



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

**¿Existe una señal filogenética en la respuesta al disturbio antropogénico
en especies vegetales? Implicaciones para conservación**

TESIS

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

PRESENTA:

Alejandra Martínez Blancas

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

COMITÉ TUTOR: Dr. Gerardo Adolfo Salazar Chávez, Instituto de Biología UNAM
Dr. Horacio Armando Paz Hernández, Centro de Investigaciones en Ecosistemas UNAM

MÉXICO, D.F.

noviembre 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.



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

**¿Existe una señal filogenética en la respuesta al disturbio antropogénico
en especies vegetales? Implicaciones para conservación**

TESIS

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

PRESENTA:

Alejandra Martínez Blancas

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

**COMITÉ TUTOR: Dr. Gerardo Adolfo Salazar Chávez, Instituto de Biología UNAM
Dr. Horacio Armando Paz Hernández, Centro de Investigaciones en Ecosistemas UNAM**

MÉXICO, D.F.

noviembre 2014



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

OFICIO FCIE/DEP/633/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **18 de agosto de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **MARTINEZ BLANCAS ALEJANDRA** con número de cuenta **304586916** con la tesis titulada "**¿Existe una señal filogenética en la respuesta al disturbio antropogénico en especies vegetales? Implicaciones para conservación**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DRA. SUSANA AURORA MAGALLON PUEBLA
Vocal: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Secretario: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ
Suplente: DRA. SOFÍA SOLÓRZANO LUJANO
Suplente: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de noviembre de 2014

M. del Coro Arizendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*



Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Agradezco también, al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por haberme otorgado una beca durante la maestría, y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DGAPA UNAM) por el financiamiento para la realización del proyecto (PAPIIT IN225511 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado).

Gracias al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de esta tesis.

Finalmente, gracias al Dr. Horacio Armando Paz Hernández y al Dr. Gerardo Adolfo Salazar Chávez por sus valiosas observaciones durante el proceso de realización de esta tesis.

Agradecimientos a título personal

Quiero agradecer antes que a nadie a mis papás, Roberto y Rosario, por su apoyo incondicional, por su paciencia y por su cariño. Nada de esto hubiera sido posible sin ellos.

Un Agradecimiento especial al Dr. Carlos Martorell, una persona excepcional, de quién aprendí muchísimo. Le agradezco el haber depositado su confianza en mí para entrar al posgrado y espero haber cumplido con las expectativas.

Gracias a los miembros del jurado, el Dr. Horacio Paz Hernández, el Dr. Gerardo Salazar Chávez, la Dra. Susana Aurora Magañaón Puebla, la Dra. Patricia Dávila Aranda, y la Dra. Sofía Solórzano Lujano. Sus comentarios y mis consultas fueron esenciales para la culminación de esta tesis.

Muchas gracias a Nona, quien nos recibió en su casa de Concepción Buenavista, Oaxaca, e hizo que las visitas a campo fueran como llegar a un segundo hogar. Muchas gracias también, al Comisariado de Bienes Comunales de Concepción Buenavista y al resto de la comunidad por las facilidades concedidas para trabajar en el sitio de estudio.

Gracias al Dr. Gerardo Salazar por enseñarme las técnicas moleculares necesarias para la tesis y por su apoyo para hacer uso del material de su laboratorio. Gracias también a sus alumnos, Claudia, Ana Gaby, Miguel, Gaby Caro y Aline, quienes siempre tuvieron la mejor disposición ante mis dudas. Muchas gracias a la Dra. Lidia Cabrera quién tuvo toda la paciencia y me ayudó muchísimo durante el trabajo molecular.

Infinitas gracias a aquellos que me ayudaron en el campo: Verónica Zepeda, Marcela Martínez, Luis Valdez, Diego García, Fernanda Herce, y Jafet Belmont. Quiero que sepan que con frecuencia el apoyo de algunos de ustedes trascendió por mucho la

simple toma de datos. Gracias a todos los integrantes del laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes y del laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal. Siempre pude contar con ustedes para todo tipo de consejos y ayuda, desde dónde colocar una coma hasta cómo descifrar un método estadístico. En especial quisiera agradecer a Marco Antonio Romero Romero por todo su apoyo en el laboratorio. Finalmente, gracias a aquellos que me escucharon ensayar incansablemente las presentaciones tutorales.

Gracias a Ata. Es claro que mi vida no hubiera sido la misma sin ella. Además de 20 años de interminables carcajadas y de aventuras de las que sólo ella y yo somos capaces, gracias por las porras cuando estoy a punto de darme por vencida. Es increíble cómo puede estar tan lejos y al mismo tiempo presente en todo momento. A CB4D, también las llevo conmigo en todo momento. Ustedes se han convertido en mis hermanas y son un apoyo incondicional en todo lo que hago. A Jony y Charly quienes emprendieron en el posgrado casi al mismo tiempo que yo y que siempre sirvieron como un gran apoyo cuando sentía que las cosas tambaleaban. Gracias por no dejar que entrara en crisis en múltiples ocasiones. No puedo olvidar agradecer a mis “vecinos” Bárbara y Daniel, que aunque vivan en otro continente siempre serán como mis hermanos. Fueron mis cómplices durante la licenciatura y fuente de inspiración durante la maestría. Finalmente a Isabel por estar conmigo siempre en las buenas y en las malas.

