



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CONTRIBUCIÓN DE LOS FACTORES BIÓTICOS Y  
ABIÓTICOS A LA REGULACIÓN POBLACIONAL DE  
DIFERENTES ESPECIES DE HIERBAS EN UN PASTIZAL  
SEMIÁRIDO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**REGINA SÁNCHEZ SOSA Y HERNÁNDEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**

**MÉXICO D.F. NOVIEMBRE DE 2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Sánchez Sosa  
y Hernández  
Regina  
56612346  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
402117083

### 2. Datos del tutor

Dr.  
Martorell  
Delgado  
Carlos

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Zavala  
Hurtado  
José Alejandro

### 4. Datos del sinodal 2

Dr.  
González  
Liceaga  
Edgar Javier

### 5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Gómez de Silva  
Garza  
Andrés

### 6. Datos del sinodal 4

Biól.  
Queijeiro  
Bolaños  
Mónica Elisa

### 7. Datos del trabajo escrito

Contribución de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional de diferentes especies de hierbas en un pastizal semiárido  
56p  
2014

## ÍNDICE

1. Introducción.....	4
1.1. Factores bióticos y regulación poblacional.....	4
a. Competencia.....	5
b. Interacciones positivas.....	6
c. Dispersión por semillas.....	7
1.2. Contribución de factores abióticos a la regulación poblacional.....	8
a. Disponibilidad de recursos.....	8
b. Filtros ambientales.....	9
1.3 ¿Qué determina la influencia de los factores bióticos y abióticos en la regulación poblacional?.....	10
a. Regulación poblacional en especies anuales y perennes.....	10
b. Conservadurismo de nicho.....	11
1.4 Consideraciones metodológicas.....	12
2. Objetivos.....	17
3. Métodos.....	19
3.1 Sitio de estudio y diseño.....	19
3.2 Factores bióticos y abióticos.....	21
a) Densidad poblacional de conoespecíficos en el vecindario.....	21
b) Interacciones ecológicas: Competencia intraespecífica, interespecífica y facilitación.....	22
c) Precipitación.....	22
d) Profundidad del suelo.....	23

3.3 Implantación de las redes neuronales artificiales.....	23
3.4 Análisis de pesos de conexión.....	25
3.5 Análisis estadístico.....	26
4. Resultados.....	32
4. 1. Contribución de los factores abióticos y bióticos a la regulación poblacional.....	33
4.2. Factores de regulación poblacional dependiendo del ciclo de vida.....	34
4.3. Factores de regulación poblacional dependiendo de la familia.....	35
4.4. Conservadurismo de nicho.....	35
5. Discusión.....	36
5.1 Las redes neuronales artificiales como herramienta para modelar la regulación poblacional .....	36
5.2 Verificación de hipótesis de la teoría ecológica mediante el análisis de pesos de las redes neuronales artificiales.....	37
a. Diferencias en contribución de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional.....	38
b. Contribución de factores en la regulación de poblaciones en especies con diferentes ciclos de vida.....	41
c. Contribución de factores en la regulación de poblaciones en especies de diferentes familias.....	42
d. Conservadurismo de nicho.....	42
6. Referencias.....	44

## Contribución de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional de diferentes especies de hierbas en un pastizal semiárido

### 1. Introducción

Una pregunta central para la ecología es conocer cómo contribuyen diferentes factores a la regulación de las abundancias de las especies. La regulación poblacional se refiere a las restricciones al tamaño de una población como consecuencia de las interacciones bióticas, así como de los factores ambientales (Begon et al. 2005, Lima 1995).

Actualmente, la contribución relativa de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional no es clara. Tampoco se sabe con exactitud si la importancia de los dos tipos de factores varía entre especies, ni cuáles son las causas de dicha variación. Se ha propuesto que la importancia de estos factores puede variar dependiendo de las historias de vida (Garnier 1992, Grime 1977, Pitelka 1977), de las relaciones filogenéticas entre los taxa (Crisp & Cook 2012, Freckleton et al. 2002, Losos 2008, Mayfield & Levine, 2010), o como consecuencia de otras características de las especies y poblaciones. Por ejemplo, si las especies muestran conservadurismo de nicho (Losos, 2008), se esperaría que las especies emparentadas compitieran fuertemente entre ellas, lo que podría incrementar la importancia de los factores bióticos en la regulación poblacional.

#### *1.1 Factores bióticos y regulación poblacional*

Los factores bióticos incluyen todos los factores vivos tienen un efecto sobre los organismos de una comunidad (Perry & Goodall 1979). Entre los factores bióticos que contribuyen de manera importante a la regulación poblacional se encuentran interacciones ecológicas como la competencia (tanto intraespecífica como interespecífica), y las interacciones positivas, como el nodricismo y la dispersión de semillas.

### a. Competencia

Dos poblaciones compiten cuando un aumento en la densidad de una población lleva a una disminución en la densidad de la otra y vice versa. Esta competencia puede ser interespecífica cuando las poblaciones pertenecen a especies diferentes, o intraespecífica si las dos poblaciones pertenecen a la misma especie (May & McLean 2007). La competencia intraespecífica puede ser muy intensa y es la causa más importante de regulación biótica en una población (Begon et al. 2005).

La competencia intraespecífica, es denso-dependiente, es decir, establece una relación entre la adecuación de los individuos (y por lo tanto la tasa de crecimiento poblacional) y el tamaño de la población (McKenzie 2001). La regulación de la población en respuesta a la competencia intraespecífica se da de la siguiente manera. Una población comienza a crecer en un espacio en que los recursos son limitados. Los individuos de dicha población tienen requerimientos de recursos similares y generalmente interactúan a través del consumo del recurso limitante. Aquéllos que no tienen acceso al recurso mueren o reducen su fecundidad, lo cual resulta en menos individuos en la población. Así, al momento de la fundación de una población, los recursos son abundantes, la tasa de mortalidad es mínima y la reproducción puede llevarse a cabo de modo rápido. La población aumenta geométricamente hasta que se alcanza el máximo número de individuos que el ambiente puede soportar sosteniblemente, es decir, hasta que se alcanza la capacidad de carga. En este punto, la tasa de crecimiento poblacional es cero y se estabiliza el tamaño de la población (Begon et al. 2005, May & McLean 2007). De este modo, un factor regulatorio clave en las poblaciones es la disminución de la adecuación en respuesta a un aumento de la densidad poblacional debida a la reducción en la disponibilidad de los recursos (McKenzie 2001).

La competencia interespecífica es una interacción negativa en la que especies diferentes se inhiben mutuamente ya que los individuos de diferentes especies consumen el mismo o los mismos recursos limitantes. La competencia interespecífica

también es un fenómeno denso-dependiente, en el cual el aumento en la abundancia de una especie lleva a una disminución de la tasa de crecimiento de la otra (McKenzie 2001, May & McLean 2007).

Aunque los cambios en la densidad de una especie probablemente causen cambios en las tasas de crecimiento de las otras, este efecto raramente es directo. Más bien, un aumento en la densidad de una especie lleva a menudo a un aumento en el consumo de los recursos limitantes y a una menor disponibilidad de los mismos. Los bajos niveles de recursos, a su vez, influyen en las tasas de crecimiento de otras especies. Así, un aspecto clave presentado en la teoría de competencia por recursos es que las especies interactúan solamente mediante sus efectos sobre los recursos compartidos (Chesson 2000, Tilman 1980). Ya que todas las plantas requieren los mismos recursos para sobrevivir y reproducirse, incluyendo agua, luz, espacio y elementos biológicamente disponibles, se esperaría que la competencia entre ellas fuese intensa (McKenzie 2001, Tilman 2007), representando un factor de regulación poblacional importante.

#### b. Interacciones positivas

Las interacciones positivas se refieren a los efectos positivos de una especie de planta sobre otra. La facilitación es un tipo de interacción positiva y es un concepto indispensable para tener una visión completa de la estructura y la organización de los sistemas ecológicos (Bruno et al. 2003). Para varias especies, la biomasa, la reproducción y el crecimiento son mayores cuando hay otras plantas cerca (Callaway et al. 2002, Bruno et al. 2003). En comunidades vegetales con baja disponibilidad de recursos, además de la competencia, se presentan fuertes interacciones positivas. Una explicación de este fenómeno es que las plantas establecidas podrían disminuir los efectos negativos del estrés ambiental sobre sus vecinos (Brooker et al. 2008).

El nodricismo comprende interacciones positivas en las cuales las plántulas se benefician de un microambiente creado por las plantas vecinas que le brindan sombra

(Callaway et al. 2002, Bruno et al. 2003). La presencia de las plantas adultas proporciona a las plántulas protección contra el calor y la luz solar, una mayor humedad del suelo, tasas más altas de filtración y menos evaporación, más nutrientes en el suelo, protección de animales rumiantes, soporte físico, menor compactación y erosión del suelo, y protección durante periodos de heladas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Villarreal-Barajas & Martorell 2009). Para las plantas que habitan en zonas áridas, semiáridas y desérticas, la mejora del ambiente físico producida por las nodrizas representa un factor importante en la dinámica de poblaciones (Flores & Jurado 2003, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

### c. Dispersión por semillas

Otro factor biótico que puede tener una influencia en el tamaño de las poblaciones, es la dispersión de semillas. La dispersión se refiere al movimiento de una semilla, grano de polen o fruto desde la planta madre (Howe & Smallwood 1982). Una baja dispersión de semillas, es decir, el hecho de que las semillas liberadas viajen solamente cortas distancias, puede llevar a un aumento en la intensidad de la competencia de las interacciones con individuos de la misma especie (Rees et al. 1996, Turnbull 2000). La densidad poblacional en el vecindario de una planta y la distancia que las semillas pueden transportarse determinan las probabilidades de dispersión (Martorell & Freckleton 2014, Martorell & Martínez-López 2014). La dispersión es determinante en la dinámica poblacional, ya que define el tamaño de la población (Hanski 1998, Hanski & Gilpin 1991).

Los efectos que tiene la liberación de semillas sobre el tamaño de una población son de importancia fundamental para la regulación de la diversidad biológica vegetal de los pastizales (Foster & Tilman 2003, Turnbull et al. 2000). Ésta puede depender de varios procesos relacionados con la dispersión y que operan a diferentes escalas, tales como segregación espacial de las poblaciones dentro de la comunidad, los límites en producción de semillas de las especies, la dispersión limitada alrededor de plantas parentales, el aislamiento de nuevas fuentes de semillas

en la zona y la diversidad de la biota regional (Grubb 1977, Harper 1977, Pacala & Levin 1997, Primack & Miao 1992, Zobel et al. 2000).

### *1.2 Contribución de factores abióticos a la regulación poblacional*

Como se mencionó anteriormente, además de las interacciones biológicas, existen otros factores ambientales o abióticos que desempeñan un papel importante en la regulación de las poblaciones. Entre éstos se encuentran la disponibilidad de recursos y los filtros ambientales. Ambos se describen a continuación.

