



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTOS DE RETROALIMENTACIÓN SUELO-
PLANTA EN UN PASTIZAL SEMIÁRIDO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

**LUIS FERNANDO VALDÉS VILLARREAL
BOULLOSA**



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
CIUDAD UNIVERSITARIA, D.F. 2014**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Valdés Villarreal
Boullosa
Luis Fernando
5548590783
Universidad Nacional Autónoma de
México

Facultad de Ciencias

Biología
409096493

2. Datos del tutor

Dr.
Carlos
Martorell Delgado
Boullosa

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Irene
Sánchez
Gallén

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María Graciela
García
Guzmán

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Karina
Boege
Paré

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Edgar
González
Liceaga

7. Datos del trabajo escrito.

Efectos de retroalimentación suelo-planta
en un pastizal semiárido
43 p
2014

Índice

Agradecimientos	1
Resumen.....	3
Abstract	3
Introducción	4
Efectos de retroalimentación suelo-planta (ERSP)	5
Especificidad.....	7
Retroalimentación positiva y negativa	7
La evidencia de ERSP	8
Otras teorías relacionadas	9
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos.....	11
Métodos	11
Zona de estudio.....	11
Especies en estudio	11
Diseño experimental	12
Análisis de resultados.....	15
Resultados	17
Experimento en campo	18
Experimento en laboratorio	18
Discusión	23
Evidencia de ERSP	23
Mecanismos causantes de los ERSP	27
Qué son y qué no son los ERSP	28
Implicaciones para la comunidad de plantas	29
Referencias.....	30
Anexo.....	37

Agradecimientos

Agradezco a mi tutor Carlos Martorell por su gran amistad, por su paciencia y por su eterna disponibilidad. Además, le agradezco sus conversaciones inteligentes y polémicas, su dedicación, su racionalidad, su buen humor y sobre todo por compartir su sabiduría de vida.

Agradezco al grupo de trabajo: Verónica Zepeda, Marcela Martínez, Diego García, Alejandra Martínez, Edgar González, por su constante apoyo y motivación a lo largo del proyecto. También les agradezco por todas las discusiones enriquecedoras, por las salidas al campo tan coloridas y por los gustos que compartimos.

Agradezco a los integrantes del laboratorio por sus críticas, sus comentarios, sus bromas, por la comida que siempre hubo en el laboratorio y por enriquecer mi experiencia en la universidad. A Andrés y a Daniel les agradezco especialmente su amistad. Agradezco a Marco Antonio Romero por todo el apoyo técnico y por la ayuda con el equipo de cómputo.

Agradezco al comisariado de Bienes Comunes del municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca, y a la comunidad de la localidad por permitirnos trabajar en tan bello y enigmático lugar.

Agradezco a Simona Santiago (Nona) por las risas, por la cama tendida, por las fibras mágicas que curaban cualquier dolor y malestar, por la cena siempre deliciosa y por compartir con nosotros sus ideas revolucionarias y humanistas.

Agradezco a todos los que me ayudaron en los experimentos: Verónica Zepeda, Marcela Martínez, Elizabeth Montoya, Estefanía Lezama, Xanat Zamora, Eugenio Petit, Diego García, Daniel Manzur, Alejo y Alba.

A mi familia que siempre me apoya incondicionalmente, me escucha y es fuente permanente de consejos útiles. A mis *roomies* que estuvieron todos los días a mi lado, que nos enojamos y nos contentamos, que nos criticamos, nos queremos y nos influenciarnos tanto. A Xanat Zamora, por siempre buscar lo mejor para mí, por tenerme paciencia, escucharme y ayudarme a planear mi futuro; por permanecer a mi lado y siempre retar mi concepción de la vida.

Agradezco a Marcela Martínez López por su amistad de incalculable valor, por las pláticas de vida, por la paciencia, por las cachetadas simbólicas que en algunos momentos necesité, por sus regalos tan

significativos, por compartir conmigo sus ideas, sus amigos, su música y sus sentimientos; por enseñarme a bailar, por ayudarme a superarme y a no encerrarme.

Agradezco a la UNAM y a la Facultad de Ciencias por ayudarme a formar la visión de la vida que tengo ahora, por retar todas mis ideas y proponer otras, por la belleza de su arquitectura y de sus áreas verdes que tantas veces me alegraron el día.

Agradezco a mis sinodales Irene Sánchez, Consuelo Bonfil, Karina Boege y María Graciela García por sus comentarios tan constructivos y por su disposición para revisar este trabajo.

Agradezco también 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), el cual está a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado, además de por proporcionarme una beca.

Efectos de retroalimentación suelo-planta en un pastizal semiárido de Oaxaca, México.

Alumno: Valdés Villarreal Boullosa, Luis Fernando. Tutor: Dr. Carlos Martorell Delgado

Resumen

Las plantas modifican el suelo al crecer en él: cambian el contenido de nutrientes y la microbiota. Los efectos que esta biota tiene a su vez sobre las plantas suelen ser específicos y positivos o negativos. Los efectos de estas modificaciones del suelo sobre las plantas de la misma especie que las provocó son llamados efectos de retroalimentación suelo-planta (ERSP). Medí los ERSP en el desempeño de tres especies de plantas de un pastizal semiárido e intenté identificar los mecanismos subyacentes. En las especies *Bouteloua chondrosioides*, (Poaceae), *Microchloa kunthii* (Poaceae) y *Richardia tricocca* (Rubiaceae) medimos, en condiciones naturales, el crecimiento y la supervivencia de plantas sembradas en suelos precondicionados por cada una de las especies de interés. En el laboratorio, esterilizamos y fertilizamos el suelo para encontrar los mecanismos subyacentes a este efecto (microbiota y agotamiento de nutrientes, respectivamente).

Se encontraron efectos negativos de retroalimentación suelo-planta en las tres especies. Estos efectos se manifestaron únicamente en la supervivencia de las plantas, y variaron en gran medida a lo largo de la ontogenia de las mismas. El experimento en laboratorio no arrojó resultados concluyentes sobre los mecanismos primarios de acción de los ERSP. Sin embargo, los patógenos se postulan como la fuerza primaria de los efectos de retroalimentación en este pastizal.

Abstract

Plants modify soil nutrients and microbiota. This biota and soil nutrient composition affects plants specifically and either in a positive or negative manner. The net effect of the changes in the soil components on the plant species that caused them is called plant-soil feedback effects (ERSP). I measured growth and survival in *Bouteloua chondrosioides* (Poaceae), *Microchloa kunthii* (Poaceae) and *Richardia tricocca* (Rubiaceae), three herb species in a species rich semi-arid grassland. By measuring these fitness components in preconditioned soils by either conspecifics or heterospecifics in field settings, I calculated the feedback effect and assessed the possible causal mechanisms. In order to

assess the mechanisms behind these effects, I measured in laboratory settings the growth and survival differences between control and sterilized or fertilized preconditioned soils (for the microbiota and nutrient depletion, respectively).

All three species suffered from negative feedback in their survival, but not in their growth, especially in the long term. Also, the effects varied greatly in their magnitude and sign as the plants grew. The laboratory experiment wasn't conclusive about the mechanism behind the feedback effects, but nonetheless, the literature and the field evidence point towards the microbiota as the main driver of plant-soil feedback effects in these plant species.

Introducción

La coexistencia de grandes números de especies ha intrigado a los ecólogos durante décadas, ya que este hecho contradice algunos principios teóricos fundamentales de la disciplina (Hutchinson 1961, Chesson 2000, Middleton y Bever 2011). En las comunidades de plantas coexisten grandes números de especies sin que exista una aparente diferenciación en sus requerimientos ecológicos: dos especies de plantas necesitan radiación fotosintéticamente activa en distintas medidas y con distintas proporciones de luz roja y luz azul, pero la competencia por los recursos sigue ocurriendo. El hecho de que exista una gran diversidad de especies a pesar de haber recursos limitados – la “paradoja del plancton” (Hutchinson 1961)– ha intrigado a los investigadores durante décadas. Es difícil plantear más claramente el problema que como lo han hecho Wilson y colaboradores (2012): ¿cómo es posible, si la teoría del nicho tiene algo de razón, que convivan 942 especies en una hectárea de bosque mesófilo, o que coexistan 25 especies de hierbas en un decímetro cuadrado de pastizal? ¿Las especies pueden diferenciarse ecológicamente unas de otras tanto como para que no se excluyan mutuamente a lo largo del tiempo? Todo esto ha provocado la búsqueda empírica de mecanismos que permitan la coexistencia de las especies de plantas.

El principio de Gause (1934) predice que las especies con requerimientos ecológicos similares tenderán a desplazarse una a la otra hasta que la especie con la mayor tasa de crecimiento promedio domine sobre las otras (Hubbell 2005). Esto ocurre únicamente bajo ciertas condiciones: i) sólo un recurso es el limitante, ii) las condiciones ambientales se mantienen constantes, iii) las condiciones ambientales son homogéneas espacialmente y iv) las poblaciones tienen mecanismos de incrementar su tamaño cuando son raras (Gause 1934). Como estos supuestos rara vez se cumplen en la naturaleza, el principio de exclusión de Gause pierde fuerza cuando contemplamos un gran número de variables y dinámicas

realistas (respuestas no lineales, densodependencia negativa, heterogeneidad espacial y temporal; Crawley 2007).

Usando como base el modelo de Lotka-Volterra de la interacción entre dos especies con respecto a la disponibilidad de un recurso, Chesson (1997, 2000) mostró que dos especies pueden coexistir mediante dos tipos de mecanismos: los estabilizadores y los igualadores. Los estabilizadores son aquellos que, mediante efectos densodependientes intraespecíficos negativos (competencia, por ejemplo), no permiten que una especie alcance las densidades necesarias para excluir a la otra. Los igualadores son aquellos que disminuyen la magnitud de la diferencia entre las tasas de crecimiento entre las dos especies, permitiendo la coexistencia por un tiempo finito pero potencialmente muy largo (Chesson 2000, Volkov *et al.* 2005, Comita *et al.* 2010). En su conjunto, la diferenciación de los requerimientos ecológicos entre especies y la magnitud de las fuerzas estabilizadoras determinan si habrá coexistencia (Chesson 2000).

Algunos estudios recientes resaltan el protagonismo de la competencia intraespecífica (Volkov *et al.* 2009, Comita *et al.* 2010, Martorell y Freckleton 2014), la heterogeneidad espacial y temporal (Chesson 2000, Casper *et al.* 2008), y las interacciones planta-patógeno y planta-mutualista no sólo como reguladores de las comunidades, sino también como mecanismos estabilizadores de la coexistencia local de especies de plantas (Bever *et al.* 1997). Estos procesos, mediante la densodependencia negativa específica, regulan la densidad de las especies: mientras mayor sea la densidad de una especie, mayor será el efecto negativo; al no permitir que las plantas de una especie lleguen a la densidad requerida para desplazar competitivamente a otra especie, los fenómenos de densodependencia negativa pueden promover la coexistencia y la diversidad de especies en una comunidad de plantas (Chesson 2000, Volkov *et al.* 2005). Los efectos de retroalimentación suelo-planta (ERSP) pueden subyacer a estos efectos (Bonanomi *et al.* 2005, Petermann *et al.* 2008).

Efectos de retroalimentación suelo-planta

Las plantas modifican el suelo donde crecen: al consumir los recursos e incorporar al suelo metabolitos y biomasa, las plantas provocan cambios biológicos (Van der Putten y Peters 1997, Bezemer *et al.* 2006, Singh *et al.* 2007), en la disponibilidad de nutrientes (Bezemer *et al.* 2006, Perkins y Nowak 2012) y otros cambios fisicoquímicos en el suelo (Phillips 2009). Es decir, *acondicionan* el suelo. Dentro de la infinidad de cambios fisicoquímicos que pueden provocar las plantas, los más comunes son cambios en la porosidad y estructura del suelo, en el contenido de materia orgánica, en el pH, en la capacidad de retener agua, las temperaturas máxima y mínima (Phillips 2009).

Los cambios en las características biológicas del suelo, por parte de las plantas, consisten en la acumulación de cierta micro y macrobiota específica (Marschner *et al.* 2001, Kowalchuk y Buma 2002, Singh *et al.* 2007). Entre ésta se ha reconocido especialmente a los enemigos naturales (patógenos, parásitos, depredadores de semillas, de frutos, flores, hojas, raíces y tallos) y a mutualistas (hongos micorrizógenos, bacterias fijadoras de nitrógeno, lombrices; Reynolds *et al.* 2003, De Deyn *et al.* 2003, Petermann *et al.* 2008, Yamazaki *et al.* 2008, García-Palacios *et al.* 2011).

Las plantas, a su vez, son afectadas por el suelo en el que viven. La influencia del ambiente edáfico sobre las plantas ha sido ampliamente documentada. La disponibilidad de nutrientes y agua es vital para las plantas, y diferentes especies tienen distinto desempeño dependiendo del suelo en el que se encuentren (Davies *et al.* 2005, Wacker *et al.* 2008). Incluso la capacidad competitiva de las plantas se ve afectada por el sustrato (Petermann *et al.* 2008). En consecuencia, las características del suelo tienen un papel importante en la estructuración de las comunidades de plantas que viven en él (Casper *et al.* 2008).