Índice

<i>RESUMEN</i>	9
<i>ABSTRACT</i>	10
<i>INTRODUCCIÓN</i>	12
<i>HIPÓTESIS</i>	18
<i>OBJETIVOS</i>	19
<i>MÉTODO</i>	19
<i>SITIO DE ESTUDIO Y TOMA DE DATOS</i>	19
<i>TAXONOMÍA Y FILOGENIA DE LAS ESPECIES DEL PASTIZAL SEMIÁRIDO Y TAXONOMÍA DE LAS ESPECIES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO</i>	22
<i>OBTENCIÓN DE LOS ÍNDICES DE RESPUESTA AL DISTURBIO</i>	25
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS TAXONÓMICOS</i>	29
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE DISTANCIA FILOGENÉTICA DE LA COMUNIDAD</i>	33
<i>RESULTADOS</i>	35
<i>FILOGENIA DE LA COMUNIDAD DEL PASTIZAL</i>	35
<i>ÍNDICES DE RESPUESTA AL DISTURBIO</i>	37
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS TAXONÓMICOS Y FILOGENÉTICOS</i>	37
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE DISTANCIA FILOGENÉTICA DE LA COMUNIDAD</i>	48
<i>DISCUSIÓN</i>	48
<i>CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS</i>	49
<i>SEÑAL FILOGENÉTICA EN LA RESPUESTA AL DISTURBIO</i>	55
<i>DISTANCIA FILOGENÉTICA DE LA COMUNIDAD</i>	59
<i>IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN</i>	61
<i>CONCLUSIONES</i>	63
<i>APÉNDICE</i>	64
<i>LITERATURA CITADA</i>	70

Resumen

Ante la acelerada pérdida de la diversidad se ha tenido que generalizar el manejo de las especies para la conservación mediante el supuesto de que grupos taxonómicos enteros (e.g., las cactáceas, las orquídeas, y los cetáceos, entre otros) pueden ser manejados de la misma manera. Esto puede estar justificado siempre y cuando exista una señal filogenética en la respuesta de las especies a los factores que las amenazan. Si las especies emparentadas tienen vulnerabilidades similares, podrían manejarse de modo semejante. No obstante, ante el disturbio antropogénico crónico (DAC), se han observado diferentes respuestas entre especies de cactáceas, todas del género *Mammillaria*, por lo que no es claro si sería posible manejar a las especies emparentadas de la misma forma. Por otro lado, si bien hay grupos taxonómicos completos que pueden verse afectados negativamente por actividades humanas, otros podrían verse beneficiados por estas actividades. De manera que, en una comunidad donde impera el disturbio humano, podrían desaparecer grupos taxonómicos completos, lo que reduciría la diversidad filogenética de dicha comunidad. La presente tesis busca establecer si existe una señal filogenética en la respuesta al DAC por parte de especies vegetales de un pastizal semiárido en La Mixteca Alta y en un bosque tropical caducifolio en La Cañada, ambos en el estado de Oaxaca. También analiza cuál es la relación entre la diversidad filogenética y el disturbio en una comunidad. Para responder estas preguntas, se tomaron datos de abundancia de las especies en sitios con diferentes grados de disturbio. A partir de estos datos se calcularon los índices de respuesta al disturbio para cada especie. Estos

índices, aunados a datos taxonómicos y filogenéticos, se utilizaron para establecer cuál nivel taxonómico explica la mayor parte de la variación y para calcular la λ de Pagel, una medida de la señal filogenética. Para conocer la relación entre la diversidad filogenética y el disturbio, se hizo una regresión lineal entre la distancia filogenética promedio y el DAC. Los resultados obtenidos muestran que sí hay señal filogenética en la respuesta al DAC. Esta señal no es muy fuerte, aunque sí significativa. Además, los niveles taxonómicos superiores explican relativamente poco (generalmente menos del 50%) de la variación en la respuesta de las especies al DAC, por lo que no se recomienda manejar de la misma manera a las especies que se encuentren dentro de un mismo orden o familia, sino sólo a las que pertenecen al mismo género. Adicionalmente, se encontró que la diversidad filogenética disminuye conforme aumenta el disturbio, lo que implica efectos potencialmente negativos sobre el funcionamiento de los ecosistemas perturbados.

Abstract

With today's rapid loss of biodiversity, we have had to generalize species's management for conservation under the assumption that complete taxonomic groups (e.g., Cacti, orchids and cetaceans) may be managed in the same way. This may be justified as long as there is phylogenetic signal in species's response to the factors that threatens them. If related species share the same vulnerabilities, they may be managed in the same way. Nevertheless, different responses to chronic anthropogenic disturbance (CAD) have been observed in the cacti genus *Mammillaria*, so it is unclear if management of complete taxonomic groups is appropriate. On the other hand, while complete taxonomic groups may be negatively affected by human activity, some taxa may benefit from these

activities. This may lead to communities with high anthropogenic disturbance where only some taxa are present, reducing their phylogenetic diversity. The objective of this work is to determine if there is a phylogenetic signal in plant's response to CAD in a semiarid grassland of La Mixteca Alta and in a seasonally dry tropical forest in La Cañada, both in the state of Oaxaca. We also aim to determine the relationship between phylogenetic diversity and disturbance in a community. To do so, data on species abundance was recorded in sites with different degrees of disturbance. With this data, indices of disturbance response were calculated for each species. Both disturbance response indexes and taxonomic and phylogenetic data were used to assess which taxonomic level explained the highest variation among species, as well as for the calculation of Pagel's λ to quantify the phylogenetic signal. To assess the relationship between phylogenetic distance and disturbance, a regression between the mean phylogenetic distance and the CAD was undertaken. My results show that phylogenetic signal in plant's response to disturbance is not very strong, yet it is significant. Also, high taxonomic levels do not explain much of the variation among species (generally less than 50%), which is why prescribing the same management for species within the same orders or families in the same way is not advisable, but may be appropriate for species within the same genus. Furthermore, it was found that phylogenetic diversity is reduced when disturbance is increased, which implies potentially negative effects on the function of perturbed ecosystems.