#### a. Disponibilidad de recursos

En general, una baja disponibilidad de recursos se debe a una baja oferta o a un alto consumo por parte de las especies competidoras (Reznick et al. 2002). Una reducción en la disponibilidad de recursos limitantes puede llevar a la disminución de la adecuación en una población, por lo que es un elemento determinante en la regulación poblacional (McKenzie 2001). En zonas áridas, la disponibilidad de agua y la profundidad del suelo son recursos limitantes que determinan la regulación poblacional (Cody 1986, Noy-Meir 1973, Schwinning 2004).

La variabilidad interanual en la precipitación desempeña un papel importante en la dinámica poblacional de las plantas en zonas áridas (Noy-Meir 1973, Schwinning 2004), ya que la precipitación determina en gran medida la disponibilidad de agua, un recurso limitante importante dichos ambientes. Por lo tanto, una disminución en la precipitación reduce el contenido de agua en el suelo y probablemente aumente la intensidad de la competencia, reduciendo el éxito de las plantas jóvenes (Davis 1998). En cambio, un año particularmente lluvioso aumenta el contenido de agua en suelo y favorece a las plántulas, ya sea mediante un descenso en la competencia por agua o por un mejor acceso a nutrientes minerales (Blumenthal 2006, Davis 1998, Tilman 1980, Hobbs & Mooney, 1985).

La profundidad del suelo también es un factor importante en la regulación poblacional de las plantas. Los suelos más profundos pueden retener la humedad por más tiempo (Villarreal-Barajas & Martorell 2009). También puede determinar la dispersión de semillas de las plantas. Los niveles de adecuación en suelos profundos y sombreados pueden ser lo suficientemente altos para que el costo de dispersarse sea mayor que el costo de no dispersarse y competir en el mismo sitio (Martorell & Martínez-López 2014). Debido a que las plantas tienen morfologías de raíces diferentes, una mayor profundidad de suelo permite la obtención de agua a diferentes profundidades, disminuyendo la competencia (Cody 1986).

#### b. Filtros ambientales

El tamaño de las poblaciones puede estar causado por diferentes factores de mortalidad denso-independiente (Reznick, 2002). Éstos representan filtros ambientales. Uno de estos filtros puede ser el disturbio, es decir, a un evento discreto y puntual de mortalidad de uno o más individuos (Sousa, 1984), con causas naturales (por ejemplo, huracanes, incendios o herbivoría) o como consecuencia de actividades antropogénicas (ganadería intensiva, tala o extracción de productos no maderables), que produce pérdida de biomasa vegetal (Grime 1974). El disturbio es un elemento determinante de la composición de los ecosistemas (Sousa 1984) y puede tener consecuencias como la introducción recursos adicionales a la comunidad (por ejemplo nutrientes de una inundación), reducción de la cobertura, estimulación de la mineralización, pérdida de nutrientes, compactación de suelo, erosión, promoción de la propagación de alguna plaga o epidemia, cambios en presión por pastoreo y la eutroficación antropogénica (D'Antonio 1993, Grime 1974, 1988, Davis 2000, Hobbs & Atkins 1988, Villarreal-Barajas & Martorell 2009). Todo esto tiene repercusiones sobre el tamaño de las poblaciones y la competencia entre especies (Davis et al. 1998).

### 1.3 ¿Qué determina la influencia de los factores bióticos y abióticos en la regulación poblacional?

#### a. Regulación poblacional en especies anuales y perennes

La teoría de poblaciones refleja el hecho de que las plantas presentan disyuntivas (*trade-offs*) que frecuentemente definen estrategias diferentes en cuanto a sus ciclos de vida (Tilman 1987). Un ejemplo de estas estrategias son aquellas que presentan las plantas con ciclos de vida anuales y perennes

Las plantas anuales completan sus ciclos en un solo año. Sus poblaciones están reguladas por factores bióticos denso-dependientes, como la competencia intraespecífica e interespecífica (Allen & Allen 1984, Rice 1989, Watkinson & Harper 1978). Dichas plantas compiten por el acceso a nichos de regeneración, que son especialmente importantes ya que cada año deben establecerse de nuevo (May & McLean, 2007). En términos de los factores abióticos, se ha especulado que la forma de vida anual será exitosa en ambientes poco favorables como las zonas semiáridas o en zonas de disturbio ecológico (Grime 1977, Pitelka 1977). Muchas de ellas son ruderales, es decir, son las primeras en colonizar zonas afectadas por disturbios naturales o antropogénicos y, por lo tanto, son pobres competidoras en comparación con otras especies (Grime 1977). Su dinámica poblacional depende fuertemente de cambios en condiciones del tiempo, o del disturbio. Estas fluctuaciones se reflejan en la producción de semillas (Hooper & Vitousek 1998, Rees et al. 1996), ya que de eso depende que sobrevivan de un año a otro.

A diferencia de las plantas anuales, las especies con ciclos de vida perenne viven varios años. Pueden florecer y producir semillas por varias temporadas de crecimiento. Muchas de ellas tienen características que las hacen mejores competidoras o les permiten crecer en sitios donde la disponibilidad de ciertos recursos es baja. Entre tales características se cuentan las tasas de crecimiento lentas, presencia de hojas y raíces durante todo el año, favorecimiento del hábito de hojas

suculentas, órganos de larga vida, pocas flores y bajas tasas de rotación de carbono, nutrientes y agua (Grime 1977, Williams & Ehleringer 2000). En consecuencia, estas plantas no responderían rápidamente a las fluctuaciones ambientales, tal como lo hacen las anuales.

#### b. Conservadurismo de nicho

La historia evolutiva de los miembros de las comunidades biológicas en ocasiones se comparte. Las especies emparentadas cercanamente comparten características heredables. Los ecólogos, de acuerdo con esta perspectiva, han planteado la hipótesis de que las especies con una relación de parentesco estrecha son ecológicamente similares (Crisp & Cook 2012, Losos 2008). Por lo tanto, es de esperarse que, si las poblaciones de una especie están reguladas por un cierto factor biótico o abiótico, esta característica se comparta con sus parientes cercanos. Esto lleva a una fuerte competencia entre especies emparentadas, bajo la suposición de que éstas son ecológicamente similares y, por lo tanto, deben competir por los mismos recursos (Losos 2008).

Así, el conservadurismo de nicho se da cuando especies emparentadas cercanamente difieren menos en sus requerimientos ecológicos de lo que se esperaría si la diversificación ocurriera de acuerdo con un fenómeno de deriva no restringida (Losos 2008). Es importante mencionar que el conservadurismo filogenético de nicho es un patrón, no un proceso, y que se encuentra solamente en algunos linajes y caracteres (Losos 2008, Crisp & Cook 2012, Freckleton et al 2002). Aunque en muchos estudios se han encontrado estos patrones (Kozak et. Al 2005, Rickfels & Renner 1994, Royer et al. 2003), en otros se ha observado casos en que especies ecológicamente similares pero no emparentadas coexisten en una comunidad (Rickfels 2005, Vermeij & Dudley 2000, Kraft et al. 2007)

#### *1.4 Consideraciones metodológicas*

El estudio de cómo las interacciones ecológicas determinan el tamaño de las poblaciones ha estado dominado por los modelos matemáticos. Éstos generalmente se desarrollan de modo que las funciones y variables que los componen representen los procesos ecológicos (Kot 2001, Otto & Day 2007). Gracias a que recientemente se han desarrollado nuevos métodos estadísticos y computadoras más potentes, ahora es posible parametrizar dichos modelos con datos reales (Bolker 2008, Mangel & Hilborn 1997). Hay algunos problemas que son más apropiados para una solución algorítmica tales como operaciones aritméticas. En otras ocasiones, la solución a un problema puede ser muy compleja, pero, gracias a que se cuenta con grandes números de casos, es posible inferir patrones (Dayhoff & DeLeo 2001). Estos problemas son más apropiados para la aplicación de herramientas tales como las redes neuronales, los algoritmos genéticos, o los sistemas expertos. Las redes neuronales artificiales se han comenzado a aplicar de manera relativamente reciente al estudio de la regulación poblacional y de las interacciones ecológicas (Brosse 1999, Gevrey et al. 2003, Lek et al. 1996, Olden 2000, Özesmi & Özesmi 1999, Özesmi et al. 2006, Pearson et al. 2002, Tan & Smeins 1996).

Las redes neuronales artificiales son herramientas de la inteligencia artificial que aprenden y procesan información automáticamente. Se inspiran en el comportamiento de las redes neuronales biológicas. Con ellas se busca que las máquinas den respuestas similares a las del cerebro humano, que tiene una gran capacidad de generalización (Dayhoff & DeLeo 2001).

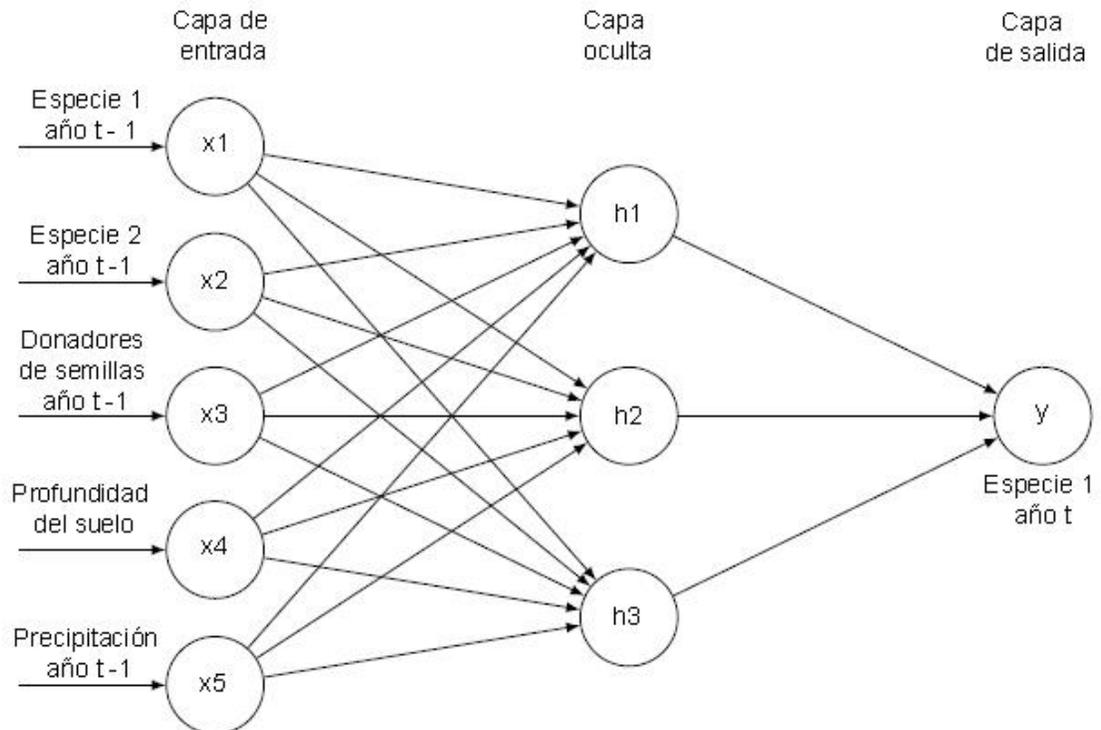
Las redes neuronales artificiales, al contrario de los modelos lineales generalizados, no requieren especificar el tipo de relación que existe entre las variables independientes y las dependientes (Hornik et al. 1989). Gracias a su habilidad para aprender a hacer alguna tarea basándose en los datos dados para el entrenamiento, pueden establecer por ellas mismas las relaciones entre dichas variables. Esto hace que las redes neuronales artificiales sean herramientas de

modelaje poderosas que permiten capturar y representar relaciones complejas no lineales en un conjunto complejo de datos (Günther & Fritsch 2010, Hapudanya 2010, Olden 2010).

