establecimiento, en comparación con sitios más benignos. Esto ha sido comprobado tanto en condiciones naturales (Bakker, 1989; Dalling y Hubbell, 2002; Moles y Westoby, 2004) como en experimentos que simulan condiciones de establecimiento adversas, tales como la sombra (Grime y Jeffrey, 1965; Leishman y Westoby, 1994a), la sequía (Leishman y Westoby, 1994b), el congelamiento (Aizen y Woodcock, 1996), altas concentraciones de

sales (Grieve y Francois, 1992), la defoliación (Armstrong y Westoby, 1993; Harms y Dalling; 1997) y el recubrimiento con mantillo (Gulmon, 1992; Vázquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1992; Seiwa y Kikuzawa, 1996).

En un estudio realizado en un invernadero con 18 especies de plantas pertenecientes a un hábitat semiárido se encontró que las especies con mayor tamaño de semilla son más tolerantes a la sequía, aunque en el campo no se observó ninguna relación entre el desempeño y el tamaño de semilla (Leishman y Westoby, 1994b). También se ha encontrado que en zonas áridas, las plántulas de especies con semillas grandes producen raíces más largas con las que tienen acceso al agua contenida en los horizontes más profundos del suelo, y son capaces de almacenar más agua para afrontar la sequía (Facelli, 2008). En la familia Restionaceae las especies con semillas grandes son más tolerantes a la sequía comparadas con aquellas especies que tenían tamaños de semilla pequeños (Caddick y Linder, 2002).

Se ha argumentado que esta relación positiva entre el tamaño de semilla y el desempeño es consecuencia de los recursos con los que cuentan las plántulas para su establecimiento. Las especies con semillas grandes tienden a movilizar sus reservas metabólicas durante un largo periodo de tiempo hacia las estructuras autotróficas de las plántulas (Kidson y Westoby, 2000). Debido a esto, las plántulas provenientes de semillas grandes presentan tasas relativas de crecimiento (TRC) y fotosintéticas menores con respecto a las plántulas de especies con semillas pequeñas (Chapin III *et al.*, 1993; Westoby *et al.* 1996; Kitajima, 1996). Las bajas TRC también minimizan las tasas de respiración asociadas con la producción de nuevos tejidos (Chapin III *et al.*, 1990; Chapin III *et al.*, 1993). Todo lo anterior se traduce en un ahorro de carbono y nutrientes (Chapin III, 1980; Chapin III *et al.*, 1993). Esto permite contar con reservas que se

pueden emplear para afrontar los periodos de mayor adversidad o destinarse a estructuras o compuestos que permiten afrontar el estrés (Chapin III *et al.*, 1990; Westoby *et al.*, 1992). Adicionalmente, bajas tasas fotosintética y de respiración reducen la pérdida de agua, lo que les confiere a las plántulas mayor resistencia al estrés, principalmente en condiciones de aridez o salinidad (Chapin III *et al.*, 1993).

Adicionalmente, existen varios trabajos que reportan que las semillas grandes presentan una mayor habilidad competitiva. En la mayoría de los estudios en los que se reporta una correlación positiva entre el tamaño de semilla y el éxito de las plántulas en ambientes competitivos (Gross y Werner, 1982; Gross, 1984; Wulff, 1986; McConnaughay y Bazzaz, 1987; Reader, 1993), estos ambientes están constituidos por vecinos ya establecidos (adultos), más que por otras plántulas. Rees (1995) muestra que la masa de la semilla está positivamente relacionada con la habilidad competitiva de la plántula en especies anuales de dunas costeras. En un pastizal de zona templada las especies con semillas grandes tienen un efecto negativo sobre el reclutamiento de especies con semillas pequeñas (Eriksson, 1997). Por otro lado se ha demostrado que las plántulas de especies con semillas grandes tienen un mejor desempeño que las de semilla pequeña cuando se siembran a altas densidades (Turnbull *et al.*, 1999). Sin embargo, algunos estudios no han encontrado una relación entre el tamaño de semilla y la habilidad competitiva en varias especies de hierbas (Fenner, 1978; Reader, 1993).

Se ha reportado que todas las ventajas que tienen las semillas grandes sobre las semillas pequeñas desaparecen una vez que las reservas se agotan (Saverimuttu y Westoby, 1996; Walters y Reich, 1996). Sin embargo, en algunos sistemas sí se ha encontrado una relación positiva entre el tamaño de la semilla y el desempeño posterior a la etapa de plántula, al menos en la supervivencia, desde la etapa de establecimiento hasta la reproductiva (Metz *et al.*, 2010).

Anulación de las interacciones de signos opuestos

En este proyecto se evaluará si el tamaño de la semilla está asociado con la anulación de las interacciones a nivel poblacional. Se ha reportado que las especies intolerantes al estrés o que se encuentran cerca del límite de su intervalo de tolerancia dependen más estrechamente de la atenuación del estrés por parte de sus vecinos (Choler *et al.*, 2001; Liancourt *et al.*, 2005; Villareal-Barajas y Martorell, 2009). Dado que las especies con semilla pequeña pueden ser menos tolerantes al estrés comparadas con las de semilla grande, se espera que necesiten de la atenuación del estrés ambiental por parte de otras plantas, es decir, que experimenten fuertes efectos facilitativos. Por el contrario, se espera que las especies de semilla grande, las cuales tienen un intervalo de tolerancia mayor, requieran en menor grado de vecinos que atenúen el estrés y que por lo tanto no se vean tan afectadas por la facilitación. Asimismo, se espera que las especies con semilla pequeña experimenten con mayor intensidad los efectos de la competencia, mientras que las especies con semillas grandes, debido a que presentan mayor habilidad competitiva, no sufran fuertes efectos negativos por parte de sus vecinos.

Lo anterior establecería una correlación entre las magnitudes de los efectos de las interacciones de signo opuesto de acuerdo con el tamaño de la semilla: en las especies donde los efectos positivos son grandes los negativos serían igualmente importantes, mientras que en otras especies ambos tipos de efectos serían pequeños. Esto causaría que el efecto de las interacciones se anulara y, por tanto, que no se reflejara a nivel poblacional si en la comunidad coexisten tanto especies facilitadoras como competidoras.

HIPÓTESIS

El tamaño de semilla determina que las plantas experimenten, con intensidades semejantes, los efectos positivos y negativos de las interacciones interespecíficas causando que éstos se anulen.

OBJETIVO GENERAL

Determinar cuál es el efecto de dos tipos de interacciones interespecíficas (competencia y facilitación) sobre el desempeño de plantas de diferentes especies para establecer si las interacciones de signo opuesto tienen magnitudes semejantes y si dichas magnitudes dependen del tamaño de la semilla.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Determinar si existen diferencias en la germinación, la supervivencia y el crecimiento entre especies con distintos tamaños de semilla.
- 2) Estimar la magnitud de los efectos positivos y negativos de las interacciones sobre el desempeño de plantas de especies con diferente tamaño de semilla.

MÉTODOS

Sitio de estudio

La investigación se llevó a cabo en el municipio de Concepción Buenavista, el cual se ubica en el noroeste del estado de Oaxaca. El sitio de estudio está a una altitud de 2275 m s.n.m., y presenta una vegetación caracterizada como pastizal de *Bouteloua* (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). El clima es semiárido (BS₁) con una precipitación promedio de 530.3 mm y una temperatura media anual de 14.9 °C. La temporada de lluvias va de mayo a septiembre (Almanza-Celis, 2008). Entre los meses de julio y agosto se presenta un fenómeno que se conoce como canícula, en el cual la precipitación típicamente es menor que en el resto de la temporada de lluvias (Magaña *et al.*, 1999). La canícula varía entre años, ya que puede no presentarse o variar en su intensidad y duración (Santini, 2009). Los suelos de la región, que se clasifican como aridosoles, son suelos maduros con una gran cantidad de sales en la superficie y en general son arenosos (Tan, 2000).

Especies asociadas

Para elegir a las especies asociadas, que son las especies que ejercerán un efecto sobre las especies en las que se midió el efecto de la interacción, se eligió una lista de especies potencialmente facilitadoras o competidoras con base en los resultados de Martorell y Freckleton (enviado), en el que reportan la intensidad y el tipo de interacción que existe entre diferentes especies de hierbas que coexisten en el sitio de estudio. Se trató de encontrar un conjunto de cuatro especies asociadas en la que cada especie focal tuviera al menos una especie competidora y una facilitadora. La elección final de las especies asociadas se determinó con base en la disponibilidad de individuos adultos de esas especies en el campo (tabla 1).

Tabla 1. Lista de especies focales (en las filas) y asociadas (en las columnas) y su interacción interespecífica potencial. C indica competencia y F facilitación, según Martorell y Freckleton (enviado). Los guiones (-) indican los casos en los que no se determinó el signo de la interacción.