Introducción

Actualmente se tiene la necesidad de elaborar planes de manejo para conservar a las especies dado el acelerado deterioro de los ecosistemas naturales. Para ello, los ecólogos necesitan de estudios muy detallados como los estudios demográficos y genéticos para elaborar dichos planes de manejo y hacer frente a la pérdida de diversidad. No obstante, estos estudios requieren de una fuerte inversión de tiempo y recursos, con los que no siempre se cuenta (Schemske *et al.*, 1994; Silvertown *et al.*, 1996; Heppel *et al.*, 2000). Ante esto, algunos taxones, como las orquídeas (Pillon y Chase, 2007; Swarts y Dixon *et al.*, 2009), los cetáceos (Wade 1988) o las cactáceas (Hernández y Godinez, 1994; Ortega Baes *et al.*, 2010), se han encasillado casi en su totalidad como especies que se deben conservar dentro de áreas con la menor influencia humana posible. Se ha hecho esto bajo el supuesto de que las especies dentro de un grupo taxonómico superior o que pertenecen a un mismo linaje, responden de la misma manera a las actividades humanas. Es decir, se cree que grupos taxonómicos completos deben conservarse bajo las mismas condiciones de disturbio, e incluso se han desarrollado planes de manejo con base en esta idea (Possingham, 2002). Existen algunos conceptos que dan sustento a estas nociones de conservación y otras que brindan evidencia en contra. A continuación se exponen algunas de estas. Asimismo, en este trabajo se pone a prueba la validez de estas nociones de conservación.

Encasillar a especies emparentadas dentro del mismo plan de manejo no es una idea absurda, ya que puede haber señal filogenética en un linaje. Blomberg y Garland (2002) definen a la señal filogenética como la tendencia que tienen las especies emparentadas a parecerse entre sí por el simple hecho de compartir ancestros comunes (la

cual distinguen de la inercia filogenética argumentando que este término es ambiguo y se ha utilizado para escribir diferentes procesos biológicos). La presencia de señal filogenética sucede en escenarios simples en los cuales la evolución ocurre como resultado de fluctuaciones pequeñas y azarosas dentro de un linaje y se conoce como modelo de evolución browniana (Losos, 2008). Por lo tanto, si las especies tienen señal filogenética en las características que las hacen vulnerables al deterioro ambiental, es probable que las podamos conservar bajo las mismas condiciones. Esto puede ser especialmente cierto si hay conservadurismo de nicho, es decir, si las especies se parecen entre sí ecológicamente más de lo que esperaríamos por azar o bajo evolución browniana (Losos, 2008). Si hay conservadurismo de nicho, los organismos emparentados requieren de condiciones y recursos muy similares para subsistir y por lo tanto podrían manejarse de un modo muy similar.

Adicionalmente, una consecuencia importante de la presencia de señal filogenética dentro de un linaje, es que podamos predecir las características de una especie que no ha sido bien estudiada simplemente por su posición filogenética (Blomberg *et al.*, 2003). Es decir, si una especie poco conocida se encuentra filogenéticamente cercana a otras especies que son vulnerables a las actividades del hombre, es probable que la especie en cuestión también lo sea. De ser así, podríamos conservarla bajo las mismas condiciones de disturbio antropogénico que las demás especies de ese linaje.

Se ha encontrado también que especies emparentadas tienen historias de vida parecidas (Silvertown *et al.*, 1996; Heppel *et al.*, 2000) y por lo tanto comparten las mismas vulnerabilidades demográficas. Por ejemplo, se ha visto que las tortugas tienen

alta mortalidad en etapas tempranas y baja mortalidad en adultos (Heppel *et al.*, 2000), y en la mayoría de las cactáceas se ha encontrado lento crecimiento y alta mortalidad en plántulas (Mandujano *et al.*, 2007). Estas características de la historia de vida determinan las vulnerabilidades que tienen las poblaciones, y por lo tanto la forma en que deben manejarse (Silvertown *et al.*, 1996), e.g., enfocándose en promover la reproducción o la supervivencia. Por lo tanto, si las especies emparentadas tienen historias de vida similares, es probable que las podamos conservar de la misma manera.

No obstante, también hay evidencia de que las especies emparentadas no necesariamente deben manejarse del mismo modo. Heppel (2000) establece que las similitudes entre historias de vida no siempre se mantienen, incluso entre especies del mismo género, por lo que la cercanía taxonómica solamente puede utilizarse para hacer planes de manejo preliminares. En relación con estos hallazgos, en un estudio con nueve especies de *Mammillaria*, un género de la familia Cactaceae, se vio que algunas especies alcanzan una mayor densidad poblacional en sitios con disturbio antropogénico mientras que otras especies muestran el comportamiento contrario (Martorell y Peters, 2009), por lo que deberían manejarse de modos muy distintos a pesar de pertenecer al mismo género. Sin embargo en este estudio, la mayoría de las especies de *Mammillaria* resultaron ser ruderales (*sensu* Morris 1992), pues sus poblaciones se ven beneficiadas, e incrementan su densidad, en lugares perturbados, lo cual apoya la idea de que especies emparentadas tienden a responder de manera similar a las actividades del hombre.