Las redes neuronales artificiales son conjuntos o capas de unidades (neuronas) interconectadas. Una capa de unidades en una red de capas múltiples está compuesta por neuronas que trabajan en paralelo para resolver un problema específico.

(Mehrotra 1997) Se puede decir que las redes neuronales artificiales aprenden de ejemplos. Las redes neuronales artificiales normalmente consisten de tres capas de neuronas: la capa de entrada, la capa de neuronas ocultas y la capa de salida (Figura 1). De esta manera, la red neuronal recibe una serie de datos correspondientes a las variables de entrada o variables predictoras, a partir de las cuales se predicen los valores correspondientes a una o varias variables de salida, que representan a la solución del problema (Hornik et al. 1989, 1991). La capa oculta de una red permite representar modelos más complejos al capturar las dependencias no lineales entre las variables. Una red neuronal sin capa oculta sería equivalente a un modelo de regresión lineal (Levin 1990). Se ha demostrado que una red de tres capas con un número suficiente de unidades ocultas puede aproximar cualquier función continua a cualquier grado de exactitud (Hornik et al. 1989)

Figura 1: Red neuronal de tres capas, donde  $x1-x5$  representa las neuronas de la capa de entrada,  $h1-h3$  representa las neuronas de la capa oculta y  $y$  representa la neurona de la capa de salida de la red. No se representan todas las neuronas usadas en este trabajo, aunque se ilustran algunas de ellas.



El cerebro humano aprende adaptando la fuerza de las conexiones sinápticas (Kandel 1991). De manera similar, los pesos, es decir los valores de las diferentes conexiones entre las capas de las redes neuronales artificiales, se ajustan para resolver el problema que se presenta. Enseñar o entrenar es el término que se utiliza para describir el proceso de encontrar los valores de estos pesos (Dayhoff & DeLeo 2001). El aprendizaje ocurre cuando hay un valor meta asociado con cada entrada del conjunto de entrenamiento. El valor meta surge de los valores reales o empíricos del modelo. La salida de la red se compara con el valor meta y esta diferencia se utiliza para entrenar a la red (modificar los pesos). Un aspecto importante es el problema de

convergencia de errores. Esto se refiere a la minimización de errores entre los valores de las unidades deseados y aquéllos producidos. El objetivo es determinar un conjunto de pesos de conexión entre las neuronas que minimice el error (Dayhoff & DeLeo 2001).

Se entiende por generalización a la habilidad de una red neuronal de almacenar en sus pesos características que le son comunes a todos los patrones que se usaron durante la fase de entrenamiento, para poder así predecir valores de salida a partir patrones a los que no ha estado expuesto (Haykim 1994, Levin 1990). Las entradas de la red neuronal durante el entrenamiento deben contener suficiente información para permitir una buena generalización. Esto ocurre cuando los ejemplos de entrenamiento son lo suficientemente representativos del dominio del cual forman parte. Además, el número de casos utilizados para el entrenamiento debe ser lo suficientemente grande (Dayhoff & DeLeo 2001).

En varios estudios en los que se modela la presencia o abundancia de especies en las comunidades a partir de factores bióticos o abióticos, se ha encontrado un mejor desempeño utilizando redes neuronales artificiales que modelos lineales (Brosse 1999, Gevrey et al. 2003, Lek et al. 1996, Olden 2000, Özesmi & Özesmi 1999, Özesmi et al 2006, Pearson et al. 2002, Tan & Smeins 1996).

Debido a que no parten de funciones preestablecidas que pretenden retratar los procesos biológicos subyacentes, es difícil interpretar biológicamente las redes neuronales artificiales. Sin embargo, se ha desarrollado una serie de métodos que permiten conocer el efecto de las variables de entrada sobre la variable dependiente en la red neuronal (Gevrey et al. 2003, Olden & Jackson 2002, Olden et al 2004). Esto es importante porque permite determinar qué variables son más o menos importantes en la determinación de los tamaños poblacionales. Lo anterior permite evaluar la relevancia de los factores bióticos y abióticos, o bien determinar si una especie puede interactuar de modo positivo o negativo con otra.

Es importante evaluar el desempeño de diferentes métodos que permiten analizar la respuesta de la regulación poblacional ante la variación en diferentes factores bióticos o abióticos. Un modo de poner a prueba estas herramientas es compararlas con los resultados esperados según la teoría ecológica. En esta tesis se utilizan las redes neuronales artificiales para modelar la regulación poblacional, y se ponen a prueba los resultados evaluando si éstos son congruentes con lo esperado a partir de la teoría ecológica.

Hemos visto que tanto los factores bióticos y los abióticos juegan un papel central en la regulación poblacional. Sin embargo, su contribución relativa y las causas de la variación de esta contribución entre especies no son claras. La influencia de factores bióticos y abióticos en la regulación poblacional de plantas es un tema de gran relevancia en la ecología, aunque hay pocos estudios ecológicos que hayan abordado este problema (Laughlin & Abella 2007, Mitchell et al 2006, Naeem & Wright 2003). En este trabajo se busca conocer los factores bióticos y abióticos que determinan la regulación poblacional en un pastizal semiárido, y se analiza si éstos varían dependiendo del ciclo de vida o la filogenia de las especies. Para ello, se utilizan las redes neuronales artificiales y se busca comprobar la utilidad de dicha herramienta aplicada a un problema en el contexto de la teoría ecológica.

## 2. Objetivos

### *Objetivo general*

Determinar la contribución de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional de diferentes especies de hierbas en un pastizal semiárido y comprobar la utilidad de las redes neuronales artificiales para este fin.

### *Objetivos particulares*

1. Poner a prueba las redes neuronales artificiales como herramienta para predecir la densidad poblacional a partir del efecto de factores bióticos y abióticos.

2. Determinar mediante el análisis de pesos de las redes neuronales artificiales si se cumplen diferentes hipótesis de la teoría ecológica (conservadurismo de nicho, características de ciclo de vida, relaciones de parentesco, entre otros) en relación con la comunidad de un pastizal semiárido. En particular, se examinan las siguientes hipótesis:

a) Los factores bióticos y los abióticos difieren en su importancia para la regulación poblacional de las especies.

b) La densidad poblacional de las especies perennes depende fuertemente de la densidad en el año anterior debido a que, gracias a la supervivencia de los individuos de un año al otro, ambas densidades son semejantes. Por el contrario, las plantas anuales dependen más fuertemente que las perennes de la dispersión de semillas desde áreas aledañas, es decir, de la densidad de conoespecíficos en el vecindario en el año  $t-1$ . La competencia será un factor más importante de regulación poblacional en plantas con ciclos de vida perennes que en plantas con ciclos de vida anuales.

c) La regulación poblacional de las plantas de la misma familia están reguladas por los mismos factores bióticos y abióticos, y éstos son diferentes entre familias distantes filogenéticamente.

d) La competencia entre especies pertenecientes a una misma familia (que tienen requerimientos similares) tiene un papel más importante en la regulación poblacional que la competencia entre especies de familias diferentes.

### 3. Métodos

#### 3.1 Sitio de estudio y diseño

Los datos provienen de un pastizal semiárido ubicado en Concepción Buenavista, Oaxaca. Esta localidad recibe una precipitación anual de 530 mm y una temperatura media de 16.3°C (Servicio Meteorológico Nacional, s/f). La profundidad del suelo es generalmente menor a 20 cm. La comunidad es muy rica, con alrededor de 200 especies, incluyendo especies perennes y anuales. La mayoría de las especies son herbáceas y miden menos de 5 cm de altura y diámetro, con la excepción algunos zacatones y arbustos que pueden cubrir hasta 15 cm de diámetro (Martorell & Freckleton, 2014).

Se colocaron al azar 16 cuadros de 1 × 1 m en cuatro sitios de una hectárea. Se registró el número de individuos de todas las especies en veinte cuadros de 10 × 10 cm escogidos al azar dentro de cada cuadro de 1 m<sup>2</sup>. Se escogió esta unidad de muestreo porque es probable que refleje la escala en la cual ocurren las interacciones entre especies herbáceas muy pequeñas (Freckleton & Watkinson 2001, Villareal-Barajas & Martorell 2009). Se registró el número de individuos de 27 especies o grupos funcionales (Tabla 2) a lo largo de siete años (2001–2007). Las especies empleadas fueron las 18 más abundantes, mientras que las especies restantes debieron agruparse en nueve grupos funcionales para contar con datos suficientes.

En los años en que se realizó este estudio la precipitación anual fue menor a aquélla de los de los cincuenta años anteriores (Tabla 1).

Tabla 1. Precipitación anual de 2001 a 2008

Año	Precipitación mm
2001	498
2002	451
2003	488
2004	475
2005	359
2006	225
2007	170

En este estudio la profundidad del suelo se midió para cada cuadro de 10 x 10 cm. Asimismo, se obtuvieron datos de precipitación diaria de 2001 a 2008 del Servicio Meteorológico Nacional de la Comisión Nacional del Agua para la estación meteorológica de Tepelmeme de Morelos, Oaxaca.

Tabla 2. Especies y grupos funcionales empleados en este estudio.