Especies asociadas Especies focales	<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandegee) Rydb.	<i>Bouteloua polymorpha</i> (E. Fourn.) Columbus	<i>Bouteloua sp.</i> nov.	<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray)
<i>Aristida adscensionis</i> L.	C	C	C	C
<i>Bouteloua sp.</i> nov.	F	C	-	C
<i>Florestina pedata</i> Cav.	F	C	F	C
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	F	C	C	F
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	F	C	C	F
<i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze	C	C	C	C
<i>Stevia ephemera</i> Grashoff	F	C	C	F
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	C	C	C	F
<i>Thymophylla aurantiaca</i>	-	F	C	C
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	F	C	C	C

Especies focales

En noviembre de 2010 se colectaron semillas de diez de las especies más abundantes en el pastizal (tabla 1). Éstas sirvieron como especies focales por ser los taxa en los que se midió el efecto de las interacciones. Las semillas provenían de al menos 100 individuos diferentes de cada especie. Con el fin de obtener una medida de la cantidad de reservas que contiene la semilla de las especies focales, se retiró cualquier estructura de dispersión (como vilanos, aristas, etc.), así como tejidos que no estuvieran adheridos a la cubierta seminal. El peso promedio de las semillas se obtuvo a partir de 50 frutos de cada especie seleccionados al azar. En las poáceas (*Sporobolus tenuissimus*, *Tripogon spicatus*, *Microchloa kunthii* y *Bouteloua sp.* nov.) se pesaron grupos de 50 cariopsis (que son los frutos) debido a

que una vez emergida la plántula, ésta utiliza las reservas de la semilla y del fruto. Hubo diferencias de un orden de magnitud entre el peso de las semillas más pequeñas y las más grandes (fig. 1). Para evaluar la viabilidad de las semillas se realizaron pruebas de germinación en cámaras de ambiente controlado Biotronette Plant Growth Chamber 844 (LAB LINE Instruments) a 25 °C. Se sembraron 10 semillas de cada especie focal en cajas Petri sobre una placa de agar al 1 % en agua. Todas las especies presentaron porcentajes de germinación de entre 60 y 100 %. Sólo se trabajó con dos familias de plantas (Poaceae y Asteraceae) con el fin de tener un mayor control sobre la pertenencia filogenética de las especies y disminuir el ruido que esto podría aportar a los resultados.

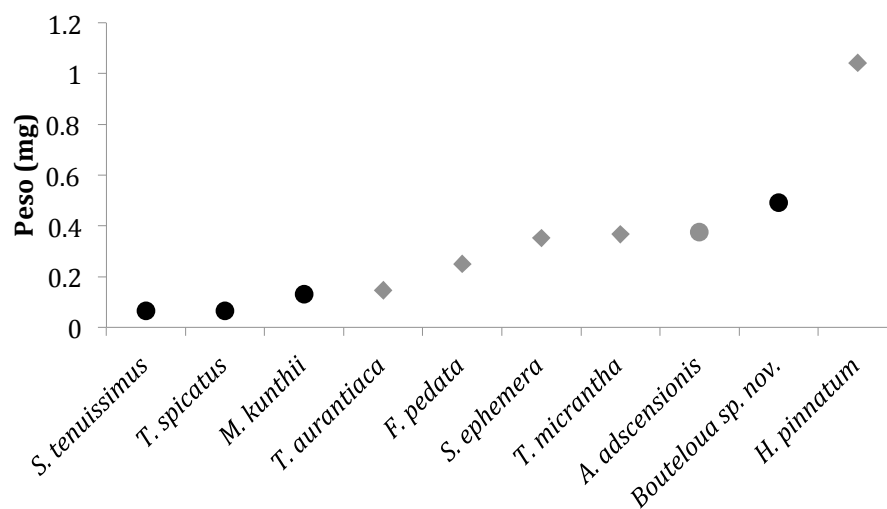


Figura 1. Tamaños de las semillas de las especies focales. Los círculos indican a las especies pertenecientes a la familia de las poáceas y los rombos a las asteráceas. En gris se indican a las especies con ciclo de vida anual y en negro las perennes.

Diseño experimental

Para evaluar el efecto de la facilitación y la competencia sobre especies con distintos tamaños de semilla, se montó un experimento factorial de 4 especies

asociadas × 5 niveles de cobertura × 10 especies focales. Para ello, por cada una de las especies asociadas se eligieron 250 parcelas de 10 × 10 cm que tuvieran al menos el 52% de cobertura (para *B. polymorpha*, *Bouteloua* sp. nov. y *R. tricoeca*, que son especies con forma cespitosa o bien rastreras que cubren densamente la superficie) o al menos 10 plantas adultas (para *T. aurantiaca*, que es una forbia erecta). Dichas coberturas o densidades son las máximas que típicamente se pueden encontrar en campo. Aunque la forma de la planta y las hojas de *T. aurantiaca* dificultan la medición exacta de su cobertura, 10 plantas adultas de esta especie parecen tener una cobertura aproximada de 50 %, lo que es comparable con el intervalo seleccionado para las demás especies. Se asignó aleatoriamente un nivel de cobertura (52%, 36%, 24%, 12% ó 0%) a cada parcela en el caso de las especies cespitosas o rastreras, o un número de individuos (10, 7, 4 , 2 ó 0) para el caso de *T. aurantiaca*. En cada parcela se retiraron individuos o ramets de la especie asociada hasta que la densidad fuese la asignada. También se eliminaron todos los individuos de otras especies. En total se obtuvieron 50 parcelas de cada nivel de densidad para cada una de las especies asociadas, a las cuales se asignaron aleatoriamente las diez especies focales, de tal manera que cada tratamiento contó con cinco réplicas. En cada unidad experimental (parcela de 10 × 10 cm) se sembraron diez aquenios (sin estructuras de dispersión) para el caso de las asteráceas, y para el caso de las poáceas, diez cariopsis (desnudas, sin glumas ni lemas que las envolvieran). En el caso de *Bouteloua* sp. nov. sólo se sembraron ocho cariopsis debido a que contábamos con un número limitado. Los propágulos se distribuyeron de manera uniforme en la parcela con el fin de disminuir la competencia intraespecífica.

El experimento se realizó durante los meses de julio a octubre de 2011. Se registraron datos de germinación (considerada como la emergencia del epicótilo) y

supervivencia de las especies focales cada 15 días. Para evaluar el crecimiento de los individuos, cada 30 días se tomaron medidas de la altura al meristemo apical, diámetro menor y mayor del follaje (para todas las asteráceas); número de culmos y longitud del culmo central (para el caso de *A. adscensionis*); y diámetro menor y mayor del follaje (para el resto de los pastos).

Análisis de datos

El tamaño de los individuos de todas las asteráceas se calculó como el volumen de un cono elíptico, $T = \pi d_1 d_2 h / 12$, donde T es el tamaño del individuo, d_1 es el diámetro mayor del follaje, d_2 es el diámetro menor y h la altura. Para *S. tenuissimus*, *T. spicatus*, *M. kunthii* y *Bouteloua* sp. nov. se calculó la cobertura como una medida del tamaño del individuo con la fórmula $T = \pi [(d_1 \times d_2) / 4]$. En el caso de *Aristida adscensionis*, el tamaño del individuo se estimó como $T = \#$ de culmos \times longitud del culmo central.

Para estimar los efectos de las interacciones se calcularon los coeficientes de interacción (CI), los cuales indican el cambio en el desempeño de las especies focales debido a la interacción con la especie asociada. Para que los CI sean estrictamente comparables deben estimarse *per capita*, es decir, como el efecto que un individuo (o cantidad de cobertura) de la especie asociada tiene sobre la especie focal (Freckleton y Watkinson, 2001; Goldberg y Scheiner, 2001). Si el valor del CI es negativo, la especie asociada reduce el desempeño de la especie focal. Por el contrario, un CI positivo indica que la especie asociada favorece a la especie focal, es decir, la facilita. Mientras el CI se acerque más al cero menor será la intensidad de la interacción. Los coeficientes de interacción se estimaron a partir de los efectos de las especies asociadas sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento de las especies focales. Ya que el desempeño depende fuertemente del

tamaño del individuo (Stearns, 1992) y a que éste también afecta a las interacciones (Mack y Harper, 1977), se evaluó la pertinencia de incorporar este factor en el análisis. En vista de que se pueden definir diferentes modelos que incluyan el tamaño del individuo, las interacciones ecológicas y las interacciones estadísticas entre estas variables, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) para elegir el modelo que mejor se ajustara a los datos (ver anexo). Los modelos seleccionados se describen a continuación.

Para estimar el efecto de las especies asociadas sobre la germinación de las especies focales, se ajustó un modelo lineal generalizado (GLM) con el programa R (R development core team, 2012), utilizando una función de ligamiento *logit* y un error cuasi-binomial ya que se observó sobredispersión en los datos (Crawley, 2007). Para cada especie focal, el modelo ajustado fue:

$$\eta_{G,j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j \quad (1)$$

donde $\eta_{G,j}$ es el *logit* de la probabilidad de germinación de la especie focal en las parcelas donde coexistía la especie j , $\beta_{0,j}$ es la germinación cuando la especie asociada no está presente, y $\beta_{1,j}$ es el efecto de la densidad de la especie asociada j (d_j) sobre el desempeño de la especie focal. Ya que el desempeño varía en una cantidad constante $\beta_{1,j}$ por cada unidad de densidad de la especie asociada, dicho coeficiente es el coeficiente de interacción *per capita*. El parámetro $\beta_{0,j}$ es diferente para cada especie asociada ya que refleja el efecto del suelo en el que ésta crece. Debe recordarse que las semillas se sembraron en parcelas donde las diferentes especies asociadas crecían naturalmente, por lo que podrían estar confundidos los efectos de la especie asociada con los efectos del suelo en los que se encontraba cada una de ellas. Al incorporar diferentes $\beta_{0,j}$ en el análisis, el efecto del suelo está controlado estadísticamente, y las parcelas en las cuales se retiraron todos los individuos de la especie asociada funcionan como el control para cada una de ellas.