La influencia del componente biológico del suelo sobre la vegetación no ha sido muy abordado, pero está ocurriendo un reconocimiento creciente del papel que juega la microbiota del suelo en el desempeño de las plantas, mediante procesos fisiológicos, ecológicos y evolutivos (Breemen y Finzi 1998, Reynolds *et al.* 2003, Elgersma *et al.* 2012, Bever *et al.* 2012). Los procesos fisiológicos incluyen al crecimiento y a la reproducción de un organismo vegetal, así como su respuesta a condiciones abióticas desfavorables (Mittler 2006); procesos ecológicos como la depredación, la competencia y la infección por patógenos (Janzen 1970, Cintra 1997, De Deyn *et al.* 2003); procesos evolutivos como la adquisición de resistencia a patógenos y los cambios en las interacciones entre plantas (van Breemen and Finzi 1998, McCarthy-Neumann 2008). Además, la influencia de la microbiota del suelo se ha postulado como aceleradora de procesos de sucesión, modulando las interacciones entre las especies y afectando la densodependencia negativa (Van der Putten and Peters 1997, Petermann *et al.* 2008, Kulmatiski *et al.* 2008). Ya que muchas, si no la mayoría, de las especies de plantas provocan efectos específicos en la microbiota del suelo que acondicionan, y que estos efectos retroalimentan el desempeño de las mismas de forma positiva o negativa, se dice que ocurre un efecto de retroalimentación suelo-planta (Petermann *et al.* 2008). Los efectos de retroalimentación suelo-planta se traducen en procesos que pueden afectar las interacciones en las poblaciones y en las comunidades de plantas (Reinhart 2012).

Los efectos de retroalimentación suelo-planta (ERSP) resultan de la relación recíproca entre las plantas y el suelo, y son el producto de la presencia y actividad metabólica de las plantas. Los ERSP se definen como la diferencia en el desempeño de una planta, resultante del acondicionamiento del suelo causado

por la misma planta u otras de la misma especie. Cuando el desempeño de las plantas de la especie en cuestión se ve beneficiado por el acondicionamiento del suelo por las mismas, se dice que hay ERSP positivos. Cuando ocurre el caso contrario, se dice que hay ERSP negativos. En consecuencia, este fenómeno sólo puede presentarse cuando hay cierta especificidad en los mecanismos que lo subyacen (Bever 2003).

Especificidad

El acondicionamiento fisicoquímico del suelo suele provocar efectos poco específicos en las plantas (Aerts y Chapin III 1999). Los enemigos naturales y los mutualistas varían en la especificidad de su asociación con las plantas, desde los más generalistas (invertebrados, hongos micorrizógenos arbusculares) hasta los más específicos (patógenos intracelulares, hongos ectomicorrizógenos; Bever *et al.* 1997, Petermann *et al.* 2008). Una asociación que no es totalmente específica también puede provocar efectos de retroalimentación, como es el caso de la micorriza arbuscular. La distribución diferencial de los hongos en los tejidos vegetales y la intensidad de la colonización parecen ser dependientes de la especie de planta asociada; esto puede provocar por sí mismo efectos de retroalimentación, ya que las plantas de una especie particular tendrán un mejor desempeño en la cercanía de otras plantas de la misma especie; es decir, densodependencia positiva (Helgason *et al.* 2002).

Tres requisitos deben cumplirse para que los ERSP promuevan la coexistencia: (i) que los organismos asociados presenten un grado de especificidad, (ii) que los efectos sean más fuertes en las especies dominantes que en las raras y (iii) que sus efectos sean negativos y densodependientes (Gilbert 2005).

Retroalimentación positiva y negativa

Los ERSP pueden tener efectos tanto positivos (Fitzsimons y Miller 2010) como negativos (Bonanomi *et al.* 2005, Reinhart 2012) sobre las plantas. Algunas especies de pinos, por ejemplo, requieren de la asociación de ectomicorrizas para poder germinar y establecerse. Es más probable que las plantas de una de estas especies se asocien a los mutualistas en zonas más densas de estos pinos, quienes ya han enriquecido el suelo con esporas, que en zonas más lejanas a los pinos adultos, o bien, menos densas (Rejmánek y Richardson 1996). Esto es un caso de retroalimentación positiva, ya que la presencia inicial de los pinos permitió la acumulación de mutualistas, con lo que se ven beneficiados los nuevos organismos de la misma especie. Por el contrario, en los monocultivos, como se acostumbra en la agricultura moderna, suele disminuir la producción del cultivo después de un periodo corto de tiempo. Esto es debido, entre otras razones, a que se establece una comunidad muy activa de patógenos

específicos que afectan el desempeño subsecuente de las plantas de la especie cultivada (Bever *et al.* 1997, Casper *et al.* 2008, García-Palacios *et al.* 2011, Kulmatiski *et al.* 2011).

La evidencia de ERSP

Se han encontrado ERSP en diversos ambientes; entre ellos, bosques tropicales (Cintra 1997, Stevenson 2006, McCarthy-Neumann y Kobe 2010, Swamy y Terborgh 2010), bosques templados (Lambers y Clark 2003, Yamazaki *et al.* 2008, Miller 2009, Wang *et al.* 2010) y pastizales o praderas (Casper *et al.* 2008, Liancourt *et al.* 2009, Fitzsimons y Miller 2010, García-Palacios *et al.* 2011, Kulmatiski *et al.* 2011, Middleton y Bever 2011).

Los ERSP parecen jugar un papel importante en el caso de los pastizales. Por ejemplo, la magnitud y el signo de los ERSP en una comunidad de pastizal canadiense están muy relacionados con el nivel de rareza de las especies. Las especies de plantas con mayor abundancia relativa fueron las que tuvieron efectos de retroalimentación positivos, mientras que las especies raras (i.e. las de menor abundancia) tendieron a sufrir efectos de retroalimentación negativa (Klironomos 2002).

Un meta-análisis de 329 experimentos de 45 estudios independientes con especies de pastizales encontró que los ERSP son en su mayoría negativos, aunque los efectos varían según las características de la especie (formas y ciclos de vida) y del experimento (en campo, en laboratorio, en invernadero; Kulmatiski *et al.* 2008). Las especies de plantas anuales presentan efectos más negativos que las perennes; los pastos y las hierbas suelen tener ERSP negativos, y los árboles parecen no experimentar ERSP, aunque por ser pastizales, los árboles y arbustos son poco abundantes. Esto podría ser porque el cociente vástago-raíz suele ser menor en las hierbas; es decir, el área de las raíces es proporcionalmente mucho mayor que la de los órganos por encima del suelo, y en consecuencia están más expuestas al ataque de patógenos del suelo (Morris *et al.* 2007). Los experimentos en invernadero resultan en ERSP más negativos que experimentos en el campo, quizá porque los experimentos en laboratorio utilizan en su mayoría monocultivos, lo que exagera el efecto neto de los ERSP (Morris *et al.* 2007). Además, los experimentos manipulativos encuentran efectos más negativos de retroalimentación que los experimentos naturales (*i. e.* no manipulativos; Kulmatiski *et al.* 2008).

Se ha encontrado evidencia más contundente de efectos positivos de retroalimentación en zonas con condiciones desfavorables (desiertos, pastizales calcáreos, bosques con suelo ácido, comunidades en suelos contaminados con metales pesados) que en zonas templadas (Ehrenfeld *et al.* 2005). Algunos han teorizado que los ambientes abióticamente estresantes favorecen la evolución de características en las plantas que provocan efectos de retroalimentación positiva (Breemen y Finzi 1998). Las plantas

suelen priorizar los componentes de su desempeño; por ejemplo, se ha visto que diferentes fuentes de estrés pueden provocar una interacción no aditiva en la respuesta de la planta a éstas. Las plantas sometidas a periodos extensos de estrés por calor suelen tener respuestas deficientes de defensa contra patógenos. El caso contrario, algunas plantas expuestas a estrés por rayos UV se ven favorecidas en su defensa contra los patógenos (Mittler 2006). Incluso hay quien considera que deberían tomarse a los efectos de retroalimentación como una extensión del fenotipo. Si consideramos que debido a que (i) las plantas interactúan tanto con el suelo (mediante los mecanismos ya mencionados) y a que (ii) esta interacción tiene el potencial de afectar significativamente su desempeño, la parte del fenotipo que regula y promueve la interacción con el suelo debe estar sujeta a selección. Es decir, podríamos estudiar los efectos de retroalimentación como marcas fenotípicas y como resultado de procesos evolutivos con señales filogenéticas (Phillips 2009).

Los experimentos en laboratorio han sido útiles para descubrir los mecanismos que subyacen a los ERSP. Por ejemplo, se han utilizado distintas técnicas de esterilización selectiva o total de los suelos acondicionados para medir la contribución a los ERSP por parte de hongos (patógenos, de vida libre y micorrizógenos), bacterias (patógenas, mutualistas o de vida libre) y hasta artrópodos y nemátodos (De Deyn *et al.* 2003, Petermann *et al.* 2008). De similar manera se ha utilizado la fertilización de los suelos como herramienta para medir la contribución a los ERSP del agotamiento específico de micro y macronutrientes (Ehrenfeld *et al.* 2005, Petermann *et al.* 2008, Wacker *et al.* 2008). Además, se ha usado el carbón activado para eliminar cualquier efecto de metabolitos alelopáticos en el suelo sobre las plantas (Petermann *et al.* 2008).

Otras teorías relacionadas

Los patrones generados por los ERSP negativos son indistinguibles de los patrones generados por los efectos tipo *Janzen-Connell*, e incluso se utilizan estos nombres indistintamente en la literatura (Petermann *et al.* 2008). Ambas teorías se basan en principios similares: (1) las plantas adultas han modificado las características físicas, químicas y biológicas del medio circundante. (2) Esta alteración tiene un efecto negativo sobre las plantas vecinas, y (3) puede afectar a plantas de cualquier especie, o bien, afectar únicamente a la especie que los provocó (Janzen 1970).

La hipótesis de Janzen-Connell analiza un mecanismo que podría permitir la alta diversidad de especies que observamos hoy. Janzen planteó que: (1) la relación entre la distancia a adultos de una especie y la abundancia de sus semillas es inversa y (2) que estas semillas son una fuente importante de nutrientes

para una serie de depredadores o parásitos asociados a los árboles adultos de la misma especie (Clark 1984). Esto resultaría en que la probabilidad de que una plántula “escape” a la herbivoría o infección por parte de los enemigos naturales, aumentaría en función de la distancia a los adultos de la misma especie (Janzen 1970, Connell 1971). Además, Janzen abordó los diferentes procesos que serían importantes para que se cumpliera lo predicho: que los enemigos naturales se acumularan cerca o sobre las plantas progenitoras y que éstos fueran específicos en sus presas u hospederos. Si esto último no sucediera, depredarían de igual manera a las semillas de cualquier especie, de tal suerte que la probabilidad de escape dependería de la distancia a cualquier árbol (en el caso extremo, las semillas sólo podrían sobrevivir fuera del bosque; Janzen 1970). De esta forma, las especies muy abundantes se verían perjudicadas, mientras que las especies poco abundantes podrían establecerse dondequiera. Al regular la abundancia relativa y no permitir la exclusión competitiva, este mecanismo de densodependencia negativa permitiría la coexistencia de un gran número de especies (Chesson 2000, Wilson 2011).

A pesar de que la hipótesis de Janzen-Connell fue revolucionaria, otros investigadores tales como Paine habían planteado previamente ideas similares, como el hecho de que si hubiera algo que disminuyera a largo plazo la densidad y dominancia (en sus palabras, monopolización) de una especie en una comunidad, esto promovería la coexistencia de las especies al disminuir la probabilidad de la exclusión competitiva. Paine se enfocó al estudio de la diversidad de animales y propuso que la diversidad local de éstos está relacionada con la diversidad de depredadores presentes en el sistema y la eficiencia de éstos (Paine 1966).

El fenómeno de retroalimentación suelo-planta tiene el potencial de ser una teoría con alto poder explicativo de la diversidad de especies existente (Mills y Bever 1998, Kulmatiski et al. 2008, Petermann *et al.* 2008, Reinhart 2012), y es particularmente importante evaluarlo en un pastizal rico en especies, ya que es en estos sistemas donde los ERSP parecen ser comunes e importantes. Y, debido a que las plantas con estrés hídrico o por calor suelen responder peor a los patógenos que las plantas con otros tipos de estrés (Mittler 2006), es importante medir los ERSP en ecosistemas semiáridos. En un sistema con tales características, estudiado por Martorell y Freckleton (2014), las interacciones entre plantas que son las más importantes (i. e. de mayor impacto poblacional) son negativas e intraespecíficas, lo que puede ser resultado de la competencia, pero también es consistente con ERSP negativos. El presente trabajo estudié el mismo sistema, y es probable que la alteración de las características biológicas y/o fisicoquímicas del suelo por parte de las plantas de este sistema provoque ERSP negativos sobre las mismas.