Por otro lado, el hecho de que las especies emparentadas pudieran responder de manera similar a las actividades humanas podría afectar a la diversidad filogenética de las comunidades. La diversidad filogenética de una comunidad se refiere a la variedad de

historias evolutivas de las especies que la componen. Una comunidad compuesta exclusivamente por especies cercanamente emparentadas tiene una baja diversidad filogenética (Webb, 2000). Se ha hipotetizado que, si los requerimientos ambientales de las especies se conservan filogenéticamente, las especies que conforman una comunidad tenderán a estar cercanamente emparentadas, por lo que la diversidad filogenética de la misma será baja (Webb *et al.*, 2002). De este modo, si un sitio perturbado tiene baja diversidad filogenética, esto puede ser el resultado de la preferencia de las especies emparentadas por sitios con disturbio. Así como es posible que taxones enteros o linajes puedan verse afectadas negativamente por actividades humanas, hay otros que pueden ser resistentes a este tipo de actividades o hasta verse beneficiadas por las mismas, por ejemplo la familias Asteraceae, o los órdenes Caryophyllales y Lamiales (Brunjberg *et al.*, 2012). De manera que, en una comunidad donde impera el disturbio humano, podríamos encontrar sólo taxones afines a las actividades del hombre. Esto sucedería si el disturbio funciona como un filtro ambiental, es decir, excluye a los taxones o linajes que no son tolerantes al disturbio. Al tener menos linajes distintos y sólo contar con especies emparentadas que toleran el disturbio, tal comunidad tendría una baja diversidad filogenética.

Por otro lado, también hay comunidades filogenéticamente sobredispersas, es decir con una diversidad filogenética mayor a la esperada por azar. Esto puede suceder cuando las especies emparentadas requieren de nichos muy similares y por lo tanto se excluyen competitivamente entre sí (Webb *et al.*, 2002). Una comunidad también puede ser filogenéticamente sobredispersa cuando ha habido convergencias evolutivas respecto

al nicho que pueden ocupar las especies, ya que en esos casos los componentes de la comunidad provienen de linajes muy lejanos.

La estructura filogenética de una comunidad puede verse afectada por el disturbio. En un estudio en Alemania, se encontró que la diversidad filogenética es menor en sitios urbanos que en sitios rurales, ya que sólo algunos linajes de plantas son capaces de pasar a través del filtro ambiental que representa la presencia del disturbio de los ambientes urbanos (Knap *et al.*, 2008). Por otro lado, en una sabana de *Quercus* sujeta a los efectos del fuego, se ha encontrado que aquellas parcelas con un régimen de mayor frecuencia de incendios mantienen una baja diversidad filogenética. Lo mismo sucede en los sitios sin incendios. En relación a esto, parece que sólo ciertos taxones cuentan con las características que les permiten establecerse en las zonas con muy baja o alta frecuencia de incendios. Los sitios con una frecuencia media de incendios pueden albergar tanto especies que toleran una alta frecuencia de incendios, como aquellas no tolerantes, y por lo tanto tienen mayor diversidad filogenética (Cavender-Bares y Reich, 2012). Finalmente, en las dunas costeras del norte de Europa, se encontró que la ruderalidad (estrategia R *sensu* Grime 1979), es el factor que más afecta a la diversidad filogenética de la comunidad ya que se observó menor diversidad filogenética en los sitios dominados por disturbio natural causado por el viento. Los autores explican que en estas comunidades el viento es un filtro ambiental que permite la persistencia solo de los linajes capaces de tolerarlo. Destacan también una relación entre la tolerancia de las plantas al disturbio natural y la tolerancia al disturbio antropogénico, es decir, los linajes capaces de soportar disturbio natural también son capaces de soportar disturbio antropogénico (Brunbjerg *et al.*, 2012).

Hasta el momento se ha mencionado a grandes rasgos el mecanismo por el cual grupos emparentados de especies, taxones completos, e incluso comunidades podrían responder a la presencia de las actividades dañinas del hombre o al disturbio. Grime (1977) describe al disturbio como la destrucción parcial o total de la biomasa vegetal a través de las actividades de los herbívoros, de los patógenos o del hombre, al igual que a través de fenómenos abióticos como vientos fuertes, heladas, desecación, erosión del suelo e incendios. No obstante, este estudio se centra en la respuesta de las especies al disturbio antropogénico crónico (DAC). Éste representa un daño gradual pero constante sobre los ecosistemas ocasionado por el ser humano. Esto puede parecer menos agresivo que un evento de disturbio agudo (corto pero intenso) como la tala de un bosque o un incendio masivo, pero el efecto constante del disturbio no permite que las poblaciones se recuperen (Singh, 1998), por lo que a largo plazo su efecto puede ser igualmente negativo. El DAC generalmente produce un gradiente que va de ambientes conservados a muy perturbados (Watt, 1998) y es un grave problema en los países en desarrollo (Singh, 1998) como el nuestro.

Si hubiera una señal filogenética en la respuesta al DAC sabríamos que en efecto las plantas emparentadas responden de manera similar al disturbio, y podríamos conservarlas bajo las mismas condiciones. No obstante, no sabemos si esta señal filogenética existe en las plantas. Lo que sí se sabe es que hay señal filogenética en los atributos de historia de vida ligados a la ruderalidad (estrategia R *sensu* Grime 1979). Brunbjerg *et al.* (2012) encontraron dicha señal en las plantas de las dunas costeras. Además encontraron una correlación entre la ruderalidad y la afinidad antropogénica, la cual definen como una afinidad de las especies vegetales por ambientes cultivables,

orillas de carreteras, caminos, zonas de drenaje y potreros. Sin embargo, no analizaron formalmente si esta afinidad a ambientes antropogénicos tiene también señal filogenética. En consecuencia, no sabemos si las especies emparentadas responden de manera similar al disturbio antropogénico, o dicho de otra manera, si hay señal filogenética en la respuesta al *DAC*.

Determinar si existe una señal filogenética en la respuesta al *DAC* resulta sumamente importante para la conservación en los países en desarrollo. Muchos de ellos son países megadiversos (Myers *et al.*, 1999), pero carecen de recursos para desarrollar planes bien informados de manejo para todas las especies que viven en ellos. La posibilidad de hacer planes de manejo para taxones completos o linajes representaría una ventaja, ya que podríamos conservar adecuadamente las distintas especies a partir de la información disponible sobre sus parientes cercanos. Finalmente, en los países en desarrollo, el *DAC* es la forma más común de disturbio y una amenaza importante para la biodiversidad (Singh, 1998; Martorell y Peters, 2005).