Para evaluar la supervivencia y el crecimiento se ajustó un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM) con el programa R usando el paquete lme4 (Douglas *et al.*, 2012). Se empleó un error binomial y una función de ligamiento *logit* para la supervivencia, y un error normal con función de ligamiento identidad para el crecimiento (McCullagh y Nelder, 1989). Para cada especie focal el modelo para representar a la supervivencia fue:

$$\eta_{s,j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + \beta_{2,j}\ln T_t + \varepsilon_p + \varepsilon_t \quad (2)$$

y para el crecimiento:

$$\ln T_{t+1,j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + \beta_{2,j}\ln T_t + \varepsilon_p + \varepsilon_t, \quad (3)$$

donde $\eta_{s,j}$ es el *logit* de la probabilidad de supervivencia de la especie focal asociada a la especie j ; $T_{t,j}$ es el tamaño en el tiempo t de un individuo de cierta especie focal asociada a la especie j (los tiempos corresponden a cada quincena para la supervivencia y cada mes para el crecimiento); $\beta_{0,j}$ y $\beta_{1,j}$ tienen el mismo significado que en la ecuación (1); y $\beta_{2,j}$ es el efecto del tamaño en el tiempo t sobre la supervivencia o sobre el tamaño en el tiempo $t + 1$. Los residuos ε_p y ε_t son efectos aleatorios asociados a las unidades experimentales (parcelas) y la fecha de monitoreo (tiempo).

Para determinar si la germinación, la supervivencia y la tasa relativa de crecimiento (TRC) dependen del tamaño de la semilla, se realizaron correlaciones de Spearman. Para eliminar el efecto de las interacciones de estos análisis se utilizaron las ecuaciones (1–3) con una densidad de la especie asociada $d_j = 0$. Bajo estas condiciones, la ecuación (1) se reduce a β_0 , y la ecuación (2) a $\beta_{0,j} + \beta_{2,j}\ln T$. Ya que la supervivencia dependen de T , la correlación de Spearman se calculó para dos tamaños: el inicial (el observado inmediatamente tras la germinación; Tabla 2)

y el final (el observado al final del experimento; Tabla 2). Finalmente, para estimar la TRC se substituyó la ecuación (3) en la siguiente ecuación:

$$TRC = \frac{\ln T_2 - \ln T_1}{\Delta t},$$

donde Δt es el intervalo de tiempo que transcurre entre una medición y la otra. Puesto que el intervalo que pasó de una fecha de muestreo a otra fue siempre de un mes, $\Delta t = 1$. En consecuencia,

$$TRC = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + \beta_{2,j} \ln T_1 - \ln T_1$$

Factorizando,

$$TRC = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + (\beta_{2,j} - 1) \ln T_1 \quad (4)$$

Debido a que nos interesaba determinar la TRC en ausencia de especies asociadas, la correlación de Spearman entre crecimiento y tamaño de la semilla fue calculada usando la TRC con $d_j = 0$, es decir,

$$TRC = \beta_{0,j} + (\beta_{2,j} - 1) \ln T.$$

Como en el caso de supervivencia, se calcularon las correlaciones usando los tamaños inicial y final. Como puede concluirse de la ecuación (4), los coeficientes de interacción *per capita* ($\beta_{1,j}$) indican la magnitud del cambio en la TRC inducido por la especie asociada, por lo que son comparables entre especies.

Tabla 2. Promedios del tamaño de las especies focales (filas) en las distintas especies asociadas (columnas) observado inmediatamente tras la germinación (T_i) y el observado al final del experimento (T_f). *indica a las especies a las que su tamaño se estimó en cm^2 , ** cm^3 y *** el producto del número de culmos \times longitud el culmo basal.

Especie focal	<i>Bouteloua</i> sp. nov		<i>B. polymorpha</i>		<i>T. aurantiaca</i>		<i>R. tricoeca</i>	
	T_i	T_f	T_i	T_f	T_i	T_f	T_i	T_f
<i>A. adscensionis</i> ***	4.97	13.20	6.46	23.81	3.69	9.42	7.10	14.37
<i>Bouteloua</i> sp. nov*	11.36	43.10	11.58	33.45	8.87	29.35	17.14	44.17
<i>F. pedata</i> **	44.63	567.38	66.70	687.16	23.57	176.44	152.01	1294.98
<i>H. pinnatum</i> **	313.88	1314.23	398.93	2608.95	269.46	874.22	798.29	3993.49
<i>M. kuntii</i> *	2.15	4.88	2.63	8.23	3.47	3.26	4.33	6.38
<i>S. ephemera</i> **	110.67	1169.59	174.59	5318.93	92.97	718.26	442.80	7843.99
<i>S. tenuissimus</i> *	2.33	3.67	2.22	10.13	6.53	10.89	2.16	5.72
<i>T. aurantiaca</i> **	61.28	638.37	128.34	2416.98	102.88	563.76	80.51	1163.02
<i>T. micrantha</i> **	262.09	2175.97	422.36	15810.04	229.87	1594.18	569.48	8322.79
<i>T. spicatus</i> *	1.36	1.39	0.91	1.86	0.20	1.26	2.43	3.01

Para determinar si existe una relación entre las magnitudes de los coeficientes de interacción (CI) y el tamaño de semilla de las especies focales se probaron cuatro modelos. Cada modelo representaba un hipótesis diferente (fig. 2):

- McDc (media constante, desviación constante), donde hay anulación de las interacciones (la media de los CI es constante e igual a cero) independientemente del tamaño de semilla, y la desviación estándar de los CI es constante.
- McDv (media constante, desviación variable), donde hay anulación de las interacciones (la media de los CI es constante e igual a cero), y esa anulación está asociada con el tamaño de semilla. De acuerdo con la hipótesis propuesta en este trabajo, se esperaría que la magnitud de las interacciones variara con el tamaño de la semilla: si la intensidad de los efectos positivos y negativos de las interacciones aumenta conforme

disminuye el tamaño de semilla, se esperaría mucha mayor variación en los CI en las especies con semilla pequeña. En consecuencia, la desviación estándar de los CI debiera ser mayor en las especies con semilla pequeña que en las que tienen semilla grande. Por ello, en este modelo se permitió que la desviación estándar cambiase linealmente ($\sigma = \alpha_0 + \alpha_1 S$) con el tamaño de la semilla (S).

- MvDc (media variable, desviación constante), donde no hay anulación de las interacciones (la media de los CI es variable y diferente de cero), y la desviación estándar de los CI es constante.
- MvDv (media variable, desviación variable), donde no hay anulación de las interacciones (la media de los CI es variable y diferente de cero), y el tamaño de semilla afecta a la desviación estándar de los CI de la misma manera que en el modelo McDv.

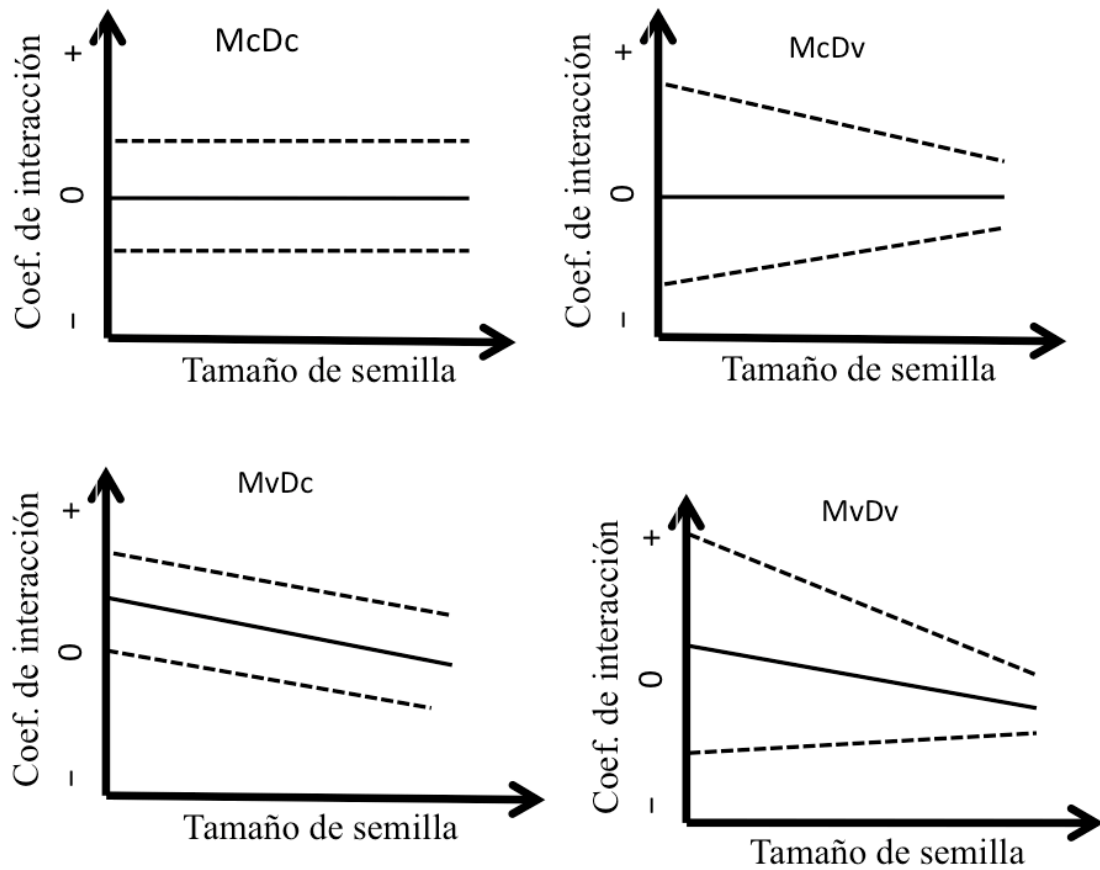


Figura 2. Modelos empleados para determinar el efecto del tamaño de la semilla sobre la magnitud de las interacciones. La línea continua indica el promedio de los coeficientes de interacción y las líneas punteadas el intervalo comprendido por dos desviaciones estándar en torno a la media. McDc=media constante y desviación estándar constante; McDv=media constante y desviación estándar variable, este modelo refleja la hipótesis general del presente trabajo; MvDc=media variable y desviación estándar constante; MvDv= media variable y desviación estándar variable.