En este trabajo evalué los efectos de la retroalimentación suelo-planta en el desempeño individual de tres especies de plantas con forma de vida herbácea. En particular, me planteé las siguientes preguntas de investigación: ¿Qué tanto afecta la retroalimentación suelo-planta al desempeño? ¿Cuáles son los mecanismos subyacentes? ¿Son estos efectos de carácter específico?

Objetivo general

- Medir la intensidad de los efectos de retroalimentación suelo-planta en el crecimiento y la supervivencia de tres especies de un pastizal semiárido e identificar los mecanismos subyacentes.

Objetivos específicos

- Cuantificar los efectos de retroalimentación suelo-planta en el crecimiento y la supervivencia de las tres especies en el campo y en condiciones controladas.
- Determinar si los efectos de retroalimentación suelo-planta son resultado de la acumulación de la microbiota o del agotamiento de nutrientes.

Métodos

Zona de estudio

Realicé el estudio en un pastizal semiárido con una alta riqueza y densidad de especies (alrededor de 200 especies y hasta 22 especies/dm²), en el municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca, México. En este pastizal, los suelos son muy someros (generalmente de profundidad menor de 30 cm) y la roca madre –de toba andesítica– se encuentra expuesta en gran parte de los montes (Cruz Cisneros y Rzedowski 1980). La temporada de lluvias se presenta entre junio y septiembre, con una marcada estacionalidad. La precipitación anual promedio del sitio es de 579 mm y la temperatura anual promedio es de 16.3 °C (Martorell y Freckleton 2014). El experimento fue montado en un terreno cercado de media hectárea a una altitud de 2260 m.

Especies en estudio

Escogí para el estudio tres especies focales: *Richardia tricocca* (Torr. & A. Gray) Standl. (Rubiaceae), *Microchloa kunthii* Desv. (Poaceae) y *Bouteloua chondrosioides* (Kunth) Benth. ex S.Watson (Poaceae), las cuales se caracterizan por ser plantas perennes (con un ciclo de vida de más de dos años), de menos de 8 cm de altura y localmente abundantes. De esta manera, los ERSP podrían haberse acumulado en las parcelas por bastante tiempo y por lo tanto ser más fácilmente detectables. Las plantas de las tres

especies crecen cespitosamente (crecen más en superficie que en altura) en el campo. *R. tricocca* crece radialmente con sus tallos paralelos al suelo, formando parches circulares de 5–10 cm de diámetro que cubren en un 50–80 % la superficie. *B. chondrosioides* forma tapetes (que ocupan varios metros cuadrados de área) que en la temporada seca se deshidratan casi completamente; en la siguiente época de lluvias gran parte se rehidrata. Estos tapetes dificultan el crecimiento de otras especies dentro de ellos, pues cubren en su totalidad el suelo que ocupan. *M. kunthii* forma pequeños macollos (que ocupan 1–5 cm de diámetro) aislados por unos cuantos centímetros cuando hay alta densidad. Estas hierbas prácticamente no crecen en altura en esta localidad. Por estas razones, estimamos el tamaño de las plantas de las tres especies en función de su cobertura, y esa fue junto con la supervivencia, las variables del desempeño que seleccionamos. En el laboratorio, las plantas crecieron de forma erecta, por lo que medimos el tamaño de las plantas como un volumen en vez de un área (ver abajo).

Diseño experimental

Realicé dos experimentos: uno en campo y otro en laboratorio. El experimento de campo fue con el fin de detectar los efectos de retroalimentación en condiciones naturales. Muchos otros experimentos se han llevado a cabo en condiciones controladas, lo cual puede derivar en resultados poco realistas. El objetivo del experimento en laboratorio era evaluar en qué medida la microbiota específica y el agotamiento de nutrientes actuaban como mecanismos causantes de los ERSP.

Experimento en campo: Con el fin de poder distinguir ERSP en condiciones naturales, realicé un diseño de siembras recíprocas. Cada **Especie** (factor con tres niveles: *Bouteloua chondrosioides*, *Microchloa kunthii*, *Richardia tricocca*) fue sembrada en el **Suelo** donde crecían las otras (factor con tres niveles: *B. chondrosioides*, *M. kunthii*, *R. tricocca*, identificados con el nombre de la especie que los ocupaba naturalmente), dando un total de 9 tratamientos con 20 réplicas (Parcelas) cada uno, con un total de 180 parcelas (unidades experimentales). El total de unidades muestrales (semillas sembradas) fue de 2040.

Una parcela de 10 × 10 cm fue considerada como perteneciente a alguno de los niveles del factor **Suelo**, si tenía, antes de iniciar el experimento, una cobertura de más del 50 % de una de las especies, y las otras dos especies estaban ausentes. De este modo traté de elegir sitios con suelo previamente acondicionado por cada especie. La cobertura antes del experimento fue medida con cuadros cuadrículados de acetato de 10 × 10 cm con 25 divisiones de 2 × 2 cm (celdas). Para obtener la cobertura de una especie en una parcela, conté todas aquellas celdas que tenían más de la mitad ocupada por la misma. Tras identificar las parcelas, se marcaron con clavo e hilos, y luego de la asignación aleatoria de tratamientos (factor **Especie**) se quitó toda la vegetación de las parcelas. En cada cuadro se colocaron ocho tubos de metal galvanizado de 1 cm de diámetro. Sembré una semilla por tubo, con el fin de poder ubicar a las plántulas germinadas y evitar que las semillas fueran arrastradas por el agua tras las lluvias. Todas las semillas (680 semillas por especie) se sembraron el mismo día (2 de julio de 2011), cuando iniciaron las lluvias. Las semillas que sembré fueron colectadas y

desinfectadas (fungicida “Captan” al 3 %) al terminar la época de lluvias del año anterior (de octubre a enero de 2010). En cada parcela sembré ocho semillas separadas de una sola especie. Consideré que la distancia de separación a las que fueron sembradas era suficiente para que no interactuaran, de acuerdo al tamaño y al acomodo de las raíces de las plantas jóvenes de estas tres especies.

Tomé datos tanto de supervivencia como de germinación y de cobertura. Las mediciones de supervivencia fueron hechas con base en la presencia o ausencia de las plantas, a menos que estuvieran completamente secas, en cuyo caso se contaron como muertas. La cobertura de las plantas sembradas la obtuve midiendo con un vernier electrónico el diámetro mayor del área ocupada por la planta (*a*) y el diámetro perpendicular a éste (*b*), y calculando el área de una elipse ($\pi ab/4$).

Registré la supervivencia y la germinación cada dos semanas durante la temporada de lluvias, y cada dos meses aproximadamente de enero a noviembre de 2011; un total de trece mediciones de cada variable. También medí la cobertura cada cuatro semanas durante la época de lluvias (de julio a noviembre) y otra vez en noviembre de 2012; dando un total de cinco mediciones de cobertura.

Experimento en laboratorio: colecté suelo de la misma localidad (Municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca). El criterio de colecta del suelo fue con base en la cobertura aproximada de las plantas, tal y como en el experimento anterior. Colecté aproximadamente 20 l por tipo de suelo procedente de los 5–10 cm superiores, pues en el laboratorio usaría un volumen determinado de esta tierra. Almacené la tierra colectada en bolsas de plástico negras y la tamicé (tamiz de 1 cm²) para eliminar las piedras.

Con el fin de distinguir los mecanismos por medio de los cuales pueden ocurrir los ERSP procesé el suelo tres formas distintas, resultando en el factor **Condición** con tres niveles (*Control, Esterilizado, Fertilizado*), que está cruzado con los factores **Especie** y **Suelo**. Si el efecto de retroalimentación ocurre primordialmente a través de los patógenos o por microorganismos mutualistas específicos, al esterilizar el suelo desaparecería el efecto (ya fuese éste positivo o negativo). De forma similar, si el mecanismo detrás de los ERSP es el agotamiento de los nutrientes en el suelo, al fertilizar el suelo desaparecería el efecto. Estas dos condiciones del suelo se compararon con el control que fue tratado igual a las otras condiciones en todos los aspectos posibles excepto la fertilización o esterilización.

Esterilicé después un tercio de la tierra de cada tipo de suelo y se fertilizó otro tanto. La esterilización se realizó en autoclave a 120 °C durante 20 minutos. Para la fertilización se utilizó fertilizante sólido homogeneizado “triple 17” (1.86 g de fertilizante por litro de tierra: la mitad de la cantidad indicada en el producto, el cual contiene superfosfato triple de calcio, urea, cloruro de potasio y fosfato de amonio). El suelo se colocó en macetas de cartón cilíndricas de 118 cm³ de la siguiente forma: 70 ml de tierra por maceta, 40 macetas por cada tipo de suelo y condición (40 x 3 x 3 = 360 macetas). De esta forma se controló la profundidad del suelo (7 cm).

Las semillas para este experimento las colecté al terminar la temporada de lluvias, en noviembre de 2011, y a la mitad de la temporada de secas, en febrero del 2012. Antes de ponerse a germinar, a las

semillas de *Richardia tricocca* se les sumergió en una solución de fungicida (Captan al 3 %) porque tardan más de una semana en germinar y el tiempo promedio de infección por parte de hongos y bacterias en el agar fue de aproximadamente una semana. A las semillas de *Bouteloua chondrosioides* y *Microchloa kunthii*, que germinaron en un par de días, no se les aplicó fungicida. Se colocaron 300 semillas de cada especie en agar-agar al 1 % en una cámara de ambientes controlados con un fotoperiodo y temperaturas de 12 horas luz a 29 °C, 10 horas oscuridad a 14 °C y una hora de transición entre cada periodo. Estos parámetros fueron establecidos con base en las temperaturas registradas en el campo el año anterior. Al emerger la radícula, las semillas se trasplantaron a la maceta correspondiente. Los tratamientos fueron asignados al azar.

A las macetas cuyas plántulas no hubieran sobrevivido siete días después del trasplante se les trasplantó otra plántula. Esto es importante, ya que el trasplante para cualquier planta es un evento altamente estresante y que por sí mismo causa mortalidad; si tomáramos estos datos como respuesta al tipo y condición del suelo, estaríamos confundiendo las causas de la mortalidad. Después de este plazo, la mortalidad fue tomada en cuenta como variable de respuesta.

Coloqué las macetas en la cámara de ambientes controlados (Percival Scientific Series 982 Microprocessor) a la misma temperatura y fotoperiodo mencionados. Esta cámara tiene cuatro repisas, cada una de las cuales tiene su fuente de luz. El control de la humedad relativa es para toda la cámara. Coloqué las macetas en charolas de plástico, con el fin de que el agua de una maceta, si escurría, no entrara en contacto con otras macetas, contaminándolas con su microbiota o enriqueciendo la tierra. El acomodo fue aleatorio, cuidando que todos los tratamientos estuvieran equitativamente representados en todas las repisas y charolas.

Regué cada maceta con jeringas de 5 ml a capacidad de campo. Consideré que ésta era la medida más adecuada porque los diferentes tipos de suelo tienen distinta retención del agua; el regar con la misma cantidad de agua provocaría que la cantidad de agua disponible fuera un factor de confusión. Regué en un principio todos los días y paulatinamente separando más los momentos de riego hasta regar cada dos días, con el fin de imitar las condiciones de la localidad.

Conté el número de plántulas vivas y su cobertura cada semana, con el fin de calcular su supervivencia y crecimiento. La única diferencia con las mediciones en campo es que además de la cobertura de las plantas, medí la altura. Hice esto porque las plantas crecieron mucho más en altura que en el campo. Medí cinco veces cada variable durante tres meses, cuando el experimento debió suspenderse debido a una falla en el equipo. La mortalidad causada por esta falla no fue considerada en los análisis.

Análisis de resultados

Realicé análisis de medidas repetidas utilizando modelos lineales de efectos mixtos y modelos lineales generalizados de efectos mixtos con el programa *R* (R Core Team 2012) y el paquete *lme4* (Bates 2010) para efectos mixtos. Utilicé la función *lmer* dentro de este paquete. Los modelos de efectos mixtos permiten un análisis que involucra tanto factores fijos como aleatorios. Para los factores fijos se estimó el intercepto, en el caso de variables categóricas, o la pendiente de la línea, en el caso de las covariables. El introducir variables aleatorias en el modelo permite separar la variabilidad individual de los organismos, el ambiente (parcela o charola) y el tiempo (fluctuaciones en las condiciones climáticas o de la cámara). Asimismo, el análisis de medidas repetidas permite tomar en cuenta la autocorrelación de los datos de un mismo individuo a través del tiempo, o bien, según el tamaño. Al explorar los primeros modelos descubrimos que los modelos que incluían al tamaño del individuo (en la medición anterior) tenían, sin excepción, un valor de AIC mucho menor ($\Delta AIC \geq 4$) que el modelo nulo (el que sólo consideraba los factores aleatorios). Por esta razón incluí como covariable al tamaño en todos los modelos excepto el nulo.