Hipótesis

1. Las plantas filogenéticamente emparentadas tienen una respuesta similar al disturbio antropogénico crónico (*DAC*). De ser así, se deben verificar las siguientes predicciones: (1) Habrá una señal filogenética en las respuestas de las plantas al *DAC* (2) La diversidad filogenética se reducirá conforme aumenta el *DAC*.

Objetivos

1. Evaluar si hay una relación entre la respuesta al disturbio antropogénico crónico y la filogenia o los grupos taxonómicos a los que pertenecen las especies vegetales.
2. Evaluar qué tipo de relación existe entre la diversidad filogenética y el disturbio antropogénico crónico.

Método

Sitio de estudio y toma de datos

Para este estudio se utilizaron datos de abundancia de especies y de disturbio en un pastizal semiárido del municipio de Concepción Buenavista en la Mixteca Alta y en un bosque tropical caducifolio en la región de La Cañada, ambos en el estado de Oaxaca.

El pastizal semiárido se encuentra a 2275 m s.n.m. (17°53'N, 97°25'O) y tiene un clima semiárido (BS₁) con una precipitación promedio de 530.3 mm anuales y una temperatura media anual de 16 °C (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009). La vegetación de este sitio corresponde a un pastizal de *Bouteloua* (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). El suelo es muy delgado (<20 cm de profundidad) y está severamente erosionado; incluso, la roca madre está expuesta en algunas áreas (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009). Los datos de abundancia de este sitio se obtuvieron en 21 sitios de 50 × 100 m y se trató de abarcar la totalidad del gradiente de disturbio observado en el pastizal. Dentro de los 21 sitios se eligieron ocho cuadros de 1 × 1 m al azar. Dentro de cada cuadro se tomaron a su vez 20 cuadros al azar de 0.1 × 0.1 m en los cuales se tomaron los datos de abundancia de todas las especies de plantas vasculares. Es ideal esta unidad de muestreo

ya que la mayoría de la especies de este sitio son hierbas pequeñas (de 5 cm o menores), de manera que un gran número de individuos (hasta 135 individuos y 25 especies) pueden encontrarse en esta área de 1×1 m (Martorell y Freckleton, 2014). Además, a esta escala están sucediendo la mayoría de las interacciones entre las plantas (Martorell y Freckleton, 2014).

El bosque tropical caducifolio (BTC), por otro lado, se encuentra al sur de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán ($17^{\circ} 51' 57''$ N, $97^{\circ} 01' 50''$ O) con una altitud que va de los 580 m s.n.m a los 850 m s.n.m. y un clima árido (BS₀; Salazar, 2001). Su vegetación es un bosque tropical caducifolio, asociada a bosques de cactáceas columnares (Valiente-Banuet et al., 2000). La precipitación anual promedio en San Juan Bautista Cuicatlán es de 477.5 mm y la temperatura media anual de 25.5 °C (Servicio Meteorológico Nacional, s/f). Los datos del bosque tropical caducifolio se tomaron con anterioridad para otro estudio (E. Hernández Calvillo, datos no publicados). En este caso se tienen 38 sitios, cada uno con tres transectos de 50×10 m para árboles (diámetro a la altura del pecho > 6 cm) y de 50×4 m para arbustos y suculentas de talla pequeña. A diferencia de los datos del pastizal, donde se registraron todas las especies dentro de las unidades de muestreo, en el bosque tropical caducifolio no se incluyeron datos de hierbas. Los sitios de muestreo son complementarios, ya que las formas de vida que no se incluyen en uno de los sitios, se incluye en el otro.

Se eligieron un BTC y un pastizal ya que ambas comunidades están conformadas por especies con formas de vida muy diferentes y pertenecientes a grupos taxonómicos distintos. De este modo podemos obtener un panorama bastante amplio de la respuesta de las especies al disturbio. Además, ambos ambientes son muy diversos, por lo que

encontramos gran riqueza a partir de la cual podemos estimar la señal filogenética con suficiente precisión y poder estadístico.

Para obtener una medida del disturbio en cada sitio se hicieron tres transectos de 50 m de largo en cada sitio y se registraron diferentes medidas para estimar el disturbio según el método propuesto por Martorell y Peters (2005) (Tabla 1). De acuerdo con este método, con estas medidas, se calculó la intensidad de los tres agentes principales de disturbio, actividades humanas (h), ganadería (l) y degradación de suelo (d) a través de las siguientes ecuaciones:

$$h = 41.01w + 0.12t_h + 24.17p + 8.98a + 0.49u + 1.03f$$

$$l = 3.41d_g - 1.37d_c + 27.62b + 49.20t_l - 1.03c$$

$$d = 26.94e + 17.97i + 26.94m$$

De esta manera se utilizaron 12 medidas para calcular el índice D de DAC que cuantifica la intensidad de disturbio total que se experimenta en un sitio (Martorell y Peters, 2009).

$$D = h + l + d$$

Tabla 1 Medidas descritas por Martorell y Peters (2005) para calcular la intensidad de los tres agentes principales de disturbio antropogénico y ultimadamente calcular el disturbio antropogénico crónico que experimenta un sitio.