Para cada modelo se calculó por máxima verosimilitud el valor de cada parámetro (media y desviación estándar, así como sus tasas de cambio respecto al tamaño de la semilla) y el valor del AIC con el programa R (R development core team, 2012) usando el paquete bbmle (Bolker y R development core team, 2012).

Con el fin de obtener un modelo único, a partir de los CI obtenidos para cada variable de respuesta, se calculó el peso relativo de cada modelo con la siguiente fórmula:

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r/2)}$$

donde ω_i es el peso relativo del modelo i , Δ_i es la diferencia entre el AIC del modelo i y el modelo con el menor AIC, y R es el número de modelos. A partir de los ω_i se calculó un modelo promedio, el cual toma en cuenta los las cuatro hipótesis contrastadas ponderándolas con el apoyo relativo que cada una de ellas tiene en los datos (Burnham y Anderson, 2002). Los parámetros para los modelos promedios fueron calculados de la siguiente manera:

$$\bar{\hat{\theta}} = \sum_{i=1}^M \omega_i \hat{\theta}_i$$

donde $\hat{\theta}_i$ es el parámetro estimado $\hat{\theta}$ del modelo i . Este procedimiento se siguió para cada una de las variables de respuesta por separado. Mediante este procedimiento se garantiza que el modelo promedio se asemeje más a los modelos que más apoyo tienen en los datos, a la vez que se considera la incertidumbre que hay en torno a cuál de los cuatro modelos es el correcto.

RESULTADOS

Efecto del tamaño de semilla sobre el desempeño

Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de semilla y la probabilidad de germinación ($\rho=0.34$, $P=0.03$; fig. 3a). No se encontró ninguna tendencia en cuanto a la probabilidad de supervivencia con respecto al tamaño de semilla, ni en plántulas ($\rho=-0.20$, $P=0.22$; fig. 3b) ni en adultos ($\rho=0.043$, $P=0.79$; fig. 3c). Tampoco se encontró ninguna relación entre el tamaño de semilla y la tasa relativa de crecimiento (TRC) durante la etapa de plántula ($\rho=0.12$, $P=0.48$; fig. 3d) ni en la etapa adulta ($\rho =0.14$, $P=0.42$; fig. 3e).

Efecto de las interacciones sobre especies con diferente tamaño de semilla

Para la germinación, los modelos que mejor se ajustaron a los datos fueron aquéllos en los que se tuvo una media variable, sin importar si la desviación estándar era constante o no (Tabla 3). Se encontró que el promedio de los coeficientes de interacción *per capita* fue positivo, lo que indica que en general hay un efecto facilitativo por parte de las plantas vecinas. La desviación estándar disminuyó levemente, sugiriendo que la magnitud de los efectos de las interacciones se reduce conforme aumenta el tamaño de semilla, pero esta tendencia fue apenas perceptible (fig. 4).

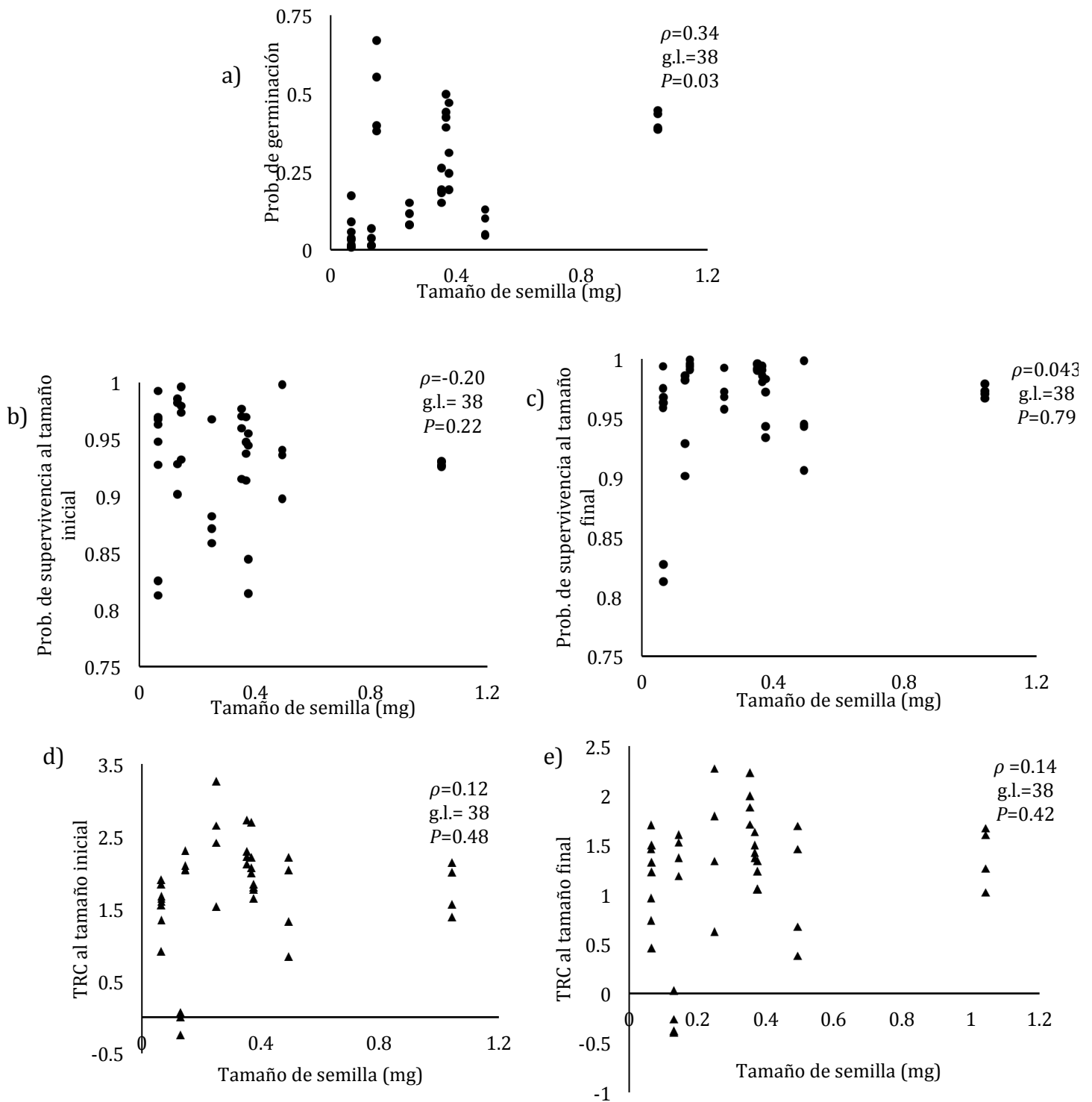


Figura 3. Probabilidad de germinación (a), supervivencia (b y c) y tasa relativa de crecimiento (TRC; d y e) de las especies focales con respecto a su tamaño de semilla. Cada viñeta indica el desempeño de una especie focal cuando creció en el suelo de alguna de las cuatro especies asociadas y en ausencia de vecinos.

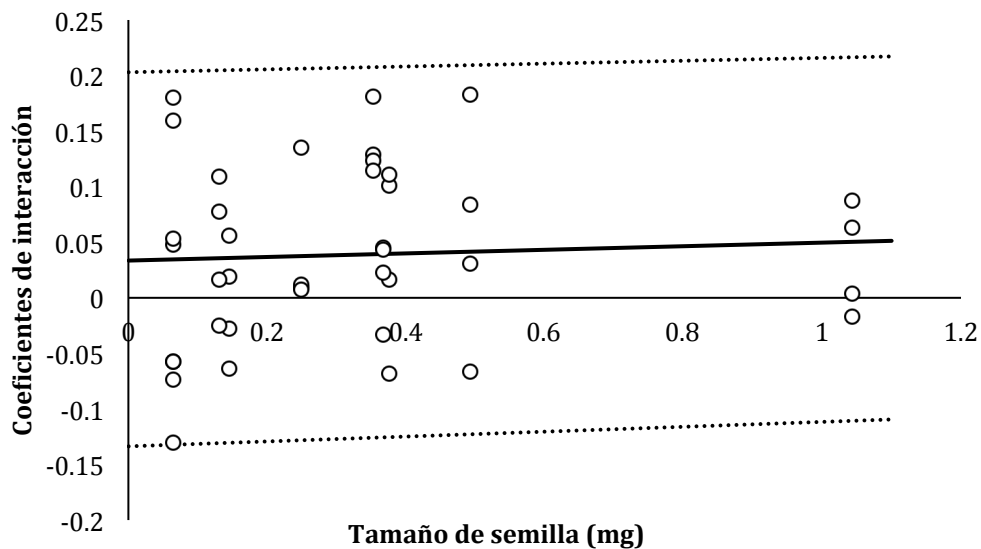


Figura 4. Efectos *per capita* de las especies asociadas sobre la germinación con respecto al tamaño de semilla. La línea continua indica el promedio de los coeficientes de interacción y las líneas punteadas corresponden al intervalo comprendido entre dos desviaciones estándar alrededor de la media.