Espece o grupo funcional	Familia	Ciclo de vida
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Poaceae	Anual
<i>Bulbostylis tenuifolia</i> (Rudge) J.F. Macbr.	Cyperaceae	Perenne
<i>Bouteloua polymorpha</i> (E. Fourn.) Columbus	Poaceae	Perenne
<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	Rubiaceae	Anual
<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth	Cyperaceae	Perenne
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	Asteraceae	Anual
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Poaceae	Perenne
<i>Plantago nivea</i> Kunth	Plantaginaceae	—
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	Asteraceae	Anual
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	Poaceae	Perenne
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson	Poaceae	Perenne
<i>Oxalis lunulata</i> Zucc.	Oxalidaceae	Perenne
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray) Standl.	Rubiaceae	Perenne
<i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze	Poaceae	Perenne
<i>Stevia ephemera</i> Grashoff	Asteraceae	Anual
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Asteraceae	Anual
<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb.	Asteraceae	Anual
<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	Asteraceae	—
Plantas rastreras	—	—
Forbias erectas	—	Anual
Rosetas con bulbo subterráneo	—	Perenne
Grupo uncional de cactáceas	—	Perenne
Arbustos	—	Perenne
Suculentas de hoja	—	Perenne
Tapetes*	—	Perenne
Graminoides solitarias	Poaceae	—
Pastos amacollados	Poaceae	Perenne

\* Tapetes: Plantas cespitosas o bien rastreras y densas que impiden el crecimiento de otras porque cubren totalmente el espacio donde crecen.

### 3.2 Factores bióticos y abióticos

En este trabajo se utilizaron diferentes factores abióticos y bióticos para estimar la densidad de las diferentes especies (Tabla 3).

Tabla 3. Factores abióticos y bióticos.

Factores abióticos	Factores bióticos
Precipitación durante la temporada de lluvias (abril a septiembre) del año actual corresponden al periodo de crecimiento.	Competencia intraespecífica: Densidades de la misma especie en el año anterior
Precipitación total en el año anterior abarca el periodo de germinación de las plantas, supervivencia y producción de nuevas semillas.	Competencia interespecífica e interacciones positivas: Densidades de otras especies en el año anterior.
Profundidad del suelo define el espacio destinado para la raíz y determina la capacidad del suelo para almacenar agua.	Dispersión de semillas: Densidad poblacional de conoespecíficos en el vecindario en el año anterior determina la presencia de donadores de semillas.

#### a) Densidad poblacional de conoespecíficos en el vecindario

Las sub-poblaciones de cada cuadro de  $10 \times 10$  cm están relacionadas por medio de la dispersión. La densidad poblacional de conoespecíficos en el vecindario de cualquier cuadro y las distancias que las semillas viajen determinarán las probabilidades de dispersión. Así, la densidad poblacional de conoespecíficos en el vecindario en el año  $t-1$ , determinará la el número de donadores de semillas. Para calcular la densidad poblacional del vecindario, la densidad de individuos de la especie focal en cuadros cercanos (dentro del mismo cuadro de  $1 \text{ m}^2$ ) se ponderó por la distancia euclidiana entre el cuadro focal y los demás cuadros. Esto se hizo debido a que se espera que los

cuadros más lejanos contribuyan con menos semillas a los cuadros focales pues la mayoría de las semillas permanecen cerca de la planta madre (Nathan & Muller-Landau 2000). Así, el número de semillas que lleguen a un sitio específico ( $S$ ) debería ser proporcional al recíproco (inverso multiplicativo) de la distancia a la fuente de semillas y al número de semillas producidas:

$$S \propto \frac{N_j}{d_j}$$

donde  $N_j$  es el número de individuos (donadores de semillas) en cada cuadro  $j$  y  $d_j$  la distancia entre dicho cuadro y el cuadro focal.

b) Interacciones ecológicas: Competencia intraespecífica, interespecífica y facilitación

Otro mecanismo biótico clave de la regulación de las poblaciones es la competencia intraespecífica. Para determinar la contribución de las interacciones intraespecíficas, se tomaron en cuenta las densidades de la misma especie en el año  $t-1$ . Asimismo, debido a que la competencia interespecífica y la facilitación determinan la relación entre los cambios en la densidad de una especie y las densidades de las otras, es importante considerarlas dentro de los factores bióticos. Para determinar la contribución de las interacciones interespecíficas, se tomaron en cuenta las densidades de otras especies presentes en el cuadro de  $10 \times 10$  cm en el año  $t-1$ .

c) Precipitación

Entre los factores abióticos, se tomaron en cuenta los datos de la temporada de lluvias (abril a septiembre) del año  $t$  y la precipitación total en el año  $t-1$ . Esto se debe a que la temporada de lluvias del año  $t-1$  abarca el periodo de germinación de las plantas, supervivencia y producción de nuevas semillas que llegarán al tiempo  $t$ , mientras que las lluvias del año  $t$  corresponden al periodo de crecimiento y por lo tanto a la densidad observada ese año.

#### d) Profundidad del suelo

Otro factor abiótico limitante en la regulación poblacional que se tomó en cuenta fue la profundidad del suelo, ya que define el espacio disponible para la raíz y el volumen de suelo en el cual las plantas satisfacen sus demandas de agua y nutricionales. Además, la capacidad del suelo para almacenar agua está relacionada principalmente con la profundidad del mismo (Villarreal- Barajas & Martorell, 2009).

### *3.3 Implantación de las redes neuronales artificiales*

Para encontrar las relaciones entre factores bióticos y abióticos y las abundancias de las especies se utilizaron redes neuronales artificiales. Se diseñaron e implantaron 27 redes neuronales artificiales (las 18 especies más abundantes y 9 grupos funcionales), cada una capaz de analizar y predecir el tamaño poblacional de una especie o grupo funcional de planta (a la que en este estudio se denomina especie focal; Tabla 1) en un año dado ( $t$ ). Esta variable corresponde a la neurona de la capa de salida de la red neuronal. La predicción se efectúa a partir de factores bióticos y abióticos. Cada factor está representado por una variable independiente, que, a su vez, conforma una neurona de la capa de entrada a la red neuronal. Se omitieron los datos para los cuales tanto la profundidad del suelo como el número de individuos eran cero, ya que se trata de segmentos de roca desnuda en la cual las plantas son incapaces de crecer.

La metodología de entrenamiento de la red neuronal que se siguió en este trabajo fue la siguiente:

1. Pre-procesamiento de los datos: el comportamiento de una red neuronal depende tanto de los pesos como de la función que relaciona la entrada con la salida (función de transferencia) que está especificada para cada capa de unidades. La elección de la función de activación depende de la forma en que se

desea que sean representados los datos de salida. La función de transferencia de la capa de salida de la red se escoge típicamente para que le sea posible aceptar un dato de entrada en cualquier intervalo numérico y producir un dato de salida en un intervalo específico limitado. En este trabajo se utilizó la función sigmoide para la capa de neuronas oculta, que cuenta con una respuesta central casi lineal y límites de saturación. Se acotaron los datos a un intervalo de 0 a 1 transformándolos a logaritmo, luego, dividiéndolos entre la abundancia máxima observada.

$$N' = \frac{\log(N+1)}{\max(\log(N+1))}$$

Donde  $N'$  es la abundancia estandarizada y  $N$  es el valor observado sin transformar.

2. Optimización de la arquitectura y los parámetros de la red: aunque existen funciones heurísticas para determinar el número de unidades en la capa oculta, el número óptimo para cada problema dado se determina mediante un proceso de ensayo y error (Heaton 2008). Se eligió la arquitectura que producía una tasa de error aceptable con el menor número de nodos, debido a que, en dos redes con errores similares en sus conjuntos de entrenamiento, el más sencillo tiene más probabilidad de hacer una predicción más atinada (Hornik 1991). La tasa de aprendizaje e intervalo de pesos se fijaron inicialmente de acuerdo a las sugerencias de Masters (1999), para posteriormente ajustarlos hasta obtener una tasa de error mínima.
3. Entrenamiento de la red: se utilizó el algoritmo de retropropagación (en inglés *backpropagation*), debido a que es el método más común para el entrenamiento de las redes neuronales *feedforward* de múltiples capas (Dayhoff & DeLeo 2001). Las redes se entrenaron con un subconjunto de datos escogidos de modo aleatorio (91% del conjunto de datos). Se determinó

empíricamente que esta división del conjunto de datos era la óptima para minimizar el error de predicción de la red.

4. Validación del modelo con datos de prueba: el 9% restante del conjunto de datos se empleó para verificar si el modelo era capaz de predecir el comportamiento de datos que le eran desconocidos. Este error se determinó mediante el cálculo de  $R^2$ , que representa la proporción de la variación de los datos que explica el modelo

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (d_i - o_i)^2}{\sum_{i=1}^n (o_i - m)^2}$$

donde  $d$  es el valor predicho,  $o$  es el valor observado,  $m$  es la media de todos los valores observados,  $n$  es el número de valores a comparar. También se obtuvo el cálculo de RMSE (del inglés *Root Mean Square Error*), que representa la desviación estándar de las diferencias entre los valores predichos y los valores observados.

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (d_i - o_i)^2}{n}}$$

Estas métricas se utilizan comúnmente para validar redes neuronales artificiales (Akdemir et al. 2012, Huuskonen et al. 2000, Twomey & Smith 1995). En este caso se utilizaron para poner a prueba las redes neuronales artificiales como herramienta para predecir la densidad poblacional a partir de factores bióticos y abióticos de acuerdo con el primer objetivo de este trabajo.

### 3.4 Análisis de pesos de conexión

El segundo objetivo de este trabajo busca determinar mediante análisis de pesos de las redes neuronales artificiales si se cumplen diferentes hipótesis de la teoría ecológica.

Los pesos asociados con cada conexión (por ejemplo entre una neurona de la capa oculta y la neurona de la capa de salida), también conocidos como pesos sinápticos se interpretan como la potencia de la conexión de una neurona a otra. (Dayhoff & DeLeo 2001). El análisis de pesos de conexión permitió cuantificar las contribuciones explicativas de los diferentes factores bióticos y abióticos sobre la abundancia de especies. Los pesos se refieren a los valores de la señal que sale de una neurona dada (Dayhoff & DeLeo 2001). Este método se considera como el más apropiado, ya que muestra mayor capacidad para identificar la importancia de las variables que otros métodos (Olden & Jackson 2002, Olden et al 2004). Las variables de entrada a la red neuronal con pesos de conexión con valores absolutos muy grandes representan intensidades mayores de transferencia de señal y, por lo tanto, son más importantes en el proceso de regulación poblacional que las variables con pesos cercanos a cero. Los valores positivos representan asociaciones positivas entre neuronas de entrada y de salida, en tanto que los valores negativos representan asociaciones negativas.

### *3.5 Análisis estadístico*

Utilizando los pesos fue posible determinar si existe una mayor importancia de los factores bióticos o abióticos sobre las especies. Para poner a prueba los resultados del análisis de pesos en este contexto, se comparó la importancia de estos pesos entre especies anuales y perennes, y entre especies de diferentes familias y se analizó si coincidían con la teoría ecológica. Para poder realizar dicho análisis, se diseñaron estadísticos que correspondieran a cada una de las hipótesis de este estudio y se compararon con los obtenidos por un modelo nulo. Ya que uno de los objetivos de este trabajo implica determinar la importancia de los factores bióticos y abióticos en la regulación poblacional de diferentes especies, algunos estadísticos se basaron en los valores absolutos de los pesos. Esto se debe a que un valor muy negativo puede ser tan importante como un valor muy positivo. En otros análisis se consideró el signo de los pesos y no sólo el valor absoluto. Esto da más información sobre cómo influye una

variable de entrada sobre la variable dependiente. Por ejemplo, un peso de conexión negativo para la densidad de una especie asociada puede significar que hay competencia sobre la especie focal, mientras que un signo positivo indicaría facilitación.