En el análisis, el tamaño en la medición previa, el suelo y la condición se designaron como factores fijos, pues son variables replicables cuyos efectos queríamos conocer; las variables, individuo, parcela, repisa y fecha de la medición fueron designadas factores aleatorios porque son fuentes de variación aleatoria (no controlada) e irreplicable.

Utilizando los datos de laboratorio, así como los de la primera temporada de crecimiento (fechas) en campo, analicé la supervivencia y el crecimiento como medidas del desempeño para poder detectar los ERSP. Empleé una distribución tipo normal para el análisis del crecimiento y una distribución tipo binomial para el análisis de la supervivencia. Transformé los valores de tamaño con el logaritmo natural para homogeneizar las varianzas. Finalmente, presento los análisis de crecimiento como el efecto del tamaño en la tasa relativa de crecimiento, calculada como el cociente de la diferencia entre los logaritmos naturales de los tamaños de cada individuo entre el número de días transcurridos entre el par de mediciones:

$$TRC_t = \frac{\ln T_{t_i} - \ln T_{t_{i-1}}}{t_i - t_{i-1}}$$

Donde TRC_t es la tasa relativa de crecimiento en el tiempo t y T es el tamaño en determinado momento.

Formulé los modelos con los factores e interacciones que consideré relevantes en los experimentos en campo y en laboratorio. Seleccioné un total de cuatro modelos para los datos del experimento en

campo (modelos 1-4, Anexo 1), y 22 modelos para los datos del experimento en laboratorio (modelos 1-22, Anexo 1; los primeros 4 modelos son los mismos empleados para el experimento de campo). Bajo los modelos 1 y 2, no hay efectos de retroalimentación. El modelo 1 sólo considera los factores aleatorios (individuo, parcela o repisa y fecha). El modelo 2 explica el crecimiento y la supervivencia con base en el tamaño de las plantas. Todos los demás modelos incluyen al tamaño como variable explicativa. Los modelos 3 y 4 explican la variación en la supervivencia o crecimiento como un efecto del suelo, y el modelo 4 considera que los efectos del suelo sobre la planta varían a lo largo del desarrollo de la misma. Bajo la familia de modelos del 5 al 10 no habría efectos de retroalimentación; la microbiota y los nutrientes son los que explicarían las diferencias en el desempeño. Los modelos 5 y 6 sólo consideran a la microbiota, mientras que 7 y 8 consideran únicamente a los nutrientes y 9 y 10 consideran a ambas variables. La familia de modelos del 11 al 16 es básicamente igual a la familia anterior, pero el suelo es considerado como factor y son incorporados los efectos combinados del suelo y los otros factores asociados. La última familia de modelos, del 17 al 22, es igual a la familia anterior, pero no considera los efectos combinados de los distintos factores.

Creé un modelo único (modelo ponderado) que incluyera a todos los modelos según el apoyo evidencial de cada uno. Para cada una de las tres especies y por cada componente del desempeño realicé dos modelos ponderados: uno con los datos de campo y uno con los de laboratorio. De cada modelo, según su valor de AIC (Criterio de información de Akaike), calculé un peso de Akaike (W) de la siguiente forma:

$$W_i = \frac{e^{-\left(\frac{\Delta AIC_i}{2}\right)}}{\sum_{i=1}^k e^{-\left(\frac{\Delta AIC_i}{2}\right)}}$$

donde ΔAIC_i es la diferencia absoluta entre el valor de AIC del i ésimo modelo y el valor mínimo de AIC obtenido al analizar todos los modelos ajustados. Cada uno de los parámetros de los modelos (por ejemplo, el estimado del efecto del tamaño sobre la tasa relativa de crecimiento) se ponderó multiplicándolo por el peso W correspondiente. Los parámetros del modelo ponderado se obtuvieron al sumar los valores ponderados de los parámetros de todos los modelos (Burnham 2004).

De esta manera, pudimos tomar en cuenta todos los modelos y ponderarlos de acuerdo al apoyo evidencial (*i.e.* W de Akaike) que tuvieran. A medida que el valor de ΔAIC de un modelo aumenta, su peso disminuye rápidamente y, por lo tanto, su aporte al modelo ponderado se vuelve rápidamente menor, pero no nulo. Este método se conoce como inferencia multimodelo (Multimodel inference; Burnham 2004).

Además de estos análisis, realizamos un análisis de riesgos proporcionales de Cox para analizar la supervivencia de las plantas en los diferentes suelos durante los dos años del experimento en campo. Hicimos estos modelos con la función *Coxph* del paquete *Survival* en R.

En el experimento en campo, tanto para el análisis de efectos mixtos del crecimiento como para el de supervivencia, utilicé al suelo (*B. chondrosioides*, *M. kunthii* y *R. tricocca*) como factor fijo y al tamaño anterior ($T_{t_{i-1}}$) como covariable, ya que en las plantas, el crecimiento y la probabilidad de supervivencia suelen depender del tamaño. La probabilidad de supervivencia de una planta suele aumentar con el tamaño (Casper y Castelli 2007; Hunt 1982; Metcalf *et al.* 2003), exceptuando las muertes por esfuerzo reproductivo en las especies anuales y en las monocárpicas. De forma contraria, la tasa relativa de crecimiento suele disminuir con el tamaño, probablemente porque la proporción de tejido fotosintético con respecto al tejido total disminuye con el aumento en el tamaño (Delagrange *et al.* 2004). Además, la sensibilidad de las plantas al estrés de distintas fuentes y la naturaleza de sus interacciones suelen cambiar a través de la ontogenia de la planta (Boege y Marquis 2005, Valladares y Niinemets 2008).

Como factores aleatorios se incluyeron al tiempo, a la parcela y al individuo. Por su naturaleza y por la insuficiencia de unidades muestrales, consideré su efecto aleatorio únicamente en los interceptos.

En el experimento en laboratorio, en ambos análisis tomé al suelo y a la condición (**C**: *control*, *esterilizado*, *fertilizado*) como factores fijos, y al tamaño previo ($T_{t_{i-1}}$) como covariable.

Consideré a los factores tiempo, repisa, maceta e individuo como aleatorios. Dado que algunos focos dejaron de servir por un día en algunas repisas y la humedad varió drásticamente entre las repisas de la cámara de germinación en la que se realizó el experimento, consideré a la repisa como un factor aleatorio y únicamente en los interceptos.

Resultados

A continuación se presentan los modelos ponderados, resultado de las inferencias multimodelo de cada análisis. Se anexan al final del trabajo los Cuadros con la descripción y la selección de modelos con los pesos de Akaike (W). Los modelos de crecimiento de las plantas están expresados como la tasa relativa de crecimiento (TRC) de acuerdo al tamaño de las mismas. Considero que ocurre un efecto de retroalimentación suelo-planta (ERSP) cuando hay una diferencia entre el desempeño (tasa relativa de crecimiento o supervivencia) de las plantas en el suelo acondicionado por la misma especie (suelo propio) y el desempeño en cualquier otro suelo (suelo ajeno). Los ERSP son positivos cuando el desempeño en el suelo propio es superior al de los suelos ajenos, y negativos cuando ocurre lo

contrario. Si el desempeño de las plantas mejora cuando éste es esterilizado (comparado con el control), se puede decir que hay ERSP negativos causados por la microbiota; en caso contrario, se dice que hay ERSP positivos. De igual manera, si el desempeño de las plantas mejora cuando éste es fertilizado (comparado con el control), se puede decir que hay ERSP negativos causados por el agotamiento de nutrientes; en caso contrario, se dice que hay ERSP positivos.

Experimento en campo

El crecimiento de las plantas de las tres especies en el campo no fue afectado de manera importante por ningún otro factor más que el tamaño de las plantas (Fig. 1). El modelo que más aportó al modelo ponderado en los tres casos fue el modelo 2 (Cuadro 2; $W > 0.61$), seguido por el modelo 4 (Cuadro 2; $W < 0.25$). A mayor tamaño, las tres especies tuvieron menor tasa relativa de crecimiento (Fig. 1).

En el campo, las plantas pequeñas *M. kunthii* y *R. tricocca* sobrevivieron entre un 10 y 20 % menos en sus propios suelos (Figs. 2B y 2C) que en los ajenos, pero las diferencias desaparecieron en tamaños mayores cuando la probabilidad de supervivencia de las plantas se aproximó a 1. La especie *B. chondrosioides* tuvo probabilidades de supervivencia muy similares en los distintos suelos (Fig. 2A). Los modelos más relevantes para *M. kunthii* (Cuadro 3; $W = 0.99$) y *R. tricocca* (Cuadro 3; $W = 0.56$) incluyeron al suelo como factor, mientras que para *B. chondrosioides*, el modelo con más apoyo sólo incluyó al tamaño (Cuadro 3; $W = 0.67$).

En los análisis de riesgos proporcionales de Cox, donde se utilizaron los datos de dos años de supervivencia en el campo, la interacción entre los factores *Especie* y *Suelo* fue marginalmente significativa ($P = 0.068$). Además, este análisis mostró que todas las especies sufrieron en alguna medida ERSP negativos al término de la segunda temporada de crecimiento (Fig. 3), aunque es menos claro en el caso de *M. kunthii* (Fig. 3B).

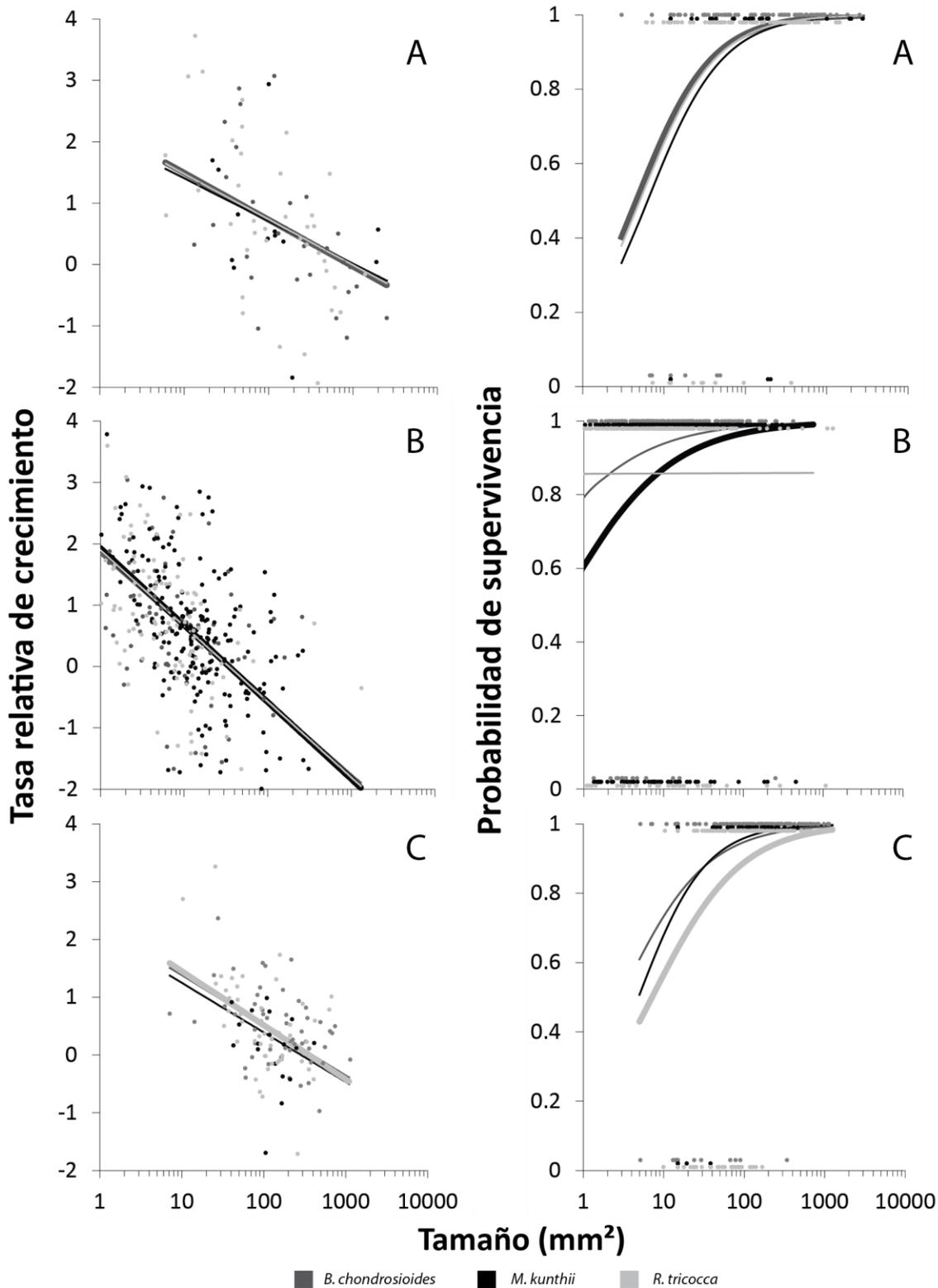
Experimento en laboratorio

En el experimento de laboratorio, tanto *B. chondrosioides* como *M. kunthii* crecieron de igual manera en todos los suelos, mientras que las plantas de *R. tricocca* crecieron más lentamente en el suelo acondicionado por *M. kunthii* (Fig. 4C). En este último análisis, hay un punto que por sí solo parece ser el responsable del patrón encontrado; sin embargo, no hay una justificación experimental para quitarlo, y aún si se omitiera, los modelos siguen comportándose de una manera similar.