Para la supervivencia, los modelos que mejor se ajustaron a los datos fueron aquéllos en los que se tenía una media constante, independientemente de si la desviación estándar era constante o no (tabla 3). Se encontró que el promedio de los coeficientes de interacción *per capita* era muy cercano a cero, indicando que hay compensación entre las interacciones de signo opuesto. Esta compensación no está asociada al tamaño de la semilla (fig. 5) puesto que la desviación estándar fue casi constante, es decir, no se encontró un patrón entre el tamaño de semilla y la intensidad con la que las plántulas provenientes de éstas experimentan los efectos de las interacciones. Sin embargo, debido a que uno de los coeficientes de interacción estaba demasiado alejado del resto del grupo de los datos y

posiblemente era un dato extremo (*outlier*; efecto de *Thymophyla aurantiaca* sobre la supervivencia de *Bouteloua* sp. nov), se repitió el análisis sin tomarlo en cuenta con el fin de verificar que su peso no fuera determinante para la regresión. Una vez repetido el análisis, se encontró que el promedio de los coeficientes de interacción *per capita* siguió siendo igual a cero, pero la desviación estándar fue variable: conforme aumentó el tamaño de semilla disminuyó la magnitud de las interacciones (fig. 5, tabla 3).

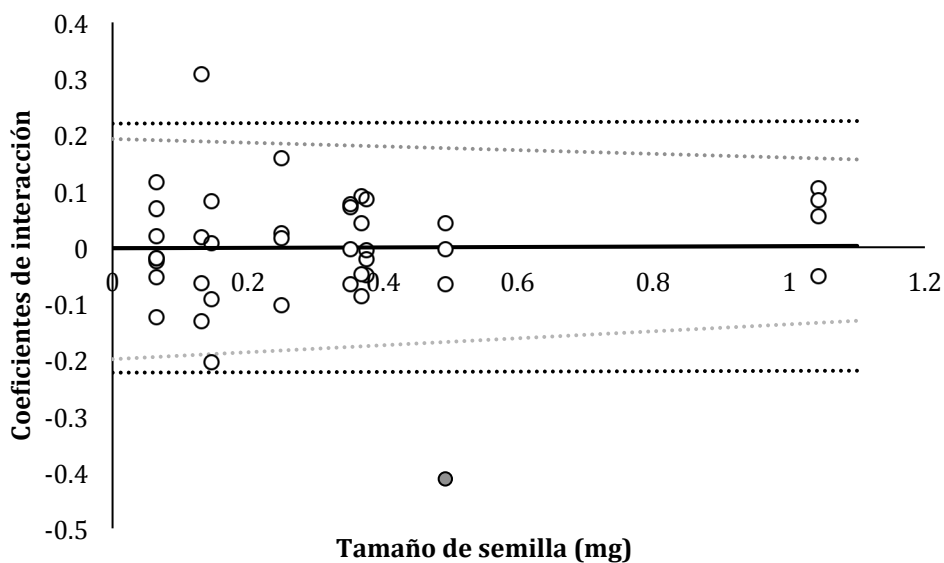


Figura 5. Efectos *per capita* de las especies asociadas con respecto al tamaño de semilla de las especies focales obtenidos del análisis de GLMM para la supervivencia. La línea continua indica el promedio de los coeficientes de interacción y las líneas punteadas corresponden al intervalo comprendido entre dos desviaciones estándar alrededor de la media con todos los datos (negro), y sin el *outlier* (gris). La viñeta en gris indica el *outlier*.

Para el caso del crecimiento, no se pudo identificar qué modelo se ajustaba mejor a los datos debido a que no se encontraron diferencias de más de dos

unidades entre ningún par de modelos (tabla 3). Sin embargo, en el modelo promedio se encontró que el promedio de los coeficientes de interacción *per capita* era casi igual a cero, con una desviación estándar variable. Esto indica que existe compensación de los efectos de las interacciones, así como una disminución en la intensidad de las interacciones conforme aumenta el tamaño de semillas (fig. 6).

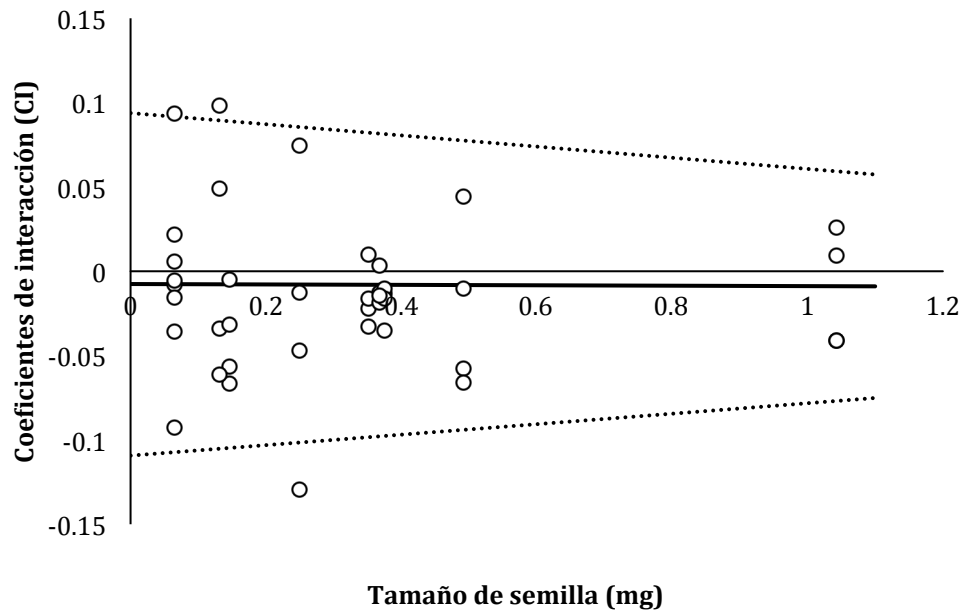


Figura 6. Efectos *per capita* de las especies asociadas con respecto al tamaño de semilla de las especies focales obtenidos del análisis de GLMM para el crecimiento. La línea continua indica el promedio de los coeficientes de interacción y las líneas punteadas corresponden al intervalo comprendido entre dos desviaciones estándar alrededor de la media.

Cabe resaltar que todos los análisis se repitieron eliminando a la especie focal que presentaba el tamaño de semilla más grande (*Heterosperma pinnatum*), con el fin de evaluar si los datos para esta especie determinaban estadísticamente los resultados. Éste pudiera ser el caso, ya que estos datos están muy alejados del resto, y por lo tanto podrían tener una gran influencia en la tendencia general del

análisis (*leverag e*, Quinn y Keough, 2002). A partir de esto, se constat o que los datos de *H. pinnatum* no afectaron de manera importante los resultados, sino que incluso la tendencia a la reducci n de la desviaci n est andar en las semillas m s grandes se hizo m s evidente (ver Anexo para AIC, Δ AIC y ω_i).

Tabla 3. Resultados de AIC, Δ AIC y el peso de cada modelo (ω_i) de los coeficientes de interacci n *per capita* vs. el tama o de semilla de las especies focales. El modelo con el valor m s bajo de AIC (valores en negritas) es el que mejor se ajust o a los datos; Δ AIC indica la diferencia entre el AIC de un modelo dado y el modelo que mejor se ajust o a los datos; ω_i indica el apoyo relativo de cada modelo a los datos. Los valores entre par ntesis indican los resultados obtenidos del an lisis de supervivencia sin tomar en cuenta el *outlier*.

	Modelo	AIC	Δ AIC	ω_i
Germinaci�n	MvDc	-85.20	0	0.50
	MvDv	-85.00	0.21	0.45
	McDc	-79.38	5.82	0.03
	McDv	-77.94	7.27	0.01
Supervivencia	McDc	-60.38(-74.28)	0(0)	0.63(0.40)
	McDv	-58.38(-73.88)	1.99(0.40)	0.23(0.33)
	MvDc	-56.63(-71.38)	3.74(2.9)	0.10(0.09)
	MvDv	-54.64(-72.64)	5.74(1.64)	0.04(0.18)
Crecimiento	MvDv	-130.25	0	0.35
	McDv	-129.48	0.76	0.24
	McDc	-129.24	1.00	0.21
	MvDc	-129.24	1.01	0.21

DISCUSIÓN

En este estudio se encontró que el desempeño de las especies focales se vio afectado por las especies acompañantes. Como se esperaba, los efectos de las interacciones se anularon por completo en términos de la supervivencia y el crecimiento, aunque en general hubo un efecto facilitativo durante la germinación. El crecimiento de las especies con semillas chicas se vio afectado por las especies asociadas, mientras que en las especies con semillas grandes los efectos de las interacciones fueron menores; un patrón semejante parece observarse en la supervivencia. Todo esto sugiere que la anulación de las interacción está asociada con el tamaño de la semilla, ya que éste determina que las magnitudes de los efectos de las interacciones de signo opuesto se correlacionen.

Efecto del tamaño de semilla sobre el desempeño

Se encontró que en ausencia de especies acompañantes, las especies con tamaños de semilla más grandes tienen mayor probabilidad de germinación. Este patrón se ha encontrado en un gran número de estudios, y ha sido explicado a partir de las diferencias en la cantidad de reservas que contienen las semillas de distintos tamaños (Garwood, 1996; Westoby *et al.*, 1996; Kitajima, 1996; Wright y Westoby, 1999). Debido a que las especies con semillas grandes contienen una mayor cantidad de reservas, éstas pueden establecerse en una mayor variedad de condiciones con respecto a las especies de semillas pequeñas. Estas últimas necesitan de micrositios específicos en donde pueda llevarse a cabo la germinación (Facelli, 2008; Leishman *et al.*, 2000). Esto podría explicar por qué las respuestas germinativas de varias especies de semilla pequeña difirieron según los suelos de las diferentes especies asociadas, mientras que en las de semilla grande la

germinación presentó menos variación (fig. 2). Adicionalmente, se ha reportado que existe una relación negativa entre el tamaño de semilla y el tiempo de permanencia en el banco de semillas del suelo (Rees, 1996; Eriksson y Eriksson, 1997). En consecuencia, las especies con semillas más pequeñas tienen la capacidad de permanecer en el banco en espera de que se presenten las condiciones necesarias para germinar. Si las condiciones durante el periodo de estudio no fueron las adecuadas, podríamos esperar que muchas semillas hubieran pasado directamente al banco en el suelo en vez de germinar, lo cual podría explicar los bajos porcentajes de germinación observados en las especies de semilla pequeña.