Agente	Índice	Medida
Actividades humanas (h)	w	Plantas sobre el transecto con evidencia de haber sido cortadas para leña
	a	Cambios de uso de suelo adyacentes al transecto
	t_h	Área de caminos humanos que atraviesan el transecto
	f	Evidencia de incendio en el sitio
	p	Distancia del sitio al poblado más próximo
	u	Fracción del área del sitio que ha sido afectada por cambio de uso de suelo
Ganadería (l)	b	Número de arbustos ramoneados sobre el transecto

	t_l	Área de caminos de ganado que atraviesan el transecto
	d_c	Frecuencia de excretas de ganado equino y vacuno en 10 cuadrantes de 1×1 m colocados al azar a lo largo del transecto
	d_g	Frecuencia de excretas de ganado caprino y ovino en 10 cuadrantes de 1×1 m colocados al azar a lo largo del transecto
	c	Compactación de suelo sobre caminos de ganados.
Degradación de suelo (d)	e	Superficie erosionada medida como la fracción de 20 puntos colocados al azar a lo largo del transecto que presentan erosión
	i	Presencia de islas de suelo en sitios cuyo suelo se ha perdido casi en su totalidad.
	m	Cobertura de suelo completamente modificado sobre el cual atraviesa transecto

Taxonomía y filogenia de las especies del pastizal semiárido y taxonomía de las especies del bosque tropical caducifolio

La clasificación taxonómica de cada especie, tanto del BTC como del pastizal semiárido, se obtuvo a partir de APGIII (Stevens, 2012). Además, obtuvimos las relaciones filogenéticas de las especies de la comunidad del pastizal semiárido. No fue posible obtener la filogenia del bosque tropical caducifolio debido a que los datos de este sitio fueron obtenidos por E. Hernández Calvillo (datos no publicados) y no se cuenta con material biológico para la extracción del DNA.

Para obtener la filogenia de las especies del pastizal semiárido, y así poder obtener una medida de la filogenética presente en las especies del sitio, se tomaron muestras de tejido de las especies más abundantes en el pastizal, es decir, todas aquellas presentes en nuestro muestreo. El tejido de cada especie fue deshidratado en gel de sílice de una bolsa pequeña de plástico. A partir de estas muestras se extrajo el DNA y se

amplificaron un fragmento de *rbcL*, el cual codifica para la subunidad grande de la ribulosa 1-5 bifosfato/carboxilasa y un fragmento de *matK* el cual codifica para una proteína madurasa del cloroplasto. Ambos genes se emplean rutinariamente para la construcción de árboles filogenéticos de plantas terrestres (Chase et al., 1993) y han sido seleccionados como marcadores estándar del “código de barras genético” para plantas terrestres (CBOL Plant working Group, 2009). El gen *matK* da una mayor resolución que el *rbcL* en la filogenia por debajo del nivel de familia, ya que es una de la regiones codificantes del cloroplasto que evoluciona más rápido (Fazekas *et al.*, 2008).

El DNA se extrajo por el método del 2 × CTAB (Doyle y Doyle, 1987) modificado por la adición al tampón de extracción de 2 % (peso/volumen) de polivinil pirrolidona (PVP). Las muestras de tejido se congelaron a -80 °C y se pulverizaron con un disruptor de tejidos (TissueLyser, Quiagen). El resto de la extracción se realizó conforme al método que detalla Hernández Esquivel (2012). Se verificó la presencia de DNA de alto peso molecular a través de electroforesis en un gel de agarosa al 1 % preparado con buffer TBE (Tris/Borato/EDTA) 1×, corrido a 90 V durante 30 minutos. El gel se tiñó con GelRed (Biotium) y las bandas se visualizaron en un transiluminador con luz UV.

Para la amplificación de las regiones de DNA mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se utilizaron los reactivos del Taq PCR Core Kit (Qiagen). La mezcla de la reacción para la amplificación de ambos marcadores genéticos, se preparó en un volumen final de 25 µL con concentraciones de 1 × de buffer 10 ×, albúmina de suero bovino (BSA) al 0.04% , dNTPs a 200 µM, *primers* al 0.1 µM, MgCl₂ a 1.5 mM y finalmente 2.5 unidades de *Taq* DNA polimerasa. A esta mezcla se le agregó 0.5 µL de

DNA cuya concentración fue variable. El fragmento de *rbcL* se amplificó usando los primers *rbcLa-F* y *rbcLa-R*. La región de *matK* se amplificó usando los primers *matK-1R_KIM* y *matK-3F_KIM* (tabla 2). Algunas muestras no se pudieron amplificar con los primers para *matK* antes mencionados. Dichas muestras se amplificaron combinando el primer *matK-1R_KIM* con *matK458F* (Tabla 2).

Tabla 2 Primers utilizados para la amplificación de los marcadores genéticos *rbcL* y *matK*

Gen	Primer	Secuencia	Dirección	Referencia
<i>rbcL</i>	<i>rbcLa-F</i>	ATGTCACCACAAACAGAGACTAAAGC	Forward	Kress y Erickson, 2007
	<i>rbcLa-R</i>	GTAAAATCAAGTCCACCRGC	Reverse	Kress y Erickson, 2007
<i>matK</i>	<i>matK-1R_Kim</i>	ACCCAGTCCATCTGGAAATCTTGGTTC	Forward	Ki-Joong Kim, sin publicar
	<i>matK-3F_Kim</i>	CGTACAGTACTTTTGTGTTTACGAG	Reverse	Ki-Joong Kim, sin publicar
	<i>matK458F</i>	CTACTAAATACCCYAT	Forward	Molvray et al., 2000

Algunos de los grupos más problemáticos para la amplificación de *matK* fue el género *Muhlenbergia* (Poaceae) y el género *Dalea* (Fabaceae) para los cuales se usaron los primers *matK458F* y *matK-3F_KIM*.

Los parámetros del termociclador fueron los siguientes; 2 minutos de desnaturalización inicial a 94 °C; 29 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 30 s, hibridación con los primers a 48 °C durante 1 s, seguido de una extensión de 40 s a 72 °C y posteriormente una extensión final de 5 min a 72 °C. Para corroborar que la amplificación de DNA fuera exitosa se hizo también una electroforesis en gel de agarosa

al 1 % preparado con buffer TBE (Tris/Borate/EDTA) 1 ×, corrido a 90 V durante 30 minutos. El gel se tiñó con Red Gel y las bandas se visualizaron en un transiluminador.