El modelo con mayor contribución al modelo ponderado para el crecimiento de *B. chondrosioides* incluyó al suelo, al tamaño y a la esterilización como factores, además de su interacción de segundo orden (Modelo 11: $W = 0.28$). El modelo con mayor apoyo para *M. kunthii* fue el modelo que sólo

incluía al tamaño como factor fijo (Modelo 2: $W = 0.19$), mientras que para *R. tricocca* incluyó al suelo, a la esterilización y a la fertilización, pero no a sus interacciones (Cuadro 4; Modelo 22: $W = 0.36$). Cabe resaltar que en esta serie de modelos, los valores más altos de W fueron bajos ($W < 0.36$) comparados con los valores máximos de W en los análisis con los datos de campo ($W > 0.56$).

La esterilización de los suelos afectó de distinta manera el crecimiento de las plantas de cada una de las especies. Estos efectos fueron desde positivos, en el caso de *R. tricocca* (Fig. 4C, Modelo 18: $W = 0.36$), hasta negativos en *B. chondrosioides* (Fig. 4A, Modelo 11: $W = 0.28$). En las plantas de *M. kunthii* tuvo un efecto de baja magnitud (Fig. 4B), a pesar de que este factor formó parte de los modelos con mayor apoyo evidencial (Cuadro 4; Modelo 5: $W = 0.07$).



Figuras 1 (izquierda) y 2 (derecha) – Modelos consenso de (1) la TRC y (2) la supervivencia, en el campo, con respecto al tamaño de (A) *B. chondrosioides*, (B) *M. kunthii* y (C) *R. tricocca*. Las líneas gruesas indican el crecimiento de las plantas en el suelo acondicionado por la misma especie. Los puntos en las gráficas de supervivencia indican los eventos de muerte cerca del cero, y los eventos de supervivencia cerca del uno. La separación de estos en el eje Y es únicamente para que se visualicen mejor.

La fertilización de los suelos provocó desde efectos ligeramente negativos (Fig. 5A) hasta nulos en el crecimiento de las plantas (Figs. 5B y 5C). Este factor formó parte de los modelos con más apoyo para *B. chondrosioides* (Modelo 15, $W = 0.10$), *M. kunthii* (Modelo 7: $W = 0.15$) y *R. tricocca* (Cuadro 4; Modelo 22: $W = 0.36$).

La supervivencia de *B. chondrosioides* en laboratorio fue muy similar en los tres suelos (Fig. 6A); el modelo más explicativo no incluyó al factor suelo (Cuadro 5; Modelo 8: $W = 0.39$). *R. tricocca* se desempeñó mejor en su propio suelo (Fig. 6C), especialmente en plantas chicas, y el modelo con menor AIC incluye al suelo y a la fertilización (Cuadro 5; Modelo 13: $W = 0.61$). *M. kunthii* sobrevivió menos en su propio suelo en las plantas de mayor tamaño, además de que en el mismo suelo disminuyó su probabilidad de supervivencia conforme aumentó su tamaño (Fig. 6B, Cuadro 5; Modelo 4: $W = 0.31$). La adición de nutrientes afectó negativamente la supervivencia de las tres especies (Cuadro 5; *B. chondrosioides*, Modelo 8: $W = 0.39$, *M. kunthii*, Modelo 20: $W = 0.25$; *R. tricocca*, Modelo 13: $W = 0.61$; Figs. 7A, 7B y 7C), mientras que la esterilización provocó efectos desde negativos hasta positivos pero de baja magnitud (Figs. 6A, 6B y 6C, Cuadro 5; *M. kunthii*, Modelo 12: $W = 0.16$).

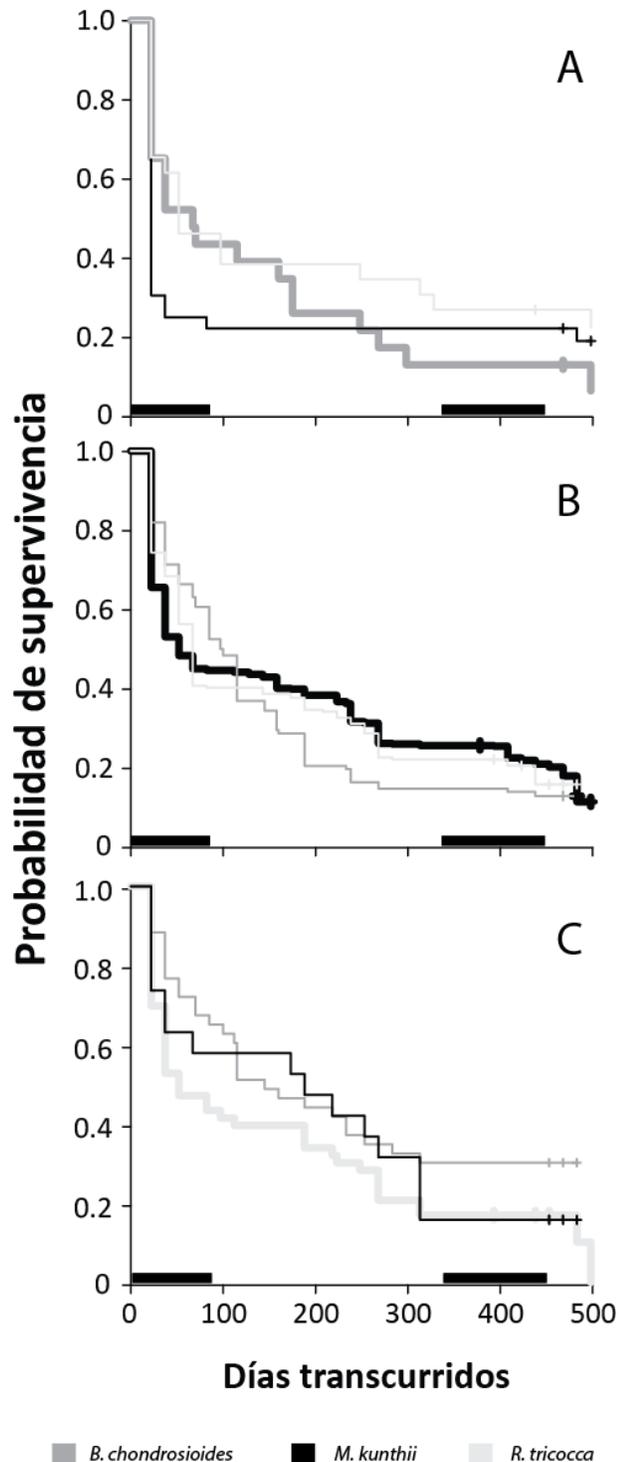
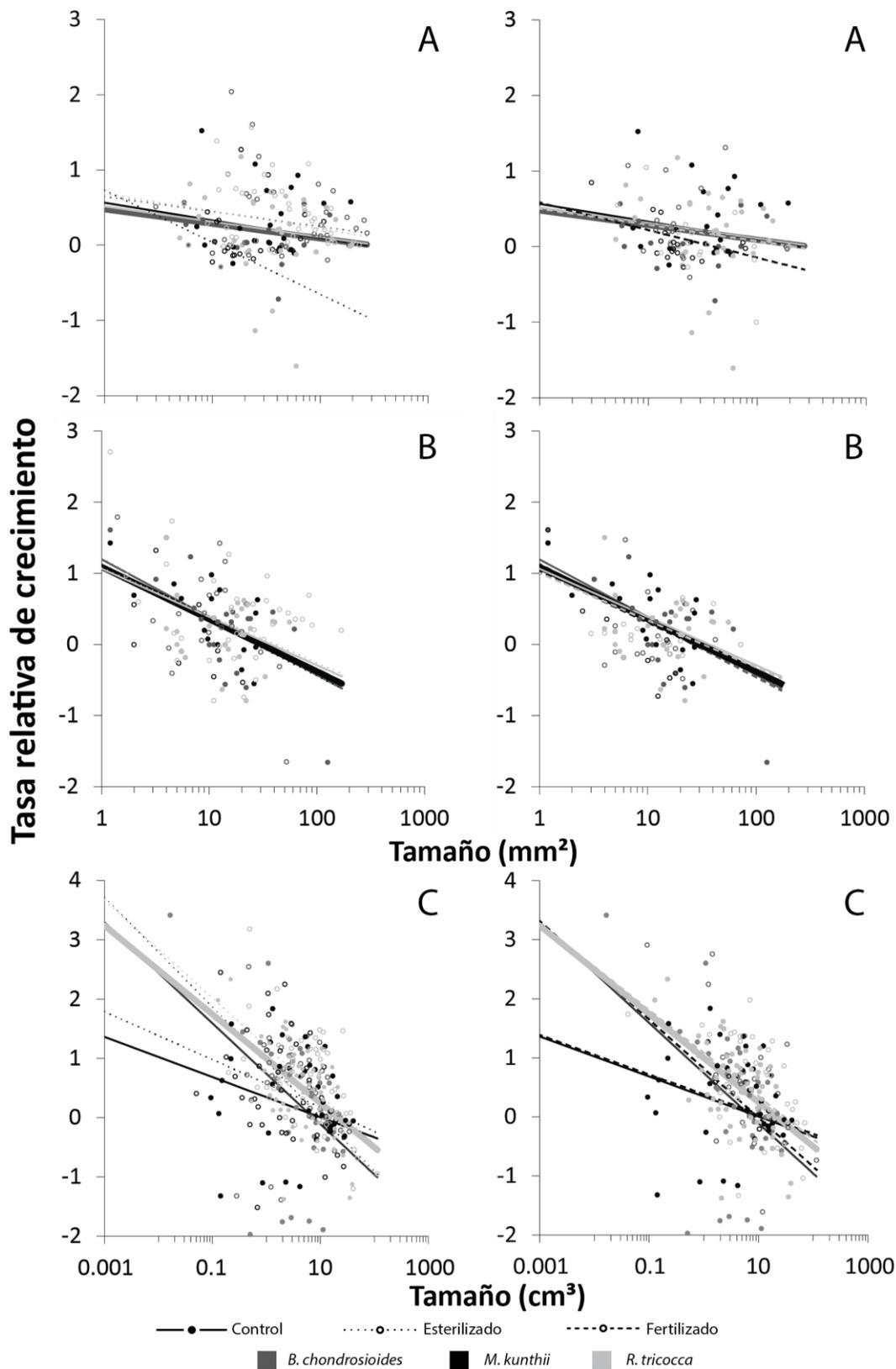


Figura 3 – Modelos de supervivencia de Cox de (A) *B. chondrosioides*, (B) *M. kunthii* y (C) *R. tricocca*. Las cruces representan los datos censurados y las líneas gruesas representan la supervivencia en los suelos acondicionados por la misma especie. Las barras negras indican aproximadamente la temporada de lluvias ($P_{\text{ESPECIE} \times \text{SUELO}} = 0.068$).



Figuras 4 (izquierda) y 5 (derecha) – Modelos consenso de la TRC, en el laboratorio, de (A) *B. chondrosioides*, (B) *M. kunthii* y (C) *R. tricocca*. Las líneas gruesas indican el crecimiento de las plantas en el suelo acondicionado por la misma especie. La figura de la izquierda contrasta la condición de suelo control con la condición de suelo esterilizado, mientras que la de la derecha contrasta la condición de suelo control con la de suelo fertilizado.

Discusión

Encontré efectos de retroalimentación en las tres especies de hierbas. Los ERSP se reflejaron únicamente en la supervivencia y no en el crecimiento de estas tres especies. Además, los efectos variaron en su intensidad y en el signo a través de la ontogenia de las plantas, lo que puede ser importante para entender los ERSP netos a nivel poblacional.

Aunque no fue posible identificar los mecanismos de retroalimentación, los resultados del experimento en laboratorio descartaron el agotamiento específico de nutrientes como el principal factor causante de los ERSP.

Evidencia de ERSP

Encontré efectos de retroalimentación negativa en la supervivencia en el experimento en campo. Esto lo confirman tanto el análisis con modelos de efectos mixtos como el de riesgos proporcionales de Cox. Dos especies, *M. kunthii* y *R. tricocca*, tuvieron menor probabilidad de supervivencia en sus propios suelos que en cualquiera de los otros, y en todas las especies se observó un ERSP negativo a los dos años, aunque es menos claro este efecto en *M. kunthii*.