Se ha propuesto que las plántulas provenientes de semillas grandes tienen un mejor desempeño bajo condiciones adversas como resultado de su menor TRC (Seiwa y Kikuzawa, 1991; Wrigth y Westoby, 1999). Sin embargo, esto no está del todo claro, ya que existe tanto evidencia en contra (Moles y Westoby, 2004) como a favor (Metz *et al.*, 2010). Además, varios autores señalan que las ventajas que presentan las especies con semillas grandes parecen hacerse evidentes sólo ante condiciones que podrían comprometer su establecimiento, como por ejemplo, en presencia de especies competidoras (Gross y Werner, 1982; Gross, 1984; Chapin III *et al.*, 1993). Esto podría explicar por qué no se obtuvieron diferencias significativas en la supervivencia y la TRC de las especies focales de acuerdo con el tamaño de su semilla: si los suelos en los que crecen las especies asociadas no difieren demasiado, y las condiciones ambientales no representan un factor de estrés para las plantas, no se esperaría encontrar diferencias en su desempeño.

Efecto de las interacciones sobre especies con diferente tamaño de semilla

En ambientes limitantes, tales como las zonas áridas y semiáridas, las plántulas generalmente están asociadas a individuos ya establecidos, los cuales atenúan el estrés ambiental en su vecindario, fenómeno conocido como nodricismo (Nobel, 1980; Franco y Nobel, 1988, 1989; Flores y Jurado, 2003). Esto puede explicar por qué en este estudio se encontró que los efectos de las interacciones tienden a ser facilitativos durante la etapa de germinación. En otros pastizales se ha reportado que las forbias erectas pueden funcionar como plantas nodriza, produciendo sombra que reduce las temperaturas extremas e incrementando la disponibilidad de agua (Silvertown *et al.*, 1993; Fayolle *et al.*, 2009). Así mismo, se ha visto que los pastos cespitosos retienen cantidades considerables de agua entre su follaje, misma que las semillas de otras especies pueden aprovechar para germinar (White *et al.*, 1997). En trabajos previos realizados en el pastizal de Concepción Buenavista se ha encontrado que la disponibilidad de agua en el suelo se reduce al remover la cobertura vegetal (Almanza-Celis y Martorell, 2008; Villareal-Barajas y Martorell, 2009). Puesto que el agua es un factor limitante, se esperaría una mayor tasa de germinación en sitios con plantas establecidas, tal como se ha encontrado en otro estudio con especies herbáceas (Fayolle *et al.*, 2009).

Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de que hay una relación entre el tamaño de la semilla y la magnitud de los efectos de las interacciones. Los efectos positivo y negativos de las interacciones se anularon cuando se les evaluó en términos de la supervivencia y el crecimiento. Debido a la presencia de un *outlier* en la supervivencia (efecto de *Thymophylla aurantiaca* sobre la supervivencia de *Bouteloua* sp. nov), no fue posible determinar con claridad si esta anulación se asocia con el tamaño de la semilla. Sin embargo, tal como se esperaba, la mayoría de los datos sugieren que las especies con semillas pequeñas presentan

mayor variación en la intensidad de las interacciones que las especies de semilla grande. Este mismo patrón se observa claramente en cuanto a los efectos de las interacciones sobre el crecimiento. La reducción observada en la intensidad de la competencia en especies con semillas grandes concuerda con varios estudios realizados en distintos tipos de ecosistemas (Gross, 1984; Rees, 1995; Westoby *et al.*, 1996; Eriksson, 1997; Turnbull *et al.*, 1999; Leishman, 2001; Zanne *et al.*, 2005; pero véase Leishman, 1999; Fayolle *et al.*, 2009). Sin embargo, este es el primer estudio que explora el efecto de la facilitación y su relación con el tamaño de la semilla.

Los efectos de las interacciones sobre el crecimiento de las plantas tienen repercusiones sobre otros procesos del ciclo de vida. Se ha reportado que el tamaño puede afectar la supervivencia y la fecundidad de las plantas y por ende su adecuación (Crawley, 2007). En todas las especies focales incluidas en este estudio se encontró una fuerte relación positiva entre el tamaño de la planta y su supervivencia. Puesto que el tamaño de un individuo depende de su tasa de crecimiento, las interacciones que afectan a la TRC deben reflejarse en la supervivencia. Sin embargo, la reducción en la magnitud del efecto de las interacciones en la supervivencia conforme aumenta el tamaño de la semilla no fue resultado de que este mismo patrón se haya observado en el crecimiento (figs. 5 y 6), ya que el efecto del tamaño del individuo se controló estadísticamente y ambos análisis brindan información independiente.

En este estudio se encontró evidencia de que mientras menor es el tamaño de la semilla, mayor es la intensidad de la facilitación. Sin embargo, algunas de las interacciones positivas fueron débiles aún en especies de semilla pequeña. Esto sugiere que algunas especies (como es el caso de *Microchloa kunthii* y *Thymophylla aurantiaca*) son capaces de tolerar el estrés ya que no requieren de facilitación

(Leishman *et al.*, 2000; Choler *et al.*, 2001; Liancourt *et al.*, 2005; Villareal-Barajas y Martorell, 2009). Es intrigante que dichas especies hayan sido también tolerantes a la competencia.

Se ha reportado que las plántulas son más susceptibles a la facilitación en comparación con individuos de etapas posteriores (Goldberg *et al.*, 2001). Una vez que el individuo se establece, el efecto de la facilitación puede disminuir y la interacción puede volverse neutra o incluso cambiar de signo (Goldberg *et al.*, 2001; Miriti, 2006; Schiffers y Tielbörger, 2006). Los promedios de los coeficientes de interacción obtenidos para las tres variables de respuesta estudiadas, sugieren que dicho cambio ocurre en el sistema de estudio. El promedio de los coeficientes de interacción cambia de positivo durante la germinación, a casi cero en la supervivencia y el crecimiento. Este cambio puede deberse a que las diferentes interacciones cambian en importancia durante la ontogenia. De manera alternativa, el cambio en la interacción de positivo a neutro podría sugerir que los sitios adecuados para la germinación no necesariamente son los más adecuados para otros procesos del ciclo de vida. Lo anterior podría deberse a que los sitios aptos para que una semilla se establezca depende de las condiciones que presente el sitio al que arriba la semilla, mientras que los sitios aptos para que una plántula sobreviva depende de que las condiciones benignas del sitios se mantengan durante más tiempo (Schupp, 1995). Por ejemplo, se ha reportado que las plantas cespitosas pueden favorecer la germinación de otras especies, pero compiten con ellas en etapas subsecuentes del ciclo de vida (Freckleton y Watkinson, 2001).

Los resultados de este trabajo pueden contribuir a resolver la aparente contradicción que existe entre los estudios que indican que los efectos de las interacciones interespecíficas afectan fuertemente a los individuos (Keddy, 2001) y aquéllos que indican que a nivel poblacional sus efectos son casi nulos (Rees *et*

al., 1996; Law *et al.*, 1997; Freckleton *et al.*, 2000; Ives *et al.*, 2003; Volkov *et al.*, 2009; Comita *et al.*, 2010; Martorell y Freckleton, enviado). Un individuo necesariamente interactúa sólo con unas pocas especies en su vecindario, y por tanto puede verse fuertemente afectado por éstas dependiendo de si son facilitadoras o competidoras. En cambio, una población en la naturaleza interactúa con muchas especies, lo que abre la posibilidad de la anulación de los efectos de las interacciones. La relación que se encontró en esta tesis entre las magnitudes de los coeficientes de interacción y el tamaño de la semilla señala que este último es uno de los factores que subyace a la anulación de las interacciones de signo opuesto.

CONCLUSIONES

- 1) Las especies con semillas más grandes tuvieron mayores tasas de germinación, probablemente debido a la mayor cantidad de reservas que contienen y por lo tanto a su mayor tolerancia al estrés.
- 2) En general, se encontró un efecto facilitativo por parte de las especies asociadas durante la germinación, quizás porque éstas atenúan las condiciones ambientales extremas del sitio de estudio.
- 3) Se observó que el tipo e intensidad de las interacciones interespecíficas fue diferente entre los distintos procesos analizados en este estudio (germinación, crecimiento y supervivencia), lo que sugiere que las interacciones cambian a lo largo de la ontogenia del individuo.
- 4) En la supervivencia y el crecimiento se observó que los efectos de las interacciones interespecíficas de signo opuesto se anulan. Para el crecimiento, y probablemente también para la supervivencia, se encontró que esta anulación podría estar asociada con el tamaño de la semilla, ya que se observó éste determina que las plantas experimentan los efectos negativos y positivos de las interacciones con intensidades semejantes.

LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. y Woodcock, H. (1996). Effects of acorn size on seedling survival and growth in *Quercus rubra* following simulated spring freeze. *Canadian Journal of Botany* 74, 308-314.
- Almanza-Celis, C.A.I. y Martorell, C. (2008). Efecto de la profundidad del suelo sobre la estructura de una comunidad de hierbas en una zona semiárida de Oaxaca. *In: VI Simposio Internacional sobre Flora Silvestre en Zonas Áridas*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Universidad de Sonora y Comisión Nacional Forestal, La Paz.
- Armstrong, D. P. y Westoby, M. (1993). Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74, 1092-1100.
- Bakker, J. P. (1989). *Nature Management by Grazing and Cutting*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. y Bertness, D. M. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 119-125.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, Nueva York.
- Ben Bolker y R Development Core Team (2012). *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.5.2. Disponible en: <<http://CRAN.Rproject.org/package=bbmle>>.
- Brooker, R.W. y Callaghan, T.V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.