Los productos de PCR sin purificar se enviaron a la High Throughput Genomics Unit en la Universidad de Washington, Seattle, EEUU, para su secuenciación. Los cromatogramas se ensamblaron y editaron utilizando el programa Sequencher, versión 5.0 (Gene Codes Corp.) para obtener una secuencia consenso para cada especie. Para el alineamiento de las secuencias se utilizó la implementación en línea del software MAFFT versión 7 (Kato *et al.*, 2009; <http://mafft.cbrc.jp/alignment/server>). Posteriormente se revisó manualmente el alineamiento utilizando el programa PhyDe. Se construyó un árbol filogenético de los dos marcadores genéticos (*rbcL* y *matK*) concatenando por el criterio de máxima verosimilitud utilizando el programa de RAxML (Stamatakis, 2006) que está implementado en el portal de CIPRES (Miller *et al.*, 2010). La topología de dicho árbol (el cual refleja las relaciones filogenéticas entre las especies) y las longitudes de las ramas fueron estimadas mediante máxima verosimilitud. El helecho *Ophioglossum engelmannii* (Ophioglossaceae) fue utilizado como grupo externo para arraigar al árbol.

Obtención de los índices de respuesta al disturbio

Utilizando modelos aditivos generalizados (GAMs), se modeló la abundancia de cada una de las especies en respuesta al DAC. Los GAMs permiten modelar la relación entre dos variables sin especificar *a priori* la forma de la curva. Tras comparar los valores del criterio de información de Akaike (AIC) para el mismo modelo con diferentes distribuciones para el error, se encontró que una distribución del error tipo Tweedie, que es útil cuando la variable de respuesta es un conteo como es el caso de la abundancia, era la más apropiada. Este tipo de distribución cuenta con un parámetro p que comprende una

cifra entre el 1 y 2; entre más cercano a 1 sea la p , más se parecerá a una distribución Poisson y entre más cerca esté de 2, más se parecerá a una distribución Gamma. Adicionalmente, se puede controlar el número de nudos (k) que presenta cada modelo, limitando el grado de sinuosidad de la curva ajustada.

Variando los parámetros antes mencionados (p y k) se ajustaron diferentes modelos para cada una de las especies y se utilizó AIC para elegir el modelo que mejor explicara nuestros datos tomando en cuenta la sencillez del mismo. Estos modelos se hicieron sólo para las especies que estuvieron presentes en al menos seis sitios de cada localidad, ya que de no ser así, no hubiera habido suficientes datos diferentes de cero para construir los modelos.

Una vez generados los modelos para las especies, se realizó un análisis de respuesta al disturbio (Martorell y Peters 2009). Dicho análisis se basa en el cálculo de una batería de índices con interpretación sencilla diseñados para uso de los tomadores de decisiones en biología de la conservación. De acuerdo a este análisis, se obtuvo para cada especie el índice D^* o ruderalidad, el cual indica la cantidad de disturbio que se requiere para que una especie llegue a su densidad máxima (Figura 1).

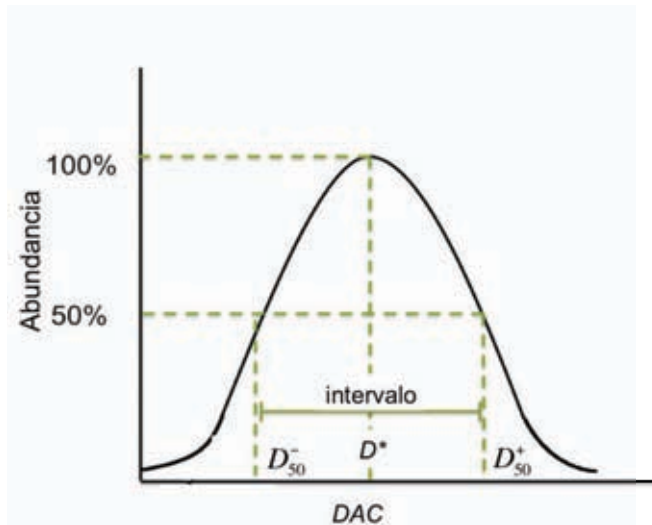


Figura 1 Ejemplo de la respuesta de la abundancia de una especie al DAC

Además, se calculó el índice D_{50}^- como el disturbio mínimo necesario para que la especie alcance la mitad de su densidad máxima; análogamente, D_{50}^+ es el disturbio máximo que tolera la especie antes de que su densidad decaiga por abajo de la mitad del densidad máxima (Figura 1). El intervalo de tolerancia al DAC (*int*) que tiene cada especie se calculó como la diferencia entre su D_{50}^- y su D_{50}^+ .

$$\text{int} = D_{50}^+ - D_{50}^-$$

Es importante señalar que cuando la relación entre la densidad y el índice de disturbio D era monótonica creciente (es decir, no se observó que la densidad decreciera en los sitios más perturbados), los índices D^* y de D_{50}^+ toman el máximo valor del disturbio observado (figura 2).