Ambos patrones son muy comunes en los análisis de historia de vida (Metcalf *et al.* 2003, Casper y Castelli 2007). La TRC disminuye en función del tamaño –entre otras razones– porque las plantas pequeñas tienen mayor proporción de tejidos fotosintéticos, con respecto a los tejidos totales, que las plantas más grandes.

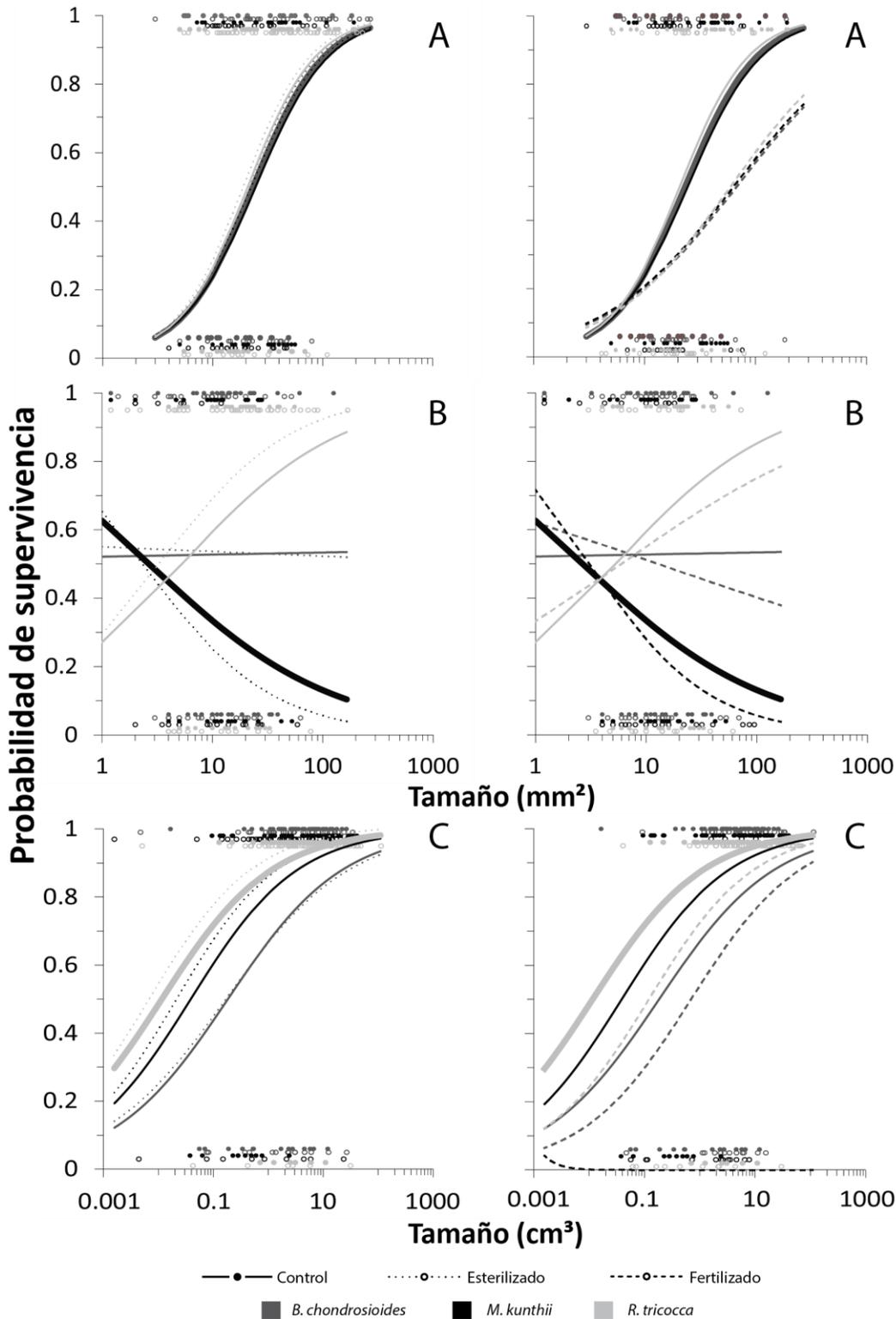
Esto les permite a las plantas chicas crecer más rápido, proporcionalmente, que las plantas de mayor tamaño. Además, la probabilidad de supervivencia de las plantas generalmente aumenta conforme aumenta el tamaño de las mismas (Blanckenhorn 2000; Metcalf *et al.* 2003).

La evidencia indica que los ERSP dependen de la etapa de desarrollo de la planta. En dos especies, el análisis de efectos mixtos en la supervivencia detectó que los ERSP ocurrieron en las plantas más chicas y desaparecieron completamente en plantas de mayor tamaño, al final de la primera temporada de crecimiento. En el análisis de Riesgos proporcionales de Cox también se detectaron ERSP en las plantas jóvenes de las mismas especies, aunque menos claramente en *M. kunthii*, que desaparecieron hacia el final de la primera temporada de crecimiento. Un patrón semejante suele encontrarse en estudios de efectos tipo Janzen-Connell (Hyatt *et al.* 2003) en los cuales se analizan los efectos de la distancia a la planta madre sobre el desempeño de las plántulas: las plantas jóvenes tienen tasas de mortalidad más

altas, especialmente cuando se encuentran cerca de las plantas adultas de la misma especie. La detección de ERSP en las plantas jóvenes puede deberse a que éstas suelen ser más vulnerables a patógenos y competidores, así como a condiciones causantes de estrés (Aarssen y Keogh 2002; Harper 1977; Packer y Clay 2000). En pastizales, Casper y Castelli (2007) encontraron que los ERSP afectan negativamente la supervivencia de las plántulas, mientras que Petermann y colaboradores (2008) encontraron lo contrario. Cabe señalar que mientras los estudios revisados por Hyatt y colaboradores (2003) y el estudio de Casper y Castelli (2007) se desarrollaron en campo, Petermann y colaboradores (2008) trabajaron en invernadero con condiciones controladas, además de estudiar un pastizal templado. La ontogenia tiene, entonces, un papel importante en el estudio de los ERSP.

Tanto los análisis de efectos mixtos como los de Cox muestran que los ERSP negativos se manifiestan en las plantas jóvenes. Los modelos mixtos muestran que los efectos de retroalimentación, cuando existen, desaparecen en las plantas de mayor tamaño al terminar la primera temporada de crecimiento. Los modelos de Cox muestran que las plantas, además de sufrir ERSP negativos durante el establecimiento, los sufren en las plantas adultas al final de la segunda temporada de crecimiento. Los ERSP observados en las plantas más viejas pueden deberse a la naturaleza acumulativa de sus mecanismos (microbiota o agotamiento de nutrientes). En la naturaleza, los patógenos específicos de cada especie se encuentran casi únicamente en sitios colonizados, en el pasado o en la actualidad, por la misma especie (Klironomos 2002, Diez *et al.* 2010). De esta forma, los patógenos se van acumulando en más y más sitios en el suelo de la comunidad. También los mecanismos que provocan ERSP se acumulan en un sitio a través del tiempo, puesto que son efectos que dependen de la densidad de los patógenos o del agotamiento de nutrientes (Bever, *et al.*, 2012; Miller, 2009). En *M. kunthii* en el laboratorio también se observó evidencia de efectos acumulativos: las plantas de mayor tamaño tenían menor probabilidad de supervivencia, pero solamente en el suelo acondicionado por su misma especie.

Con base en los resultados, es posible proponer un modelo que explica este comportamiento. 1) La microbiota del suelo responsable de los ERSP decayó durante el periodo de las tres semanas que transcurrieron entre la remoción de las plantas adultas que habrían preacondicionado el suelo y la siembra de las semillas. 2) Esta biota debilitada afectó a las plantas jóvenes vulnerables, pero no a las plantas más grandes y resistentes al final de la primera temporada de crecimiento. 3) La biota fue creciendo gradualmente gracias a la colonización de las plantas sembradas hasta volverse lo suficientemente abundante para impactar en el desempeño de las plantas al final de la segunda temporada.



Figuras 6 (Izquierda) y 7 (Derecha) – Modelos consenso de la supervivencia, en el laboratorio, de (A) *B. chondrosioides*, (B) *M. kunthii* y (C) *R. tricocca*. Las líneas gruesas indican la supervivencia de las plantas en el suelo acondicionado por la misma especie. Los puntos indican los eventos de muerte cerca del cero, y los eventos de supervivencia cerca del uno. La separación de estos en el eje y es meramente para que se visualicen mejor. La figura de la izquierda contrasta la condición de suelo control con la condición de suelo esterilizado, mientras que la de la derecha contrasta la condición de suelo control con la de suelo fertilizado.

Encontré efectos del acondicionamiento del suelo en la supervivencia, pero no en el crecimiento, como se ha observado en algunos estudios previos (Metcalf *et al.*, 2003; Rose, *et al.*, 2009). Las plantas suelen priorizar, en términos de asignación de recursos y energía, la supervivencia sobre el crecimiento (*i. e.* a una planta “le conviene” más dejar de crecer un tiempo que morir, puesto que tendría mayor probabilidad de reproducirse; Harper, 1977). En particular, se ha encontrado que las plantas en ambientes de estacionalidad muy marcada se enfrentan a esta disyuntiva en una forma más intensa. En estos ambientes, las plantas que crecen rápido suelen ser más vulnerables a patógenos, al estrés de fuentes abióticas y a la competencia, que las plantas de crecimiento más lento (Rose, *et al.*, 2009). Sin embargo, quizá las plantas de crecimiento más lento en este pastizal necesiten llegar a un tamaño mínimo para sobrevivir la sequía y el invierno; si no llegasen a ese tamaño, morirían de igual manera, por lo que es vital crecer lo suficientemente rápido. De similar manera, las plantas anuales, en estos ambientes, tenderían a crecer rápidamente para llegar a un tamaño mínimo porque esto les permitiría reproducirse al final de la temporada.

Si las plantas de las tres especies de este trabajo priorizaran la supervivencia sobre el crecimiento, notaríamos en los experimentos que sólo el crecimiento, o tanto el crecimiento como la supervivencia se verían afectados por los ERSP. Sin embargo, sucede lo contrario. Esto podría ser un artefacto metodológico causado porque (1) el crecimiento se registró cada mes y la supervivencia quincenalmente, y (2) las plantas morían poco tiempo después (menos de 15 días) de que entraban en un estado de estrés evidente (marchitamiento de las hojas, coloración rojiza de las mismas). En consecuencia, es posible que las plantas muriesen antes de que el efecto del estrés sobre el crecimiento fuese registrado. Otra posibilidad es que los errores de medición enmascarasen los ERSP sobre el crecimiento. El método que usé puede ser impreciso ya que el acomodo de las hojas de las plantas altera la medición de su tamaño. Las mediciones del tamaño de las plantas se aproximaron lo más posible al tamaño real de las mismas, pero no medimos la biomasa seca.

Otra posible razón por la cual se logró detectar ERSP en la supervivencia y no en el crecimiento es la combinación de fuentes de estrés. El pastizal semiárido es un ambiente donde el agua es un recurso limitante. Durante la época de lluvias (de junio a septiembre) hay semanas en las que no hay lluvia, por lo que el desempeño de las plantas se ve frecuentemente limitado. Mittler (2006) encontró que la acumulación de varias fuentes de estrés produce efectos no lineales sobre el desempeño de las plantas. Es decir, una planta, al resistir las condiciones adversas de la poca disponibilidad de agua, puede volverse más sensible a otras fuentes de estrés (*i. e.* infecciones), lo que explicaría la muerte de las plantas antes de verse afectado el crecimiento.

Mecanismos causantes de los ERSP

La fertilidad del suelo no fue la causa de las diferencias del desempeño entre los diferentes suelos. Los aridisoles suelen acumular sales y ser deficientes en algunos micronutrientes (Fe, Cu, Mn, Zn), aunque son relativamente ricos en macronutrientes (Tan 2009). La roca madre es una toba andesítica, también abundante en macronutrientes (Martorell and Freckleton 2014). Por estas razones, es comprensible que la fertilización con triple 17 (N, P, K) no afectara en gran medida al desempeño. El fertilizante incluso provocó efectos negativos sobre la supervivencia. Esto podría deberse a que las plantas en ambientes muy nutritivos suelen desarrollar un sistema radical mínimo (Passioura 1983). Las plantas en el experimento en laboratorio produjeron raíces del orden de milímetros, cuando en campo eran del orden de centímetros. Al tener las plantas raíces poco desarrolladas, suelen volverse más sensibles a otras fuentes de estrés, como por ejemplo la falta de agua entre riegos (Mittler 2006). Además, las plantas parecían etioladas en todo momento. Esto se ha visto que sucede en condiciones de nitratos excesivos en el suelo (Passioura 1983). Un factor que pudo haber causado las diferencias en los resultados entre el experimento en campo y el experimento en laboratorio es que en el experimento en laboratorio, el suelo extraído y tamizado duró tres meses sin utilizarse. Se ha visto que el almacenamiento prolongado del suelo afecta la microbiota (Stenberg *et al.* 1998). Puesto que la microbiota coloniza las raíces y su entorno, el extraer las raíces quizá se elimine la mayor parte de la biomasa microbiana. Esto implicaría que para que ésta alcance de nuevo la magnitud previa, necesita algo de tiempo (Kulmatiski *et al.* 2011). Debido a esto, la composición y abundancia de la microbiota en el suelo utilizado en el experimento de laboratorio eran probablemente distintas a las que se hallaban en el campo. Todas estas diferencias, tanto en las condiciones ambientales como en la morfología y fisiología de las plantas, pueden predominar sobre los otros efectos, alterando los mecanismos de retroalimentación (Kulmatiski *et al.* 2008).