- Caddick, L.R. y Linder, H.P. (2002). Evolutionary strategies for reproduction and dispersal in African Restionaceae. *Australian Journal of Botany* 50, 339–355.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61, 306–349.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958 – 1965.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S. y Hubbel, S.P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329, 330-332.
- Chapin III, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 223-260.
- Chapin III, F. S. (1990). Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system. *British Society for Plants Growth Regulation* 21, 135-148.
- Chapin III, F. S. (1993). Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. Pp. 287-312 in J. R. Ehleringer y C. B. Field, eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego.
- Choler, P., Michalet, R. y Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295–3308.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. J. Wiley, Chichester.
- Cruz-Cisneros, R. y Rzedowski, J. (1980). Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México* 22, 19-84.
- Dalling, J. W. y Hubbell, S. P. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90, 557-68.
- Douglas, B., Maechler, M. y Bolker, B. (2012). lme4: Linear Mixed-Effects Models using S4

classes. R package version 0.999999-0. Disponible en:
<<http://CRAN.Rproject.org/package=lme4>>.

Eriksson, O. (1997). Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. Pp. 211–226, in H. de Kroon y J. van Groenendael, eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys, Leiden.

Eriksson, A. y Eriksson, O. (1997). Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbances, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany* 17, 469-482.

Facelli, J. M. (2008). Specialized strategies I: seedlings in stressful environments. Pp. 56-78, in Leck M.A., Parker V. y Simpson R.L, eds. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Fayolle, A., Violle, C. y Navas, M. L. (2009). Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia* 159, 817-825.

Fenner, M. (1978). Susceptibility to shade in seedlings of colonising and closed turf species. *New Phytologist* 81, 739-44.

Fenner, M. y Thomson, K. (2005). *The Ecology of Seed*. Cambridge University Press, Nueva York.

Flores, J. y Jurado, E. (2003). Are nurse–protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14, 911–916.

Fowler, N. (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 89-110.

Franco, A. C. y Nobel, P. S. (1988). Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*. 6, 1731-1740.

Franco, A. C. y Nobel, P. S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*. 77, 870-886.

- Freckleton, R., Watkinson, A. R. y Dowling, P. M. (2000). Determinants of the abundance of invasive annual weeds: community structure and non-equilibrium dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267, 1153-1611.
- Freckleton, R. y Watkinson, A. R. (2001). On detecting and measuring competition in spatially structured plant communities. *Ecology Letters* 3, 423-432.
- Garwood, N. C. (1996). Functional morphology of tropical tree seed-lings. Pp. 59-118 in Swaine, M. D. ed. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Parthenon, Nueva York.
- Goldberg, D. E. y Barton, A. M. (1992). Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139, 771-801.
- Goldberg, D. E. y Scheiner, S. M. (2001). ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. Design and analysis of ecological experiments. Pp. 69-93 in Scheine, S. M. y Gurevitch, J., eds. *Design and Analisis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, Oxford.
- Goldberg, D., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L. y Dyer, A. (2001). Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs* 71, 423-446.
- Grieve, C. M. y Francois, L. E. (1992). The importance of initial seed size in wheat plant response to salinity. *Plant and Soil* 147, 197-205.
- Grime, J. P. y Jeffrey, D. W. (1965). Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* 53, 621-642.
- Gross, K. (1984). Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72, 369-387.

- Gross, K. L. y Werner, P.A. (1982). Colonizing abilities of 'biennial' plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. *Ecology* 63, 921-931.
- Gulmon, S. L. (1992). Patterns of seed germination in Californian serpentine grassland species. *Oecologia* 89, 27-31.
- Harms, K. E. y Dalling, J. W. (1997). Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13, 617- 621.
- Keddy, P. A. (2001). *Competition*. 2nd edn. Kluwer, Dordrecht.
- Keddy, P. y Weiher, E. (1999). The scope and goals of research on assembly rules. Pp. 1-20, in Weiher, E. y Keddy, P., eds. *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kidson, R. y Westoby, M. (2000). Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* 125, 11-17.
- Kitajima, K. (1996). Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. Pp. 193-210, in Swaine, M. D., ed. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Parthenon, Nueva York.
- Law, R., Herben, T. y Dieckmann, U. (1997). Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. *Journal of Ecology* 85, 505-517.
- Leishman, M. (1999). How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytologist* 141, 487-496
- Leishman, M. R. y Westoby, M. (1994a). The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8, 205-214.

- Leishman, M. R. y Westoby, M. (1994b). The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-Experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* 82, 249-258.
- Leishman, M. R. (2001). Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93, 294-302.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T. y Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-57, in Fenner, M., ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford.
- Liancourt, P., Callaway, R. y Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86, 1611-1618.
- Mack, R. N. y Harper, J. L. (1977). Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65, 345-363.
- Magaña, V., Amador, J. y Medina, S. (1999). The midsummer drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate* 12, 1577-1588.
- Martorell, C. y Freckleton, R. P. (Enviado). The balance, structure and timing of positive and negative interactions in species-rich ecological communities. *Nature*.
- McAuliffe, J. R. (1984). Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65, 82-85.
- McCullagh, P. y Nelder, J. (1989). *Generalized Linear Models*, Second Edition. Boca Raton: Chapman and Hall.
- McConnaughay, K. D. M. y Bazzaz, F. A. (1987). The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68, 411-416.

- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M. y Tielbo, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology* 98, 697–704.
- Miriti, M. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94, 973–979.
- Moles, A. T. y Westoby, M. (2004). Seedling survival and sees size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92, 372–383.
- Nobel, P. S. (1980). Morphology, surface temperatures and northern limits of a columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61, 1–7.
- Quinn, G. P. y Keough, M. J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reader, R. J. (1993). Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81, 169–175.
- Rees, M. (1995). Community structure in sand dune annuals: is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology* 83, 857–863.
- Rees, M. (1996). Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-Series B: Biological Sciences* 351, 1299–1308.
- Rees, M., Grubb, P.J. y Kelly, D. (1996). Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four species guild of winter annuals. *American Naturalist* 147, 1–32.
- Santini, B. (2009). Efecto del precondicionamiento (priming) y la liberación oportuna de las semillas retenidas sobre el éxito del establecimiento en la especie serótina *Mammillaria hernandezii* (Cactaceae)". Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

- Saverimuttu, T. y Westoby, M. (1996). Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* 84, 681-9.
- Schiffers, K. y Tielbörger, K. (2006). Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology* 94, 336-341.
- Schupp, E. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82, 399-409.
- Seiwa, K. y Kikuzawa, K. (1991). Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany* 69, 532-538.
- Seiwa, K. y Kikuzawa, K. (1996). Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123, 51-6.
- Silvertown, J., M. Franco, Pisanty I. y A. Mendoza. (1993). Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81, 465-466.
- Stearns, S. (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
- 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, Nueva Jersey.
- Turnbull, L. A., Rees, M. y Crawley, M. J. (1999). Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87, 899-912.
- Vázquez-Yañes, S. C. y Orozco-Segovia, A. (1992). Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* 11, 391-400.
- Villareal-Barajas, T. y Martorell, C. (2009). Species-specific disturbance tolerance, competition, and positive interactions along an anthropogenic gradient. *Journal of Vegetation Science*, 20, 1027-1040.

- Volkov I., Banavar J. R., Hubbell, S. P. y Maritan, A. (2009). Inferring species interactions in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 13854-13859.
- Walters, M. B. y Reich, P. B. (1996). Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77, 841-53.
- Westoby, M., Jurado, E. y Leishman, M. (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology & Evolution* 7, 368-372.
- Westoby, M., Leishman, M. R. y Lord, J. M. (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 351, 1309–1318
- Wright, I. J. y Westoby, M. (1999). Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations and shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87, 85-97.
- Wulff, R. D. (1986). Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74, 99–114.
- Zanne, A. E., Chapman, C. A. y Kitajima, K. (2005). Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. *American Journal of Botany* 92: 972–978.

ANEXO

Valores de AIC de los modelos ajustados para el GLMM de supervivencia. Los números en negritas indican a los modelos que presentaron el AIC más bajo. Para esta variable de respuesta se eligió el modelo 3 ya que fue el que presentó los valores de AIC más bajos para la mayoría de las especies focales.

Especie focal	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3
<i>Aristida adscencionis</i>	1022	1014	1012
<i>Thymophyla aurantiaca</i>	481.0	473.9	472.2
<i>Stevia ephemera</i>	604.7	600.2	598.9
<i>Bouteloua</i> sp.	286	281.3	279.9
<i>Sporobolus tenuissimus</i>	199	189.3	188.1
<i>Tripogon spicatus</i>	280.2	277.5	275.5
<i>Florestina pedata</i>	221.8	213.1	213.5
<i>Heterosperma pinnatum</i>	953	949.2	947.1
<i>Tagetes micrantha</i>	968.7	962.8	960.2
<i>Microchloa kunthii</i>	179.3	190.4	188.5

Modelo 1 $\eta_s = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 TA + \beta_5 d_{AA} + \beta_6 d_{AT} + \beta_7 d_{AAAT} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Modelo 2 $\eta_s = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 Td_A + \beta_5 d_{AA} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Modelo 3 $\eta_s = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 d_{AA} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Valores de AIC de los modelos ajustados para el GLMM de $\ln T_{t+1}$ (crecimiento). Los valores en negritas indican los valores de AIC más bajos.