En los análisis estadísticos se emplearon los rangos (*ranks*) de los pesos en lugar de sus valores específicos. Es decir, se le asignó un valor ordinal a los pesos, yendo desde el más alto hasta el más bajo. Esto se hizo debido a que no se conoce cómo se distribuyen estadísticamente los pesos de conexión y sus valores no corresponden a una escala de medición (Olden et al. 2004). Este ordenamiento se efectuó tanto con los valores absolutos de los pesos como con sus valores específicos. Estos valores se emplearon en para comprobar las diferentes hipótesis del trabajo, de acuerdo con cada caso, y conforme fuera adecuado.

Hipótesis 1 a): La primera hipótesis a poner a prueba afirma que los factores bióticos y abióticos difieren en su importancia para la regulación poblacional. Por lo tanto, se busca cuantificar la contribución en la regulación de las poblaciones de factores bióticos y abióticos. Para cuantificar el impacto de cada uno de los factores bióticos y abióticos por separado sobre la abundancia de cada especie focal, el estadístico empleado fue:

$$T_j = \frac{\sum_{i=1}^{27} R_{i,j}}{E_j} \quad (1)$$

donde  $R_{ij}$  es el rango del peso de conexión del factor  $j$  en la red neuronal de la especie focal  $i$ , y  $E_j$  es el valor promedio del numerador de la ecuación (1) calculado a partir del modelo nulo (ver sección Modelo Nulo). En este caso se usaron los valores absolutos, ya que, si el valor de la suma de los rangos es grande, el factor en cuestión es muy importante para las especies del pastizal. La división entre  $E_j$  simplifica la interpretación del estadístico, ya que permite saber qué tanto más grande o pequeño es el valor observado con respecto a lo esperado al azar. Un valor de  $T_j$

significativamente mayor a uno implica que el factor  $j$  es más importante que lo esperado al azar, y un valor menor a uno implica que el factor juega un papel poco relevante en la regulación poblacional (ver sección Modelo Nulo). Por ejemplo, un valor de  $T_j$  de 1.59 indica que el resultado es 0.59 veces mayor a aquél esperado al azar.

El mismo estadístico se empleó para cuantificar la contribución de la dispersión de semillas a la regulación de poblaciones, donde  $j$  fue la variable que representa la abundancia de conespecíficos en el vecindario en el año  $t-1$ .

Para la cuantificación de la contribución de las interacciones interespecíficas, es decir de las densidades de otras especies en el año  $t-1$ , no se tomaron en cuenta los pesos de conexión de la densidad intraespecífica en el cuadro de  $10 \times 10$  cm, es decir, la densidad de la misma especie en el año  $t-1$ . En este análisis se tomó en cuenta el signo del peso para distinguir competencia de facilitación. En este caso, cada variable  $j$  corresponde a la densidad de cada especie en el cuadro de  $10 \times 10$  cm.

Para cuantificar el papel de las relaciones de competencia intraespecífica sobre la regulación poblacional se utilizó el siguiente estadístico:

$$T_c = \frac{\sum_{i=j} \hat{a} R_{i,j}}{E_c} \quad (2)$$

donde  $R_{ij}$  es el rango del peso de conexión en la red neuronal de la presencia de la especie focal en el año  $t-1$  sobre la especie focal  $i$  en el año  $t$ , y  $E_c$  es el valor promedio del numerador de la ecuación (2) calculado a partir del modelo nulo. Se utilizaron valores absolutos, ya que si el valor de la suma de los rangos es grande, la densidad de conespecíficos en un cuadro en el tiempo  $t$  es muy importante para las especies del pastizal.

Finalmente, se evaluó la importancia de todos los factores bióticos y todos los abióticos en su conjunto. Para esto se empleó el estadístico:

$$T_b = \frac{\sum_{i=1}^{27} R_{i,j}}{E_b} \quad (3)$$

donde  $b$  es un subconjunto de las variables independientes que incluye ya sean todos los factores bióticos o todos los abióticos y  $E_b$  es el valor promedio del numerador de la ecuación (3) calculado a partir del modelo nulo. Nuevamente se usaron valores absolutos, ya que si el valor de la suma de los rangos es grande, los factores (bióticos o abióticos) en cuestión son muy importantes para las especies del pastizal.

Hipótesis 1 b): La segunda hipótesis afirma que las especies perennes dependerán de la densidad poblacional en el año anterior, mientras las especies anuales dependerán más de la densidad de conespecíficos en el vecindario. Para ponerla a prueba, se empleó el estadístico:

$$T_{ap} = \frac{\sum_{i=1}^{27} R_{i,j}^a - \sum_{i=1}^{27} R_{i,j}^p}{E_{ap}} \quad (4)$$

donde  $a$  es un subconjunto de especies focales correspondientes a ciclos de vida anuales,  $p$  es un subconjunto de especies focales correspondientes a ciclos de vida perennes y  $E_{ap}$  es el valor promedio del numerador de la ecuación (4) calculado a partir del modelo nulo. En este caso se usaron valores absolutos, ya que, si el valor de la suma de los rangos es grande, los factores en cuestión son muy importante para las especies del pastizal.

Hipótesis 1 c): La tercera hipótesis afirma que las plantas de la misma familia dependerán de los mismos factores bióticos y abióticos. Para poner a prueba esta hipótesis, se utilizó el siguiente estadístico:

$$T_{PA} = \frac{\sum_{i=1}^{27} R_{i,j}^P - \sum_{i=1}^{27} R_{i,j}^A}{E_{PA}} \quad (5)$$

donde  $A$  es un subconjunto de especies focales pertenecientes a la familia Asteraceae,  $P$  es un subconjunto de especies focales pertenecientes a la familia Poaceae y  $E_{PA}$  es el valor promedio del numerador de la ecuación (5) calculado a partir del modelo nulo. Se elejieron solamente estas dos familias, ya que, las especies pertenecientes a otras familias (Plantaginaceae, Oxalidaceae, Rubiaceae), eran muy pocas para poderlas agrupar y hacer un análisis correcto. En este caso se usaron valores absolutos, ya que, si el valor de la suma de los rangos es grande, los factores en cuestión son muy importantes para las especies del pastizal.

Para determinar si la competencia es más intensa entre especies emparentadas, se calcularon dos valores correspondientes a la competencia intrafamiliar (influencia de especies de pastos sobre especies de pastos e influencia de especies de compuestas sobre especies de compuestas) y dos valores correspondientes a la competencia interfamiliar (influencia de especies de pastos sobre especies de compuestas e influencia de especies de compuestas sobre especies de pastos), y se restaron y estandarizaron como en las ecuaciones anteriores. Para las asteráceas se usó el estadístico:

$$T_{NA} = \frac{\sum_{j \in P} \sum_{i \in A} R_{i,j} - \sum_{j \in A} \sum_{i \in A} R_{i,j}}{E_{NA}}, \quad i \neq j \quad (6)$$

y para las poáceas:

$$T_{NP} = \frac{\sum_{j \in A} \sum_{i \in P} R_{i,j} - \sum_{j \in P} \sum_{i \in P} R_{i,j}}{E_{NP}}, \quad i \neq j \quad (7)$$

donde  $E_{NA}$  y  $E_{NP}$  son los promedios de los numeradores de las ecuaciones (6) y (7) calculados a partir del modelo nulo. Como se indica, no se tomaron en cuenta los pesos intraespecíficos ( $i \neq j$ ) en este análisis para evitar que, si estos son muy altos, las competencias intrafamiliares fueran artificialmente altas. Se utilizaron los rangos de los pesos de conexión con signo y no los absolutos de cada interacción. Esto permitió cuantificar la competencia entre especies (valores muy negativos) y facilitación entre especies (valores muy positivos). Se esperaba que los valores de  $T_{NP}$  y  $T_{NA}$  fuesen

menores a uno ya que el segundo término de la resta (la competencia intrafamiliar) debía ser mayor que el primero (correspondiente a la interfamiliar).

Modelo nulo: El modelo nulo constó de 10000 simulaciones. En cada una se aleatorizaron los rangos de los pesos de conexión de cada especie, de modo que cada factor  $j$  tenía un rango cualquiera. La aleatorización corresponde a un escenario donde cualquier factor puede tener cualquier rango, para una especie; por lo tanto, no existe ninguna razón más allá del azar para esperar que un factor sea más importante que otro. Tras efectuar la aleatorización, se aplicó el estadístico correspondiente a la prueba que se estaba analizando. Los valores de  $E$  en las ecuaciones anteriores son los promedios de los valores obtenidos en las 10000 simulaciones. Los valores de  $p$  se obtuvieron contando el número de veces que la simulación daba valores del estadístico más grandes que el observado, y dividiendo esta cifra entre 10000.

#### 4. Resultados

De las 27 redes neuronales artificiales implantadas solamente doce tuvieron valores de  $R^2$  positivos y mayores a 0.2 (Tabla 4). Se escogió 0.2 porque se consideró que era un valor por debajo del cual la capacidad predictiva del modelo sería insignificante. Esto implica que, en la mayoría de ellas, la variación de los datos no es explicada por el modelo y, por lo tanto, no pueden predecir los tamaños poblacionales de manera adecuada. Incluso en algunos casos se obtuvieron valores de  $R^2$  negativos, lo que indica que utilizar la media de los valores observados como predictor sin tomar en cuenta ninguna de las variables independientes predice mejor la densidad poblacional que la red neuronal.

Tabla 4: Valores de  $R^2$  y RMSE para las 27 redes neuronales artificiales.

Especie o grupo funcional	$R^2$	RMSE
<i>A. adscensionis</i>	-0.011	0.05
<i>B. tenuifolia</i>	0.006	0.06
<i>B. polymorpha</i>	<b>0.591</b>	0.13
<i>C. diversifolia</i>	<b>0.311</b>	0.08
<i>C. seslerioides</i>	-0.004	0.10
<i>F. pedata</i>	-0.001	0.05
<i>M. kunthii</i>	<b>0.306</b>	0.15
<i>P. nivea</i>	<b>0.594</b>	0.12
<i>H. pinnatum</i>	-0.019	0.07
<i>T. spicatus</i>	<b>0.275</b>	0.12
<i>B. chondrosioides</i>	<b>0.741</b>	0.07
<i>O. lunulata</i>	-0.121	0.10
<i>R. tricocca</i>	<b>0.594</b>	0.04
<i>S. tenuissimus</i>	<b>0.395</b>	0.06
<i>S. ephemera</i>	<b>0.307</b>	0.06
<i>T. micrantha</i>	-0.047	0.06
<i>T. aurantiaca</i>	<b>0.217</b>	0.11
<i>T. coronopifolia</i>	-0.528	0.05
Plantas rastreras	-0.300	0.05
Forbias erectas	0.000	0.06
Rosetas con bulbo subterráneo	-0.010	0.07
Funcional de cactáceas	-0.047	0.04
Arbustos	-0.023	0.03
Suculentas de hoja	-0.048	0.05
Tapetes	<b>0.232</b>	0.07
Graminoides solitarias	-0.001	0.04
Pastos amacollados	<b>0.248</b>	0.05

Al analizar la tabla de pesos asociados a las redes neuronales artificiales (anexo 1) se encontró que, en general, todos los valores de la diagonal (densidad de la propia especie en el tiempo  $t-1$ ) son positivos. Esto indica que en los cuadros con alta densidad de una especie en un año dado, también tienen alta densidad en el año siguiente. Asimismo es claro que los pesos más altos en cada red tienden a corresponder ya sea a la densidad local de la misma especie en el año  $t-1$  o a la densidad de conespecíficos en el vecindario (ver anexo 1).