La disminución de los ERSP negativos mediante la esterilización de los suelos sería una señal de que los efectos de retroalimentación ocurren por medio de la microbiota específica (Petermann *et al.* 2008). Sin embargo, en mi experimento los efectos de eliminar los microorganismos del suelo variaron desde negativos de baja magnitud hasta positivos. Además, los microorganismos no actuaron de modo específico en el laboratorio: en ningún caso la esterilización disminuyó en gran medida las diferencias en el desempeño entre los diferentes suelos. Esto implicaría que en este experimento no se puede hablar de los microorganismos como causantes de los ERSP, ya que la especificidad es un requisito para los mismos (Freckleton y Lewis 2006). Quizá la única excepción fue el caso de *M. kunthii* en su propio

suelo, aunque el comportamiento de esta especie fue inusual, ya que la supervivencia era menor en plantas de mayor tamaño.

Hubo claras diferencias en los ERSP entre los experimentos de campo y laboratorio. En un meta-análisis, Kulmatiski y colaboradores (2008) encontraron que en los experimentos en campo y en los experimentos observacionales se suelen hallar ERSP con menor frecuencia y menor intensidad que en los experimentos en laboratorio o en invernadero. Este fue el caso de *M. kunthii*, quien presentó ERSP negativos más intensos en el laboratorio. Sin embargo, *R. tricocca* mostró ERSP positivos en laboratorio y negativos en el campo. Además, las plantas de *R. tricocca* mostraron diferencias importantes en su forma y su tasa de crecimiento. Estos dos hechos sugieren que las condiciones del experimento en laboratorio, para esta especie, alteraron tanto el desempeño como la intensidad y signo de los ERSP. Por estas razones las conclusiones del estudio en laboratorio deben tomarse con precaución.

Los resultados indican que en el campo ocurren ERSP negativos en las tres especies, y si bien el experimento de laboratorio no arrojó resultados concluyentes, la información disponible en la literatura puede ayudar a identificar los mecanismos subyacentes. Debido a las condiciones minerales del suelo, es poco probable que la retroalimentación ocurra por medio de nutrientes limitantes; la adición de nutrientes probablemente provocó el limitado desarrollo de las raíces en las plantas con suelo fertilizado. Es más plausible que el mecanismo detrás de estos efectos sea la infección por patógenos específicos, como se ha encontrado en otros estudios en pastizales (Burke, *et al.*, 1998; Casper y Castelli, 2007; De Deyn *et al.*, 2003; Petermann *et al.*, 2008).

Qué son y qué no son los ERSP

En estos experimentos fui cuidadoso al inferir que los efectos observados son de retroalimentación y no son causados por otros factores. Las únicas variables no controladas adecuadamente fueron las características fisicoquímicas del suelo, ya que éstas no fueron asignadas aleatoriamente a los tratamientos (lo que es un requisito para inferir causalidad; Shipley 2000). Aunque no medí ninguna variable del suelo, las diferencias en la densidad del mismo eran claras. En vez de lo anterior, se eligieron áreas en las cuales ya crecían las diferentes especies. Esto es importante ya que la preferencia de las especies por suelos con ciertas características podría influir en los resultados del experimento en campo (Casper *et al.* 2008); *M. kunthii* tiende a colonizar zonas con suelo somero o roca expuesta (< 5 cm); *B. chondrosioides* suele vivir en suelos medianos (< 30 cm), mientras que *R. tricocca* suele ocupar espacios con suelos relativamente profundos (> 30 cm). A pesar de que el suelo de todo el sitio de estudio comparte el mismo origen geológico, su profundidad y su textura varían drásticamente en el

espacio. Por lo tanto, al elegir áreas previamente ocupadas no sólo estamos variando el preacondicionamiento del suelo causado por sus ocupantes, sino otras características del mismo. Sin embargo, si las diferencias en el desempeño que observé entre los suelos se debieran únicamente a las características de los sitios, cada especie se desempeñaría mejor en su propio suelo, es decir, lo opuesto a lo que se observó en el experimento de campo.

Se ha visto que la relación suelo-planta es en ambas direcciones: el suelo afecta el desempeño de la planta y la planta afecta las características del suelo (Harrison y Bardgett 2010), de tal forma que aunque las plantas tengan una preferencia por los sitios con ciertas características, también los transforman. Los suelos ocupados por *R. tricocca* son más oscuros y pueden retener más agua y por más tiempo, lo que sugiere un alto contenido de materia orgánica. Se sabe que en el sitio de estudio los suelos profundos, como el de *R. tricocca*, tienen mayor retención de agua (Villarreal-Barajas y Martorell 2009, Martorell y Martínez-López 2014). Sin embargo, al estandarizar las profundidades en el laboratorio, el suelo de dicha especie siguió reteniendo la humedad por más tiempo. Esto puede ser evidencia del efecto de la planta sobre el suelo donde crece.

Implicaciones para la comunidad de plantas

Klironomos (2002) encontró que los ERSP son más positivos en especies abundantes, mientras que son más negativos en especies raras. Esto concuerda con otros hallazgos en el sitio de estudio, donde se ha encontrado evidencia de efectos negativos intraespecíficos mucho más fuertes en las especies raras que en las comunes (Martorell y Freckleton 2014). Estos efectos pueden deberse a la competencia, pero también a los ERSP o a una combinación de ambos. Las tres especies estudiadas son relativamente abundantes en el campo, por lo que se esperaría que mostraran ERSP menos negativos (o hasta positivos) que las especies raras. Esto abre la posibilidad de que los ERSP jueguen un papel de cierta importancia al determinar las abundancias relativas de las especies en este pastizal.

Debido a los cambios observados en los ERSP a lo largo de la ontogenia, resulta muy importante medir los efectos de la retroalimentación a lo largo de todo el ciclo de vida. Los análisis demográficos pueden integrar los ERSP que se manifiestan en diferentes etapas del desarrollo y en diferentes componentes del desempeño. De esta manera proporcionan medidas, como la adecuación, del impacto neto de los ERSP en la población. Sólo al medir el efecto demográfico de los ERSP en cada especie de las comunidades de plantas será posible estimar la importancia de la retroalimentación, y compararla con la contribución de otros factores a la regulación de las poblaciones. De este modo, sería posible

determinar la relevancia de los mecanismos estabilizadores e igualadores en la coexistencia de las especies.

Referencias

- Aarssen, L. W., y T. Keogh. 2002. Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* 96:531–542.
- Aerts, R., y F. Chapin III. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*.
- Bates, D. 2010. Mixed models in R using the lme4 package Part 4: Inference based on profiled deviance.
- Bever, J. D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* 157:465–473.
- Bever, J. D., T. G. Platt, y E. R. Morton. 2012. Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. *Annual Review of Microbiology* 66:265–283.
- Bever, J. D., K. M. Westover, y J. Antonovics. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561–573.
- Bezemer, T. M., C. S. Lawson, K. Hedlund, A. R. Edwards, A. J. Brook, J. M. Igual, S. R. Mortimer, y W. H. Van Der Putten. 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology* 94:893–904.
- Blanckenhorn, W. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75:385–407.
- Boege, K., y R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441–8.
- Bonanomi, G., F. Giannino, y S. Mazzoleni. 2005. Negative plant–soil feedback and species coexistence. *Oikos* 2:311–321.
- Van Breemen, N., y A. Finzi. 1998. Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications. *Biogeochemistry* 42:1–19.
- Burke, I., W. Lauenroth, M. Vinton, y P. Hook. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry* 42:121–143.

- Burnham, K. P. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261–304.
- Casper, B. B., S. P. Bentivenga, B. Ji, J. H. Doherty, H. M. Edenborn, y D. J. Gustafson. 2008. Plant–soil feedback: testing the generality with the same grasses in serpentine and prairie soils. *Ecology* 89:2154–2164.
- Casper, B. B., y J. P. Castelli. 2007. Evaluating plant-soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters* 10:394–400.
- Chesson, P. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* 150:519–553.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343–366.
- Cintra, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:641–658.
- Clark, D. A. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124:769–788.
- Comita, L. S., H. C. Muller-Landau, S. Aguilar, y S. P. Hubbell. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329:330–2.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298–312 *in* P. J. den Boer and G. R. Gradwell, editors. *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Crawley, M. J. 2007. Plant population dynamics. Pages 46–61 *in* R. May and A. McLean, editors. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford University Press, New York.
- Cruz Cisneros, R., y J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca, (Mexico). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* 22:19–84.
- Davies, K. F., P. Chesson, S. Harrison, B. D. Inouye, B. a. Melbourne, y K. J. Rice. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. *Ecology* 86:1602–1610.
- Delagrange, S., C. Messier, M. J. Lechowicz, y P. Dizengremel. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24:775–84.

- De Deyn, G. B., C. E. Raaijmakers, H. R. Zoomer, M. P. Berg, P. C. de Ruiter, H. A. Verhoef, T. M. Bezemer, y W. H. van der Putten. 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422:711–713.
- Diez, J. M., I. Dickie, G. Edwards, P. E. Hulme, J. J. Sullivan, y R. P. Duncan. 2010. Negative soil feedbacks accumulate over time for non-native plant species. *Ecology Letters* 13:803–809.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit, y K. Elgersma. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30:75–115.
- Elgersma, K. J., S. Yu, T. Vor, y J. G. Ehrenfeld. 2012. Microbial-mediated feedbacks of leaf litter on invasive plant growth and interspecific competition. *Plant and Soil* 356:341–355.
- Fitzsimons, M. S., y R. M. Miller. 2010. The importance of soil microorganisms for maintaining diverse plant communities in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 97:1937–43.
- Freckleton, R., y O. Lewis. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2909–16.
- García-Palacios, P., M. A. Bowker, F. T. Maestre, S. Soliveres, F. Valladares, J. Papadopoulos, y A. Escudero. 2011. Ecosystem development in roadside grasslands: biotic control, plant-soil interactions, and dispersal limitations. *Ecological Applications* 21:2806–2821.
- Gause, G. 1934. *The struggle for existence*. Page 163. The Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- Gilbert, G. S. 2005. Dimensions of plant disease in tropical forests. Pages 141–164 *in* D. Burslem, M. Pinard, and S. Hartley, editors. *Biotic Interactions in the Tropics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Page 892. Academic Press, London.
- Harrison, K. A., y R. D. Bardgett. 2010. Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology* 98:384–395.
- Helgason, T., J. Merryweather, J. Denison, P. Wilson, J. Young, y A. Fitter. 2002. Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology* 90:371–384.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166–172.
- Hunt, R. 1982. *Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold Ltd.

- Hutchinson, G. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*:137–145.
- Hyatt, L. a., M. S. Rosenberg, T. G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel, y J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103:590–602.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501–528.
- Klironomos, J. N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417:67–70.
- Kowalchuk, G., y D. Buma. 2002. Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81:509–20.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, J. R. Stevens, y S. M. Cobbold. 2008. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11:980–92.
- Kulmatiski, A., J. Heavilin, y K. H. Beard. 2011. Testing predictions of a three-species plant–soil feedback model. *Journal of Ecology* 99:542–550.
- Lambers, J. H. R., y J. S. Clark. 2003. Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distributions in temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 33:783–795.
- Liancourt, P., F. Viard-Crétat, y R. Michalet. 2009. Contrasting community responses to fertilization and the role of the competitive ability of dominant species. *Journal of Vegetation Science* 20138–147.
- Marschner, P., C. Yang, y R. Lieberei. 2001. Soil and plant specific effects on bacterial community composition in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry* 33:1437–1445.
- Martorell, C., y R. P. Freckleton. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102:74–85.
- Martorell, C., y M. Martínez-López. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos* 123:225–231.
- McCarthy-Neumann, S. 2008. Plant-soil feedbacks in temperate and tropical forests. ProQuest.
- McCarthy-Neumann, S., y R. K. Kobe. 2010. Conspecific plant-soil feedbacks reduce survivorship and growth of tropical tree seedlings. *Journal of Ecology* 98:396–407.