Especie focal	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3
<i>Aristida adscencionis</i>	1413	1397	1394
<i>Thymophyla aurantiaca</i>	1609	1584	1578
<i>Stevia ephemera</i>	2640	2606	2596
<i>Bouteloua</i> sp.	617.9	595.8	587
<i>Sporobolus tenuissimus</i>	464.3	446.4	438.2
<i>Tripogon spicatus</i>	424.5	405.2	399.6
<i>Florestina pedata</i>	585.4	558.6	549.3
<i>Heterosperma pinnatum</i>	2570	2548	2542
<i>Tagetes micrantha</i>	2919	2894	2882
<i>Microchloa kunthii</i>	364.7	393.7	335.7

Modelo 1 $\ln T_{t+1} = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 TA + \beta_5 d_{AA} + \beta_6 d_{AT} + \beta_7 d_{AAAT} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Modelo 2 $\ln T_{t+1} = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 Td_A + \beta_5 d_{AA} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Modelo 3 $\ln T_{t+1} = \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 T + \beta_3 d_A + \beta_4 d_{AA} + \varepsilon_p + \varepsilon_t$

Notación:

η_s , logit de la probabilidad de supervivencia; $\ln T_{t+1}$, ln del tamaño del individuo al tiempo $t+1$; A , especie asociada; T , tamaño al tiempo t ; d_A , densidad de la especie asociada; cada una de las β 's son los efectos asociados a cada una de las variables respectivas; ε_p , efectos aleatorio de las unidades experimentales; ε_t , efecto aleatorio de la fecha de monitoreo.

El modelo 3 también puede expresarse de la siguiente manera para la germinación:

$$\eta_{s_j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + \beta_{2,j}\ln T_t + \varepsilon_p + \varepsilon_t$$

y para el crecimiento:

$$\ln T_{t+1 s_j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j}d_j + \beta_{2,j}\ln T_t + \varepsilon_p + \varepsilon_t$$

donde entonces η_{s_j} es el *logit* de la probabilidad supervivencia de la especie focal asociada a la especie j ; T_t , tamaño del individuo de cierta especie focal en el tiempo t ; $\beta_{0,j}$ supervivencia o $\ln T_{t+1}$ cuando la especie asociada no está presente; $\beta_{1,j}$ es el efecto de la densidad de la especie asociada j (d_j); $\beta_{2,j}$ es el efecto del tamaño sobre la supervivencia o $\ln T_{t+1}$ cuando la especie focal está asociada a la especie j .

Resultados de AIC, Δ AIC y el peso de cada modelo (ω_i) de los coeficientes de interacción *per capita* vs. el tamaño de semilla de las especies focales sin tomar en cuenta los datos de *Heterosperma pinnatum*. El modelo con el valor más bajo de AIC (valores en negritas) es el que mejor se ajustó a los datos; Δ AIC indica la diferencia entre el AIC de un modelo dado y el modelo que mejor se ajustó a los datos; ω_i indica el apoyo relativo de cada modelo a los datos. Los valores entre paréntesis indican los resultados obtenidos del análisis de supervivencia sin tomar en cuenta el *outlier* (efecto de *Thymophylla aurantiaca* sobre la supervivencia de *Bouteloua* sp. nov).

	Modelo	AIC	ΔAIC	ω_i
Germinación	MvDc	-75.16	0	0.68
	MvDv	-73.40	1.76	0.28
	McDc	-68.89	6.27	0.03
	McDv	-66.98	8.18	0.01
Supervivencia	McDc	-52.15 (-65.37)	0(3.03)	0.49(0.16)
	McDv	-51.44(-68.41)	0.71(0)	0.34(0.72)
	MvDc	-49.17(-61.42)	2.98(6.99)	0.11(0.02)
	MvDv	-47.98(-64.43)	4.17(3.97)	0.06(0.10)
Crecimiento	MvDv	-115.07	0	0.37
	McDc	-114.08	0.99	0.22
	MvDc	-113.96	1.11	0.21
	McDv	-113.82	1.25	0.20




APÉNDICE

Descripción de especies focales y asociadas.

Especie	Familia	Descripción
<i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze	Poaceae	Planta herbácea perenne, cespitosa, con culmos erectos de hasta 10 cm de altura. Hojas principalmente basales, acuminadas con margen liso y glabras. Inflorescencias en panículas gráciles y abiertas, con forma piramidal u oblonga con diminutas espiguillas. El fruto es una cariopsis con forma obovoide, lateralmente comprimido. Los reportes indican que crece en áreas abiertas y alteradas.
		
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	Poaceae	Planta herbácea perenne de hasta 12 cm de alto. Hojas basales, glabras o con pelos esparcidos, un poco enrolladas y filiformes con margen liso. Inflorescencias con espiguillas plurifloras y lateralmente comprimidas, de color grisáceo. El fruto es una cariopsis con forma subcilíndrica.
		
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Poaceae	Planta herbácea perenne, amacollada, de entre 8 hasta 30 cm. Hojas basales, glabras, aplanadas o dobladas, con el margen y el nervio central gruesos y blanquecinos. Inflorescencia en forma de espiga solitaria y unilateral, con espiguillas imbricadas. Cariopsis con forma elipsoide.
		

Especie	Familia	Descripción
<p><i>Aristida adscensionis</i> L.</p> 	Poaceae	<p>Planta herbácea, anual (en ocasiones bianual). Culmos delgados, erectos y glabros; con nudos y entrenudos glabros. Hojas planas y glabras. Inflorescencias en forma de panícula, cerradas y erectas. Las espiguillas son pediceladas y con aristas. Parece que tiene efectos alelopáticos sobre las bacterias fijadoras de nitrógeno. Es un indicador de suelos pobres o degradados, aunque se ha reportado que puede servir para el control de la erosión y la recuperación de suelos degradados.</p>
<p><i>Bouteloua</i> sp. nov.</p> 	Poaceae	<p>Planta herbácea perenne y cespitosa. Hojas basales y acuminadas. Inflorescencia de color anaranjado o amarillo pálido. El fruto es una cariópsis.</p>
<p><i>Bouteloua polymorpha</i> (E. Fourn.) Columbus</p> 	Poaceae	<p>Planta herbácea perenne y cespitosa; tallos de 7 cm de altura. Hojas basales, estriadas, agudas, con márgenes escabrosos y pelos escasos. Inflorescencia con 4 a 6 ramas cortas de color lila. Los frutos son cariópsis.</p>

Especie	Familia	Descripción
<p><i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb.</p>	Asteraceae	<p>Planta herbácea anual, de hasta 12 cm de alto. Hojas alternas, angostas, carnosas con numerosas glándulas y glabras. Cabezuela solitaria, formada por pequeñas flores sésiles dispuestas sobre un receptáculo desnudo. Las flores liguladas son femeninas, con lígulas blancas y se ubican en la periferia de la cabezuela; las flores del disco son hermafroditas y de color amarillo. El fruto es un aquenio y presenta vilano con escamas pequeñas.</p>
		
<p><i>Florestina pedata</i> Cav.</p>	Asteraceae	<p>Planta herbácea anual, erecta o raras veces decumbente, de 10 cm de alto. Tallo cilíndrico, verde con abundantes pelos glandulares. Hojas inferiores opuestas y las superiores alternas. Inflorescencia compuesta de pocas cabezuelas pediceladas con 10 o 15 flores por cabezuela, corola blanca a rosada. El fruto es un aquenio en forma de pirámide invertida, con diminutos pelitos y vilano de escamas pequeñas.</p>
		
<p><i>Stevia ephemera</i> Grashoff</p>	Asteraceae	<p>Planta herbácea, anual, erecta con algunos pelos glandulares, de hasta 15 cm de alto. Hojas opuestas con margen aserrado. Inflorescencias con cabezuelas dispuestas en una panícula terminal, cada cabezuela está formada por cinco pequeñas flores sésiles dispuestas sobre un receptáculo desnudo. Todas las flores son bisexuales y la corola es de color blanco o rosa pálido. Cada cabezuela contiene cinco aquenios, los cuales tienen forma de prisma con vilano de escamas medianas.</p>
		

Especie	Familia	Descripción
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Asteraceae	Planta herbácea anual, erecta y glabra de hasta 50 cm, pero generalmente entre 5 y 20 cm. Hojas opuestas y pinnadas con segmentos filiformes. Presenta olor a anís al estrujarse. Cabezuelas con pedúnculos largos, con brácteas y una o dos flores liguladas de color blanco. La corola de las flores del disco es de color amarillo. Los aquenios son largos, negros, estriados y finamente puberulentos, vilanos con escamas en forma de aristas.
		
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	Asteraceae	Planta herbácea, anual; erecta o a veces tendida, de hasta 90 cm de alto pero a veces muy pequeña. Tallo con estrías, de color rojizo o verde, a veces con pelos alineados. Hojas opuestas, simples, pinnadas o bipinnadamente divididas en segmentos lineares con ápice agudo. Cabezuelas solitarias sobre largos pedúnculos, terminales o axilares. Las cabezuelas presentan 3 a 5 brácteas lineares a filiformes en el involucro. Las flores periféricas y del disco presentan lígulas amarillas o anaranjadas. Presenta dos tipos de frutos, los exteriores son obovados y sin vilano, los interiores son lineares y con dos aristas.
		
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray)	Rubiaceae	Planta herbácea perenne, o extendida, hasta de 20 cm de largo. Presenta varios tallos partiendo de la base, ramificados hispídos o glabrescentes. Hojas generalmente lineales, aunque presenta mucha variación en la forma, algo hispídas a glabras, rígidas y uninervadas. La cabezuela presenta entre 3 a 10 flores, con brácteas involucrales. La corola es blanca o parcialmente morada, con forma infundibuliforme. El fruto es un mericarpio y pueden ser glabros o hispídos.
		

Literatura Consultada:

Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J. (2005). Flora Fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro Michoacán.

CONABIO, Malezas de México. Disponible en:

<<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>>