#### *4. 1. Contribución de los factores abióticos y bióticos a la regulación poblacional*

Se encontró que la profundidad del suelo tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de las plantas ( $T_j = 1.34, p = 0.0062$ ). La precipitación en los años  $t$  y  $t - 1$  no tuvo un efecto consistentemente positivo o negativo en la regulación poblacional de las especies evaluadas ( $p = 0.1646$  y  $p = 0.7320$  respectivamente).

En general, las diferentes especies y grupos funcionales no tuvieron una influencia significativa sobre los demás organismos evaluados. Solamente los arbustos ( $T_j = 0.73, p = 0.0118$ ) y los pastos amacollados ( $T_j = 0.64, p = 0.0018$ ) ejercieron una influencia significativa y negativa sobre las demás especies. La densidad de conespecíficos en el vecindario también tuvo un efecto significativo ( $p < 0.0001$ ) y positivo sobre la densidad de las diferentes especies. La importancia del conjunto de las interacciones intraespecíficas fue significativa ( $T_j = 1.60, p = 0.001$ ), e igualmente tuvo un efecto positivo. Al analizar los diferentes factores en conjunto, se observó que la importancia de factores abióticos fue mayor de lo esperado al azar ( $T_b = 1.17, p = 0.0028$ ), mientras que la de los bióticos fue menor  $T_b$  de 0.98 ( $p = 0.0032$ ).

Ya que varias redes tuvieron valores de  $R^2$  muy pequeños y hasta negativos, y por lo tanto podrían tener pesos de conexión poco confiables, se repitió el análisis

tomando en cuenta sólo las 12 redes que tuvieron valores de  $R^2$  positivos y mayores a 0.2. El nuevo análisis arrojó resultados similares a aquél en el que se tomaron en cuenta los pesos de las 27 redes (Tabla 5).

Tabla 5: Valores de  $p$  de  $T_j$  para factores relevantes tomando en cuenta 27 y 12 redes neuronales artificiales.

	Factores 27 especies focales	Factores 12 especies focales
Pastos amacollados	<b>p = 0.018</b> T = 0.64	<b>p &lt; 0.001</b> T = 0.52
Arbustos	<b>p = 0.012</b> T = 0.73	p = 0.18 T = 0.79
Densidad de conespecíficos en el vecindario	<b>p &lt; 0.001</b> T = 1.65	<b>p &lt; 0.001</b> T = 1.72
Profundidad del suelo	<b>p = 0.0062</b> T = 1.34	<b>p = 0.039</b> T = 1.32
Precipitación año $t-1$	p = 0.16 T = 0.88	p = 0.64 T = 0.93
Precipitación año $t$	p = 0.73 T = 1.07	p = 0.74 T = 1.05
Factores abióticos	<b>p = 0.0028</b> T = 1.17	<b>p = 0.048</b> T = 1.17
Factores bióticos	<b>p = 0.0032</b> T = 0.98	<b>p = 0.046</b> T = 0.98

El análisis de pesos de las 12 redes mencionadas no permitió agrupar los factores de manera adecuada para determinar si se cumplían diferentes hipótesis de la teoría ecológica (conservadurismo de nicho, características de ciclo de vida, relaciones de parentesco). Por lo tanto, los siguientes resultados se presentan tomando en cuenta las 27 redes.

#### 4.2. Factores de regulación poblacional dependiendo del ciclo de vida

La importancia de los factores bióticos y abióticos no difirió entre plantas con ciclos de vida anuales ( $p = 0.9896$ ) y perennes ( $p = 0.4948$ ). Tampoco hubo diferencias entre plantas anuales y perennes al analizar los factores abióticos por separado (densidad

de conespecíficos en el vecindario, profundidad de suelo, precipitación en el año  $t$  y precipitación en el año  $t-1$ ;  $p = 0.3886$ ,  $p = 0.6456$ ,  $p = 0.5146$  y  $p = 0.6456$ , respectivamente). Sin embargo, sí se encontró que los efectos intraespecíficos son menos importantes en las plantas anuales que en las perennes ( $T_c = 0.47$ ,  $p = 0.0054$ ).

#### *4.3. Factores de regulación poblacional dependiendo de la familia*

No hubo una diferencia en la importancia de los factores bióticos ( $p = 0.6366$ ) y abióticos ( $p = 0.6456$ ) entre plantas de diferentes familias. Tampoco hubo diferencias en la importancia de los donadores de semillas ( $p=0.2562$ ), la profundidad del suelo ( $p = 0.3338$ ), la precipitación en el año  $t$  ( $p = 0.8864$ ), o el año  $t-1$  ( $p = 0.7442$ ) y las interacciones intraespecíficas ( $p = 0.242$ ).

#### *4.4. Conservadurismo de nicho*

Al contrario de lo esperado, no se encontraron diferencias significativas en el efecto competitivo de las poáceas sobre las asteráceas y el efecto de las asteráceas sobre ellas mismas. Por el contrario, y de acuerdo con nuestra hipótesis, las poáceas tuvieron un mayor efecto competitivo sobre ellas mismas, mientras que el efecto de las asteráceas fue menor, aunque esta diferencia no fue significativa ( $p = 0.0568$ ).

## 5. Discusión

### *5.1 Las redes neuronales artificiales como herramienta para modelar la regulación poblacional*

La aplicación de las redes neuronales artificiales es apropiada en casos en que es difícil formular una solución algorítmica o encontrar una estructura en los conjuntos de datos existentes. Sin embargo, su falta de poder explicativo es una preocupación importante para los ecólogos, debido a que es importante comprender las relaciones causales que rigen los fenómenos ecológicos. La utilidad de las redes dependerá del caso específico al que se apliquen, de la complejidad del sistema estudiado y de que las relaciones de causalidad propuestas entre las variables independientes y las dependientes sean correctas. Al aplicar redes neuronales artificiales es necesario evaluar las predicciones que arrojen de acuerdo con teorías o suposiciones existentes o con patrones conocidos, para evitar generar conclusiones erróneas.

Se hubiera esperado que, en un sistema complejo como una comunidad ecológica, la red pudiera aprender de datos conocidos y generalizara a datos desconocidos (Günther & Fritsch 2010, Hapudenya 2010, Olden 2010). Las redes neuronales artificiales pudieron establecer una relación entre variables independientes y dependientes, y 12 de ellas lograron predecir atinadamente la densidad poblacional en casos a los que no habían estado expuestas. Sin embargo, no fue posible del todo indicar la naturaleza de las relaciones entre variables, ya que éstas pocas veces correspondían con las hipótesis planteadas por las teorías ecológicas.

Como se mencionó anteriormente, solamente en 12 de las 27 redes implantadas, explicó el modelo una mayor proporción de la variación de los datos en comparación con modelos sumamente simples, como lo es utilizar la media como predictor. Esto pone en duda la utilidad de las redes como herramienta en la ecología. En general podemos concluir que la aplicación de redes neuronales artificiales en la

ecología será útil siempre y cuando los resultados de éstas se comparen y validen con la teoría existente o con otros estudios.

### *5.2 Verificación de hipótesis de la teoría ecológica mediante el análisis de pesos de las redes neuronales artificiales*

En términos generales, se encontraron pocos patrones evidentes al analizar la tabla de pesos que arrojaron las redes neuronales artificiales. Sin embargo, uno de los patrones identificados fue que los valores de las interacciones intraespecíficas (presencia de la misma especie en el año  $t-1$  y la densidad de conoespecíficos en el vecindario) fueron muy altos. Esto significa que tanto la presencia de donadores de semillas como de individuos de la misma especie en el año  $t-1$  son importantes para la regulación de la población. Otro detalle relevante es que todos los valores de la diagonal (presencia de la misma especie en el año  $t-1$ ) son positivos, lo cual apunta hacia una relación positiva, posiblemente de permanencia de un año a otro.

En general, podemos afirmar que, para esta comunidad, se encontraron efectos significativos de los factores bióticos y abióticos sobre la regulación poblacional. Sin embargo, algunas de las hipótesis no se cumplieron. Las interacciones interespecíficas no parecen corresponder a un escenario de competencia por recursos sino de supervivencia de un año a otro. Tampoco se reflejó la importancia de las lluvias, que son un factor clave en zonas áridas, especialmente en plantas anuales (Grime 1977, Pitelka 1977).

Una explicación posible de la ausencia de los patrones esperados sería que en esta comunidad efectivamente no se presentan, aunque otros estudios en el sitio han indicado que sí ocurren (Martorell & Freckleton 2014, Villarreal-Barajas & Martorell 2009, Zepeda 2013). También es posible que el sistema sea demasiado complejo, que no se estén tomando en cuenta todos los factores relevantes, o que el gran número de variables e interacciones presentes en una comunidad como la estudiada hayan

resultado en que hubiera poca claridad en las causas y efectos que representan las relaciones dentro del sistema.