- Metcalf, J. C., K. E. Rose, y M. Rees. 2003. Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends in Ecology & Evolution* 18:471–480.
- Middleton, E. L., y J. D. Bever. 2011. Inoculation with a native soil community advances succession in a grassland restoration. *Restoration Ecology*:1–9.
- Miller, Z. J. 2009. The diversity-enhancing effects of plant pathogens: moving beyond the Janzen-Connell hypothesis to explore how plant species abundance drives the accumulation of pathogen species and the effects of a specialist fungal pathogen on diversity in temperate fo. University of Michigan.
- Mills, K. E., y J. D. Bever. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology* 79:1595–1601.
- Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11:15–19.
- Morris, W. F., R. a Hufbauer, A. a Agrawal, J. D. Bever, V. a Borowicz, G. S. Gilbert, J. L. Maron, C. E. Mitchell, I. M. Parker, A. G. Power, M. E. Torchin, y D. P. Vázquez. 2007. Direct and interactive effects of enemies and mutualists on plant performance: a meta-analysis. *Ecology* 88:1021–9.
- Packer, A., y K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278–281.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65–75.
- Passioura, J. 1983. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management* 7:265–280.
- Perkins, L. B., y R. S. Nowak. 2012. Soil conditioning and plant–soil feedbacks affect competitive relationships between native and invasive grasses. *Plant Ecology* 213:1337–1344.
- Petermann, J. S., A. J. F. Fergus, L. A. Turnbull, y B. Schmid. 2008. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology* 89:2399–2406.
- Phillips, J. D. 2009. Soils as extended composite phenotypes. *Geoderma* 149:143–151.
- Van der Putten, W. H., y B. A. M. Peters. 1997. How soil-borne pathogens may affect plant competition. *Ecology* 78:1785–1795.
- R Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reinhart, K. O. 2012. The organization of plant communities: negative plant-soil feedbacks and semiarid grasslands. *Ecology* 93:2377–85.
- Rejmánek, M., y D. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655–1661.
- Reynolds, H. L., A. Packer, y J. D. Bever. 2003. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84:2281–2291.
- Rose, K. E., R. L. Atkinson, L. A. Turnbull, y M. Rees. 2009. The costs and benefits of fast living. *Ecology Letters* 12:1379–1384.
- Shipley, B. 2000. Cause and correlation in biology. Page 317. Cambridge University Press, Cambridge.
- Singh, B. K., S. Munro, J. M. Potts, y P. Millard. 2007. Influence of grass species and soil type on rhizosphere microbial community structure in grassland soils. *Applied Soil Ecology* 36:147–155.
- Stenberg, B., M. Johansson, M. Pell, K. Sjö Dahl-Svensson, J. Stenström, y L. Torstensson. 1998. Microbial biomass and activities in soil as affected by frozen and cold storage. *Soil Biology and Biochemistry* 30:393–402.
- Stevenson, P. R. 2006. A test of the escape and colonization hypotheses for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology* 190:245–258.
- Swamy, V., y J. W. Terborgh. 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 98:1096–1107.
- Tan, K. 2009. Environmental soil science. Page 557. CRC Press, tercera ed. Boca Raton, FL.
- Valladares, F., y Ü. Niinemets. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237–257.
- Villarreal-Barajas, T., y C. Martorell. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science* 20:1027–1040.
- Volkov, I., J. R. Banavar, F. He, S. P. Hubbell, y A. Maritan. 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* 438:658–61.

- Volkov, I., J. R. Banavar, S. P. Hubbell, y A. Maritan. 2009. Inferring species interactions in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:13854–13859.
- Wacker, L., O. Baudois, S. Eichenberger-Glinz, y B. Schmid. 2008. Environmental heterogeneity increases complementarity in experimental grassland communities. *Basic and Applied Ecology* 9:467–474.
- Wang, X., J. Ye, B. Li, J. Zhang, F. Lin, y Z. Hao. 2010. Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research* 40:1011–1019.
- Wilson, J. B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22:184–195.
- Wilson, J. B., R. K. Peet, J. Dengler, y M. Pärtel. 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23:796–802.
- Yamazaki, M., S. Iwamoto, y K. Seiwa. 2008. Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. *Plant Ecology* 201:181–196.

Anexo

Cuadro 1.- Índice y especificaciones de los modelos elegidos.

No. de modelo	Interpretación	Especificaciones
	Intercepto	int
	Tamaño	tam
	Suelo	s
	Esterilizado	e
	Fertilizado	f
	Condición	con
1	No influye nada más que el azar	int
2	Sólo influye el tamaño	int+tam
No influye la condición		
3	Influye tanto el tamaño como el suelo	int+s+tam
4	Influye tanto el tamaño como el suelo y su interacción	int+s+tam+s:tam
No influye el suelo		
5	Influye tanto el tamaño como la microbiota	int+e+tam
6	Influyen tanto el tamaño como la microbiota y su interacción	int+e+tam+e:tam
7	Influye tanto el tamaño como los nutrientes	int+f+tam
8	Influyen tanto el tamaño como los nutrientes y su interacción	int+f+tam+f:tam
9	Influyen tanto el tamaño como los patógenos y los nutrientes	int+con+tam
10	Influyen tanto el tamaño como los patógenos, los nutrientes y su interacción	int+con+tam+con:tam
Influye el suelo y las interacciones con los factores especificados		
11	Influye tanto el tamaño como la microbiota	int+s+e+tam+s:e
12	Influyen tanto el tamaño como la microbiota y su interacción	int+s+e+tam+s:e+s:tam+e:tam
13	Influye tanto el tamaño como los nutrientes	int+s+f+tam+s:f
14	Influyen tanto el tamaño como los nutrientes y su interacción	int+s+f+tam+s:f+s:tam+f:tam
15	Influyen tanto el tamaño como los patógenos y los nutrientes	int+s+con+tam+s:con
16	Influyen tanto el tamaño como los patógenos, los nutrientes y su interacción	int+s+con+tam+s:con+s:tam+con:tam
Influye el suelo, pero no tiene interacciones con los factores especificados		

17	Influye tanto el tamaño como la microbiota	int+s+e+tam
18	Influyen tanto el tamaño como la microbiota y su interacción	int+s+e+tam+s:tam+e:tam
19	Influye tanto el tamaño como los nutrientes	int+s+f+tam
20	Influyen tanto el tamaño como los nutrientes y su interacción	int+s+f+tam+s:tam+f:tam
21	Influyen tanto el tamaño como los patógenos y los nutrientes	int+s+con+tam
22	Influyen tanto el tamaño como los patógenos, los nutrientes y su interacción	int+s+con+tam+s:tam+con:tam

Cuadro 2 – Valores de AIC estimados para cada modelo en el análisis del crecimiento en el experimento en campo. W= peso de Akaike. Los números en negritas son los modelos con ΔAIC menor a 2. Las celdas con el borde negro son los modelos con el menor valor de AIC.

#	Modelo	AIC Bouteloua	AIC Microchloa	AIC Richardia	W Bouteloua	W Microchloa	W Richardia
1	nulo	270.54867	1067.12811	309.107931	5.6552E-06	2.651E-20	1.7717E-14
2	solo tam	246.804404	977.622345	246.750719	0.80993379	0.72333139	0.6152904
3	suelo	250.66047	980.788084	248.573957	0.11779193	0.1485614	0.24726864
4	suelo2	251.637529	981.084345	249.748519	0.07226863	0.12810721	0.13744096

Cuadro 3 – Valores de AIC estimados para cada modelo en el análisis de la supervivencia en el experimento en campo. W= peso de Akaike. Los números en negritas son los modelos con ΔAIC menor a 2. Las celdas con el borde negro son los modelos con el menor valor de AIC.

#	Modelo	AIC Bouteloua	AIC Microchloa	AIC Richardia	W Bouteloua	W Microchloa	W Richardia
1	nulo	154.065199	1569.75845	264.267038	3.4098E-06	3.8162E-11	3.1966E-05
2	solo tam	129.666884	1540.63291	246.699201	0.67725242	8.0567E-05	0.20868735
3	suelo	131.432483	1531.85484	244.711554	0.2801274	0.00649072	0.56377804
4	suelo2	135.198476	1521.79326	246.526551	0.04261677	0.99342871	0.22750265

Cuadro 4 – Valores de AIC estimados para cada modelo en el análisis del crecimiento en el experimento en laboratorio. W= peso de Akaike. Los números en negritas son los modelos con ΔAIC menor a 2. Las celdas con el borde negro son los modelos con el menor valor de AIC.

#	Modelo	AIC	AIC	AIC	W	W	W
		Bouteloua	Microchloa	Richardia	Bouteloua	Microchloa	Richardia
1	nulo	705.326867	788.712022	1477.97976	2.50262E-92	1.3029E-120	1.127E-151
2	solo tam	290.067579	239.931113	812.101562	0.037222314	0.191062651	4.42121E-07
3	suelo	291.342972	242.688413	798.239639	0.019672314	0.04813222	0.000452501
4	suelo2	287.476583	240.587667	786.744486	0.135966213	0.137596401	0.141827527
5	patog	292.111628	241.701565	812.664367	0.013395037	0.078836443	3.3368E-07
6	patog2	289.417044	243.690685	814.471995	0.051530626	0.029160522	1.35148E-07
7	nutr1	289.748002	240.313305	812.026391	0.043671566	0.157827963	4.59055E-07
8	nutr2	290.986992	242.186559	812.94682	0.023504743	0.06186031	2.89732E-07
9	p+n	289.065903	242.302856	810.594211	0.06142069	0.058365795	9.39417E-07
10	p+n2	292.268373	246.108773	813.611788	0.012385317	0.008703905	2.07778E-07
11	patog	286.009569	245.327762	801.234366	0.283132092	0.012861999	0.000101233
12	patog2	289.260937	243.582553	788.536082	0.055713894	0.030780509	0.057905575
13	nutr1	294.258063	247.143313	802.057665	0.004579852	0.005188796	6.70727E-05
14	nutr2	296.130448	246.208717	791.191404	0.001795842	0.00827964	0.015350576
15	p+n	287.914368	248.702702	803.27268	0.109236385	0.002379301	3.6535E-05
16	p+n2	291.174633	248.059083	790.669281	0.021399798	0.003282537	0.019929764
17	patog	289.149417	244.574864	797.638048	0.058908745	0.018741234	0.000611299
18	patog2	292.552502	244.009226	784.874525	0.010745073	0.024867087	0.361258019
19	nutr	291.267208	243.160953	799.68036	0.020431836	0.038003632	0.000220177
20	nutr2	293.388044	242.242645	789.716199	0.007075768	0.060149634	0.032096769
21	p+n	290.816381	245.104524	797.527855	0.025597829	0.014380827	0.000645924
22	p+n2	295.379583	245.925624	784.829439	0.002614066	0.009538594	0.36949422

Cuadro 5 – Valores de AIC estimados para cada modelo en el análisis de la supervivencia en el experimento en laboratorio. W= peso de Akaike. Los números en negritas son los modelos con ΔAIC menor a 2. Las celdas con el borde negro son los modelos con el menor valor de AIC.

#	Modelo	AIC	AIC	AIC	W	W	W
		Bouteloua	Microchloa	Richardia	Bouteloua	Microchloa	Richardia
1	nulo	532.016129	505.359925	503.2481	7.77E-28	2.57642E-18	1.82754E-26
2	solo tam	419.838781	449.286578	411.1124	0.00177591	3.86536E-06	1.85729E-06
3	suelo	420.295799	434.090935	403.2629	0.00141312	0.007706935	9.40537E-05
4	suelo2	422.462141	426.656925	406.7071	0.00047837	0.317070889	1.68065E-05
5	patog	415.005851	449.853301	410.16	0.01990113	2.91157E-06	2.99013E-06
6	patog2	415.723307	450.847966	406.709	0.01390222	1.77067E-06	1.67906E-05
7	nutr1	413.016041	448.902129	400.3591	0.05382196	4.68459E-06	0.000401724
8	nutr2	409.047501	447.249589	401.274	0.39148674	1.07033E-05	0.00025425
9	p+n	413.192228	450.606933	402.3216	0.04928343	1.99746E-06	0.000150583
10	p+n2	411.165437	450.819625	399.4608	0.13577288	1.79594E-06	0.000629494
11	patog	418.388832	434.458647	403.2186	0.00366668	0.006412598	9.61603E-05
12	patog2	421.579437	428.024095	403.3251	0.00074378	0.160058668	9.11737E-05
13	nutr1	413.249515	436.083267	385.3807	0.0478918	0.002846114	0.60653066
14	nutr2	412.463477	429.129392	389.3041	0.07094916	0.09210157	0.101039457
15	p+n	417.457246	437.533392	390.5032	0.00584203	0.001378357	0.055476589
16	p+n2	418.838822	430.434026	390.7684	0.00292792	0.047969956	0.048587248
17	patog	415.933991	435.352127	402.2624	0.01251223	0.004102204	0.000155107
18	patog2	418.98481	430.133309	401.59	0.00272181	0.055753125	0.000217091
19	nutr	413.920414	434.253446	391.1082	0.03424344	0.007105473	0.040995451
20	nutr2	411.887041	427.136413	395.0065	0.09464961	0.249480733	0.00583755
21	p+n	414.255571	436.184843	393.0857	0.02896003	0.002705176	0.015252007
22	p+n2	414.391605	430.549424	393.5403	0.02705575	0.045280474	0.012150996