Un aspecto clave presentado en la teoría de competencia es que las especies interactúan solamente mediante sus efectos en recursos compartidos, por lo que es difícil distinguir entre efectos directos de los factores abióticos o repercusiones de su disponibilidad sobre las interacciones intra e interespecíficas (Chesson 2000, Tilman 1980, Tilman 1987). Esto podría explicar que el papel de los factores abióticos haya sido más claro, posiblemente porque éstos tienen un efecto más directo sobre la regulación poblacional en ambientes áridos donde los recursos limitantes como agua y profundidad de suelo son determinantes (Schwinning 2004). En cuanto a los factores bióticos, las interacciones intraespecíficas también mostraron tener importancias relevantes sobre la regulación poblacional. Esta relación parece ser resultado de la supervivencia de una especie de un año a otro o de la presencia de donadores de semillas en el vecindario, dos situaciones relativamente directas de causa y efecto, y no a un efecto indirecto mediado por los recursos.

a. Diferencias en contribución de los factores bióticos y abióticos a la regulación poblacional

Se ha propuesto que en los ecosistemas áridos y semiáridos la disponibilidad de agua es el factor que controla los procesos biológicos (Noy Meir 1973). Ya que el agua es un recurso limitante, sería de esperarse que tuviese un efecto importante sobre la capacidad de carga. Se esperaría que la regulación de poblaciones se diera en términos de una disminución de la adecuación en respuesta a un aumento de la densidad poblacional debido a la competencia por el agua (May & McLean 2007, McKenzie 2001). Aunque el impacto de los factores abióticos en la abundancia de las plantas fue mayor que lo esperado y lo contrario sucedió con los factores bióticos, sólo la profundidad del suelo tuvo un efecto positivo y significativo sobre la densidad. En el sitio de estudio, la disponibilidad de agua aumenta conforme aumenta la profundidad del suelo (Martorell & Martínez-López 2014, Villarreal-Barajas & Martorell 2009). Sin

embargo, al contrario de lo esperado, la lluvia no tuvo un efecto importante en la abundancia de individuos. Esto puede deberse a que, aunque la precipitación pueda regular las poblaciones, sus efectos se ven modulados por la cantidad de agua que logra retener el suelo, ya que la humedad puede permanecer muchos más días en los suelos profundos y éstos brindan un mayor espacio disponible para la raíz y el volumen de suelo en el cual las plantas satisfacen sus demandas de agua y nutricionales (Cody 1986, Martínez-López com. pers., Noy-Meir 1973, Schwinning 2004, Villarreal-Barajas & Martorell, 2009).

Los resultados indican que no hay un patrón común en las diferentes especies en términos de los factores bióticos. Esto puede deberse a causas muy variadas. Por un lado, que cada especie tuvo una respuesta característica a la gran variedad de estos factores. También es posible que las interacciones realmente no sean importantes: en el sitio de estudio, las interacciones interespecíficas tienden a ser poco importantes una vez que se ha establecido la planta (Martorell & Freckleton 2014). Otra posibilidad es que el efecto de los factores bióticos se vea modulado por los factores abióticos. Por ejemplo, en los suelos profundos donde las densidades de plantas son más altas se esperaría competencia. Sin embargo, en esos suelos hay más espacio para que las diferentes especies obtengan agua a diferentes profundidades (Cody 1986, Villarreal-Barajas & Martorell 2009), lo que reduciría las interacciones. Finalmente, los pesos de conexión no parecen estar reflejando adecuadamente las interacciones biológicas. De acuerdo con la teoría del nodricismo (Flores & Jurado 2003, Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), la presencia de pastos amacollados y arbustos que proyectan sombra sobre su vecindario debería tener una influencia positiva sobre la abundancia de otras plantas. De hecho, Martorell y Freckleton (2014) encontraron que esto sucede en este pastizal. Sin embargo, la red neuronal arrojó un resultado contrario, en el que la presencia de macollos y arbustos reduce la densidad en el vecindario inmediato. Es posible que la competencia por espacio en el caso de los pastos amacollados haya sido más importante que los efectos positivos que pudo haber proporcionado la presencia de estas plantas. Otra posibilidad es que los resultados

entre el estudio mencionado y el presente hayan diferido debido a las diferencias en los modelos aplicados y las variables consideradas en cada uno de los estudios.

La presencia de conespecíficos en el vecindario tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de especies de acuerdo con lo esperado. Esto se explica por el hecho de que los conespecíficos en el vecindario son donadores de semillas en el año  $t-1$ . De manera similar, mientras más abundante fue una especie en el año  $t-1$ , mayor fue su abundancia en el tiempo  $t$ . Esto puede interpretarse de dos modos. Por un lado, podría pensarse que las interacciones intraespecíficas son positivas en esta comunidad. Esto podría deberse a que, en zonas áridas, entre mayor sea la cubierta vegetal, mayores serán las interacciones positivas debido a que las plantas establecidas disminuyen los efectos negativos del estrés ambiental en sus vecinos al contribuir a una mayor humedad del suelo, tasas más altas de filtración y menos evaporación, más nutrientes en el suelo, entre otros (Brooker et al. 2008, Reznick, 2002, Villarreal-Barajas & Martorell 2009).

Por otro lado, la correlación positiva entre las densidades en  $t-1$  y  $t$  podría significar simplemente que los individuos sobrevivieron de un año a otro, o bien que las semillas tienden a permanecer en el sitio donde se producen. También es posible que en el sitio exista una lluvia de semillas constante, lo cual se podría solamente comprobar removiendo experimentalmente a los donadores de semillas en el vecindario. La falta de claridad en cuanto al proceso subyacente a dicha correlación se debe a que las redes neuronales artificiales, al contrario de un modelo mecanicista, predicen las relaciones positivas o negativas entre variables sin proporcionar información sobre las causas de estas relaciones entre los datos (Günther & Fritsch 2010, Hapudeny 2010, Olden 2010).

b. Contribución de factores en la regulación de poblaciones en especies con diferentes ciclos de vida

Al comparar los efectos de los factores bióticos y abióticos en especies anuales y perennes se encontró que la presencia de la misma especie en el año anterior fue significativamente más importante en especies perennes que en anuales. Una explicación a este resultado es que las especies perennes, cuyo ciclo de vida dura más de un año, tienen más probabilidad de estar presentes en un sitio en un año específico si estuvieron presentes en éste el año anterior, mientras la presencia de plantas anuales de un año a otro depende de donadores de semillas que pueden no haber estado en el mismo cuadro en el año anterior (Grime 1977).

La presencia de miembros de la misma especie a nivel local también puede indicar que los donadores de semillas son determinantes en la regulación poblacional, incrementando la densidad de la especie al año siguiente. Aunque este resultado es significativo, posiblemente se podrían encontrar diferencias más claras si la agrupación de especies en anuales y perennes incluyera solamente a especies estrictamente anuales y perennes y no los grupos funcionales definidos.

La importancia de los donadores de semillas va de acuerdo con la hipótesis de que la dinámica poblacional de las plantas perennes depende menos fuertemente de cambios en condiciones del tiempo que determinarán la producción de semillas o disponibilidad de micrositios que las anuales (Hooper & Vitousek 1998, Rees et al. 1996), ya que la dinámica poblacional de éstas últimas depende de cambios en el tiempo que afectan la producción de semillas. Si no llueve lo suficiente en la temporada de lluvias o el suelo no es lo suficientemente profundo para retener humedad, las semillas liberadas de plantas anuales no tendrán la posibilidad de completar su ciclo. Sin embargo, de acuerdo con esto, se hubiera esperado que la precipitación tuviera un efecto mayor en las especies anuales que en las perennes, lo cual no sucedió.

### c. Contribución de factores en la regulación de poblaciones en especies de diferentes familias

No se encontró una diferencia en la importancia de los factores bióticos y abióticos en la regulación poblacional al comparar especies de las familias *Poaceae* y *Asteraceae*. Esto no coincide con lo esperado de acuerdo a la hipótesis de que las poblaciones de una especie que están reguladas por un cierto factor biótico o abiótico, compartirán esta característica con sus parientes cercanos (Crisp 2012). Una explicación de este resultado es que, en general, las plantas pueden presentar estrategias muy diferentes para asegurar su supervivencia, independientemente de la familia a la que pertenecen (Grime 1977). Por otro lado, las especies cercanamente emparentadas pueden divergir ecológicamente para para minimizar sobrelapamiento de recursos. La divergencia disminuiría la similitud ecológica en una comunidad aunque éstos sí sean evidente a un nivel regional (Silvertown et al. 2006).

### d. Conservadurismo de nicho

De acuerdo con la teoría de conservadurismo de nicho (Losos 2008), se hubiera esperado que las plantas de la misma familia compitieran más fuertemente que plantas pertenecientes a familias diferentes. Sin embargo, no se encontraron los patrones esperados por conservadurismo de nicho al comparar el efecto de las poáceas sobre las asteráceas y el de las asteráceas sobre ellas mismas. Por el contrario, y de acuerdo con nuestra hipótesis, las poáceas tuvieron un mayor efecto competitivo sobre ellas mismas, mientras que el efecto de las asteráceas fue menor. Esta diferencia fue marginalmente significativa ( $p = 0.0568$ ). Aunque esto último parece confirmar la hipótesis, también puede significar simplemente que las poáceas son mejores competidoras que las asteráceas, muchas de las cuales juegan un papel de facilitadoras en la comunidad estudiada, ya que, debido a su morfología, brindan sombra a sus vecinos (Martorell & Freckleton 2014).

Una posible explicación de la ausencia de patrones de conservadurismo de nicho es que los caracteres ecológicos muestren menos patrones de conservadurismo que caracteres morfológicos o fisiológicos. (Freckleton et al. 2002, Losos 2008). También podría tratarse de una cuestión de escala. Los estudios que se limitan a especies de una sola comunidad muestran poca evidencia de conservadurismo de nicho (Linderman 2000, Losos et al. 2003, Silvertown et al. 2006), mientras aquéllos que incluyen muestras a nivel regional detectaron estos patrones con más frecuencia (Cavender-Bares et al. 2006). Además, el conservadurismo filogenético de nicho es un patrón que se encuentra solamente en algunos linajes y caracteres (Crisp 2012, Freckleton et al. 2002). Algunos estudios sugieren que ciertas comunidades de plantas en zonas áridas de Norteamérica se formaron relativamente recientemente y muestran rara vez patrones de conservadurismo de nicho (Silvertown 2006, Van Devender 1986).

## 6. Referencias

Akdemir, B., Çetinkaya, N. & Kulaksız, A. A. 2012. Forecasting renewable energy potential of Turkey using artificial neural network up to 2030. *International Conference on Clean and Green Energy IPCBEE* **27**: 30-35.

Allen, E. B. & Allen, M. F. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. *Canadian Journal of Botany* **62**: 2625–2629.

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. 2005. *Ecology*. 4th edition, Wiley-Blackwell. Oxford, UK.

Blumenthal, D. L. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* **9**: 887–895.

Bolker, B. M. 2008. *Ecological Models and Data in R*. 408 pp. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* **96**: 18–34.

Brosse, S., Guegan, J.-F., Tourenq, J.-N., Lek, S. 1999. The use of artificial neural networks to assess fish abundance and spatial occupancy in the littoral zone of a mesotrophic lake. *Ecological Modelling* **120**: 299-311.

Bruno, John F., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:119 – 125.

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B. J. 2002. *Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature* **417**: 844-848.

Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**: 109–122.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343-358.

Cody, M. L. 1986. Structural niches in plant communities. En: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, NY, US.

Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* **80**: 1475–1494.

Coley, P. D., Bryant, J. P., Chapin III, F. S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defence. *Science* **230**: 895–899.

Crisp, M. D. & Cook. L. G. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist* **196**: 681–694.

D'Antonio, C. M. 1993. Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent, *Carpobrotus edulis*. *Ecology* **74**: 83–95.

Dayhoff, J. E. & DeLeo J. M. 2001. Artificial neural networks: Opening the black box. *Cancer* **91**: 1615–1635.

Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. 1998. Effects of Plant Composition and Diversity on Nutrient Cycling. *Ecological Monographs* **68**: 121–149.

Davis, M., Wragge, K. J. & Reich, P. B. 1998. Competition between Seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* **86**: 652-661.

Davis, M. A., Grime, J. P & Thomson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* **88**: 528-534.

Flores, J. & Jurado, E., 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**: 911-916.

Foster, B. L., Tilman, D. 2003. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology* **91**: 999-1007.

Freckelton R. P. & Watkinson, A. R. 2001. Nonmanipulative determination of plant community dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:301- 307.

Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. 2002. Phylogenetic Analysis and Comparative Data: A Test and Review of Evidence. *The American Naturalist* **160**: 712-726.

Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* **80**: 665-675.

Gevrey, M., Dimopoulos, I., Lek, S. 2003. Review and comparison of methods to study the contribution of variables in artificial neural network models. *Ecological Modelling* **160**: 249-264.

Götzenberger, L., de Bello, F., Brathen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lep, J., Lindborg, R., Moora, M.,Pärtel, M, Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., Zobel, M.

2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Review* **87**: 111–127.

Grime, J. P. 1977. Evidence of the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**: 1169-1194.

Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26–231.

Grime, J. P. 1988. The C-S-R model of primary plant strategies: origins, implications, and tests. En: L. D. Gottlieb & S. K. Jain (eds.) *Plant Evolutionary Biology*. pp. 371–393. Chapman & Hall, London.

Grubb, J. P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Reviews*, **52**: 107–145.

Günther, F. & Fritsch, S. 2010. Neuralnet: Training of Neural networks, *The R Journal* **2/1**: 30-38.

Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 3-16.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.

Hapudeniya, M. M., 2010. Artificial Neural Networks in Bioinformatics. *Sri Lanka Journal of Bio-Medical Informatics* **1**: 104-111.

Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.

Haykin S. 1994. *Neural networks: a comprehensive foundation*. Macmillan College Publishing Company. New York.

Heaton, J. 2008. *Introduction to Neural Networks for Java*. Heaton Research Inc. Chesterfield, Missouri.

Herz , J., Krogh, A., Palmer, R. G., 1999. *Introduction to the theory of neural computation*, Addison-Wesley, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Redwood City, California.

Hilborn, R. & Mangel, M. 1997. *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Hobbs, R. J. & Atkins, L. 1988. Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australia wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* **13**: 171–179.

Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia* **67**: 342–351.

Hornik K, Stinchcomb X, White X. 1989. Multilayer feedforward networks are universal approximators. *Neural Net* **2**: 359–66.

Hornik, K. 1991. Approximation capabilities of multilayer feedforward networks, *Neural Networks* **4**: 251-257.

Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 201-228.

Huuskonen, J. J., Livingstone, D. J., Tetko, I. V. 2000 Neural network modeling for estimation of partition coefficient based on atom-type electrotopological state indices. *Journal of Chemical Information and Computer Sciences* **40**: 947-55.

Kandel, E. R. 1981. Calcium and the control of synaptic strength by learning. *Nature* **293**: 697-700.

Keddy, PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164.

Kot, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*, Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

Kozak, K. H., Larson, A., Bonett, R. M. & Harmon, L. J. 2005. Phylogenetic analysis of ecomorphological divergence, community structure, and diversification rates in dusky salamanders (Plethodontidae:Desmognathus). *Evolution* **59**: 2000–2016.

Kraft, N. J. B., Cornwell, W. K., Webb, C. O. & Ackerly, D. D. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist* **170**: 271–283.

Laughlin, D. C. & Abella, S. R. 2007. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological Modelling* **205**: 231-240.

Lek, S., Delacoste, M., Baran, P., Dimopoulos, I., Lauga, J., Aulagnier, S. 1996. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology. *Ecological Modelling* **90**: 39-52.

Levin D. S. 1990. *Introduction to neural and cognitive modeling*. Lawrence Erlbaum Associates. Hillsdale New Jersey.

Lima, M. 1995. Regulación poblacional, denso-dependencia y métodos para su detección en series de tiempo. *Revista Chilena de Historia Natural* **68**: 251-269.

Lindeman, P.V. 2000. Resource use of five sympatric turtle species: effects of competition, phylogeny, and morphology. *Canadian Journal of Zoology* **78**: 992–1008.

Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Callaway, R. M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**: 433-438.

Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* **11**: 995–1007.

Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins. Baltimore.

Martorell, C. & Freckleton, R. P., 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. & Martínez-López, M. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos* **123**: 225–231.

Masters, T. 1993. *Practical Neural Network Recipes in C++*, Academic Press.

Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review Of Ecology And Systematics* **11**: 119–161.

May, R & McLean, A. 2007. *Theoretical Ecology, principles and applications*, Third Edition, Oxford University Press, Oxford.

Mayfield, M. M., Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* **13**: 1461-0248.

McKenzie, A. S. 2001 *Ecology Instant Notes*, Bios Scientific Publishers. Oxford.

Mehrotra K., Mohan C. K. & Ranka S. 1997. *Elements of artificial neural networks*. A Bradford MIT Press. Cambridge.

Mitchell, C. E., Anurag, A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E. & Vázquez, V. P. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* **9**:726-740.

Naeem, S. & Wright, J. P., 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**: 567-569.

Nathan, R. & Muller-Landau H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 278–285.

Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers, *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 25-51.

Olden, J. D. 2000. An artificial neural network approach for studying phytoplankton succession. *Hydrobiologia* **436**: 141-143.

Olden, J. D., 2010. Connectivity of benthiscapes to stream insect movement. En: Colin R. Tosh & Graeme D. Ruxton (eds.) *Modelling Perception with Artificial Neural Networks*, Cambridge University Press, Cambridge.

Olden, J. D., Jackson, D. A. 2002. Illuminating the "black box": a randomization approach for understanding variable contributions in artificial neural networks. *Ecological Modelling* **154**:135-150.

Olden, J. D., Joy, M. K. & Death, R. G. 2004. An accurate comparison of methods for quantifying variable importance in artificial neural networks using simulated data. *Ecological Modelling* **178**: 389-397.

Otto, S. & Day, T. 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Özesmi, U., Özesmi, S. L. 1999. An artificial neural network approach to spatial habitat modelling with interspecific interaction. *Ecological Modelling* **116**: 15-31.

Pacala, S. W. & Levin, S. A. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. En: D. Tilman & P. Kareiva (eds.) *Spatial Ecology*, pp. 204–232. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., Harrison, P. A. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling* **154**: 289-300.

Perry, R. A. & Goodall D. W. 1979. *Arid Land Ecosystems: Volume 1: Structure, Functioning and Management*. Cambridge University Press. Cambridge.

Pitelka, L. F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: leguminosae). *Ecology* **58**: 1055-1065.

Primack, R. B. & Miao, S. L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* **6**: 513–519.

Rees, M., Grubb, P. J., Kelly, D. 1996. Quantifying the Impact of Competition and Spatial Heterogeneity on the Structure and Dynamics of a Four-Species Guild of Winter Annuals. *The American Naturalist* **147**: 1-32.

Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **94**: 13730–13734.

Reznick, D., Bryant, M. J., Basheye, F. 2002. r- AND K-selection revisited: the role of regulation in life-history evolution. *Ecology* **83**: 1509–1520.

Rice, K., 1989. Competitive Interactions in California Annual Grasslands. En: L. F. Huenneke & H. Mooney (eds.). *Grassland structure and function* pp. 59–71, Springer Netherlands. Dordrecht.

Ricklefs, R. E. & Renner, S. S. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution*. **48**: 1619–1636.

Ricklefs, R. E. 2005. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter* **55**: 583–603.

Royer, D. L., Hickey, L. J. & Wing, S. L. 2003. Ecological conservatism in the living fossil Ginkgo. *Paleobiology*, **29**: 84–104.

Schwinning, S., Sala, O. E., Loik, M. E. & Ehleringer, J. R. 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* **141**: 191–193.

QUISBERT, Ermo, *Suspensión Y Terminación Del Contrato De Trabajo*, 2005, <http://www.oocities.com/derecholaboraluno/suspenciondelcontratodetrabajo.htm>

[Consulta: jueves, 08 de septiembre de 2005]

Servicio Meteorológico Nacional 2010.  
[http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com\\_content&view=article&id=42&Itemid=75](http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75) [fecha de consulta: 27 de octubre de 2014].

Silvertown, J., McConway, K. J., Gowing, D. J., Dodd, M. E., Fay, M. F., Joseph, J. A. 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* **273**: 39–44.

Sousa, W.P., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 353-391.

Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* **78**: 23–55.

Tan, C. O., Özsesmi, U., Beklioglu, M., Per, E., Kurt, B. 2006. Predictive models in ecology: Comparison of performances and assessment of applicability. *Ecological Informatics* **1**:195-211.

Tilman, D. 1980 Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist* **116**: 362–393.

Tilman, D. 1987. The Importance of the Mechanisms of Interspecific Competition. *The American Naturalist* **129**: 769-774.

Tilman, D. 2007 Interspecific competition and multispecies coexistence. En: R. M. May & A. McLean (eds.) *Theoretical ecology: Principles and applications*, pp. 84–97 Oxford University Press, Oxford.

Turnbull, L. A., Crawley, M. J., Rees, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments, *Oikos* **88**: 225-238.

Twomey, J. M. & Smith, A. E. 1995. Consistency, and Power for Artificial Neural Network Models *Mathematical and Computer Modelling* **21**: 243-258.

Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. Shade as a Cause of the Association Between the Cactus *Neobuxbaumia Tetetzo* and the Nurse Plant *Mimosa Luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.

Van Devender, T. R. 1986 *Climatic cadences and the composition of Chihuahuan desert communities: the Late Pleistocene packrat midden record*. En: *Community ecology* (ed. J. Diamond & T. J. Case) 285–299. Harper & Row, New York.

Vermeij, G. J. & Dudley, R. 2000. Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society* **20**: 541–554.

Villarreal-Barajas, T. & Martorell, C. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions among an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science* **20**: 1027-1040.

Volterra, V. 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **3**.

Watkinson A. R. & Harper J. L. 1978. The Demography of a Sand Dune Annual: *Vulpia Fasciculata*: I. The Natural Regulation of Populations, *Journal of Ecology* **66**:15-33.

Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the Royal Society* **336**: 2403-2413.

Williams, D.G. & Ehleringer, J.R. 2000. Intra- And Interspecific Variation for Summer Precipitation Use. En: Pinyon–Juniper Woodlands. *Ecological Monographs* **70**: 517–537.

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

Zell, A. 1994. *Simulation Neuronaler Netze*, Addison Wesley. München.

Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M. & Mols, T. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* **81**: 3274–3282.