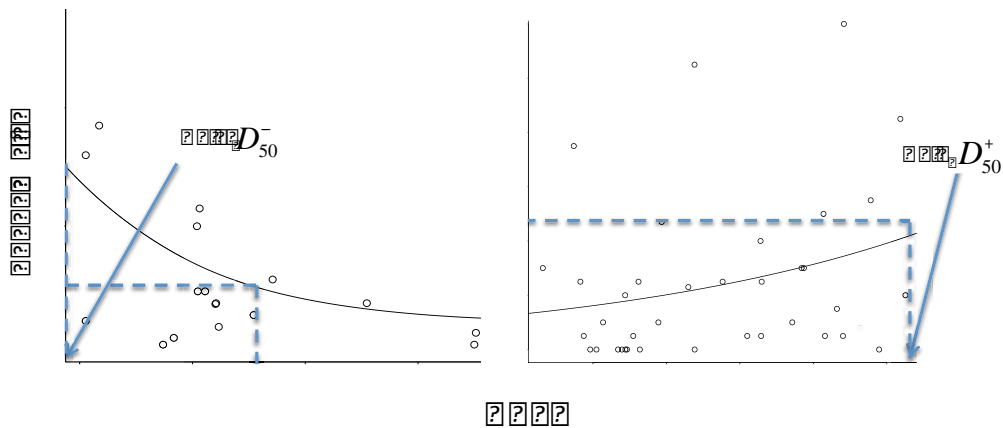


Figura 2 Ejemplo de respuesta monotónica decreciente y monotónica creciente al DAC y los valores que toman los índices de respuesta

Adicionalmente se calcularon la susceptibilidad s y sensibilidad v de cada especie

al disturbio. La susceptibilidad se calcula para cada población como el cambio relativo en la abundancia de una especie dado el incremento anual de disturbio ΔD (Martorell y Peters, 2009), según la siguiente ecuación,

$$s = \frac{f(D_2) - f(D_1)}{f(D_1)} \frac{\Delta D}{D_1}$$

donde $f(D_i)$ es la densidad poblacional esperada dado el disturbio D_i observado en la población i . Este valor se estima a partir de la relación existente entre densidad y disturbio ajustada a través del GAM. La susceptibilidad de la especie se calcula como el promedio de las susceptibilidades de sus poblaciones. De esta manera, una especie muy susceptible (susceptibilidad positiva) tendrá un fuerte decremento poblacional dado el incremento anual de disturbio. Por otro lado una especie con una susceptibilidad negativa incrementa su abundancia dado el incremento anual de disturbio, es decir, es poco susceptible. El valor de ΔD fue calculado por González y Martorell (2013) con base en el

incremento observado en 32 localidades a lo largo de 12 años, y equivale a 0.3493 puntos por año.

La sensibilidad también mide una tasa de cambio en la densidad de una población cuando la intensidad del *DAC* aumenta o disminuye (Martorell y Peters, 2009). Este índice corresponde a la pendiente de la curva de respuesta al disturbio (ajustada mediante GAM, como se señaló arriba) en cada población según la siguiente ecuación.

$$v_i = \left. \frac{df(D)}{dD} \right|_{D_i}$$

de modo que la sensibilidad global de una especie se define como el promedio de la sensibilidades de todas las poblaciones. Las sensibilidades positivas representan un incremento en las densidades poblacionales de esa especie al aumentar el *DAC* y sensibilidades negativas implican un decremento.

Finalmente, la presión (\bar{D}) es una medida del disturbio promedio que experimenta una especie y se calcula como el promedio de disturbio que experimentan sus poblaciones ponderado por la densidad d de la especie en cada una.

$$\bar{D} = \frac{\sum_i D_i d_i}{\sum_i d_i}$$

Análisis estadísticos taxonómicos

Para saber si las especies dentro de un mismo taxón tienen una respuesta semejante al *DAC*, y determinar cuál es el nivel taxonómico (género, familia, etc.) dentro del cual se da esta semejanza, se hicieron ANOVAs anidados (Harvey y Pagel, 1991). En este análisis, los taxones inferiores se anidan a los superiores, de manera que podemos estimar

el porcentaje de variación que explica cada nivel taxonómico desde el orden hasta la especie. Si los niveles taxonómicos superiores como familia o género explican la mayor parte de la variación, querrá decir que las especies que se encuentran dentro de dichos grupos se parecen entre sí en su respuesta al DAC. En caso de que la respuesta al DAC de las especies no esté relacionada con el taxón al que pertenezcan, entonces el nivel taxonómico de especie será el que explique la mayor parte de la variación. Para este análisis se hicieron ocho ANOVAs anidados, uno para cada índice de respuesta al DAC. La taxonomía de cada especie se obtuvo a partir de APGIII (Stevens, 2012).

El análisis anterior no refleja exactamente lo que sucedería al tomar decisiones para el manejo. Si, por ejemplo, se opta por manejar géneros completos bajo las mismas condiciones de DAC, necesariamente se estarían tomando en cuenta la familia y orden a los que pertenecen. Los ANOVAs descritos en el párrafo anterior nos dicen cuánto explica el género por sí mismo, sin tomar en cuenta los niveles taxonómicos superiores. Por lo anterior, se hizo un segundo análisis en el que se calculó cuánta variación acumulada explicaba cada nivel taxonómico: la variación acumulada que explica el género sería la suma de la variación que explica el género, más la explicada por la familia y orden a los que pertenece. Este cálculo nos dice la variación total en la respuesta al DAC que se toma en cuenta al considerar cierto nivel taxonómico. La variación acumulada explicada por la especie sería el 100% de la variación ya que es la suma de la variación explicada por todos los niveles taxonómicos.

Para saber si la cantidad de variación de los índices de respuesta al disturbio explicada por los diferentes niveles taxonómicos muestra alguna tendencia significativa se hizo un modelo nulo. En éste, se asignaron aleatoriamente los valores de los índices de

respuesta al DAC a cada especie. La aleatorización elimina la señal filogenética por que el valor que toma el índice para cada especie no depende de sus ancestros sino del azar. Tras la aleatorización se hizo un ANOVA anidado y el procedimiento se repitió mil veces. A partir de los mil valores se construyó una distribución de varianza explicada por nivel taxonómico a partir de la cual podemos saber si la tendencia que muestran los resultados obtenidos se distingue o no del azar. Este análisis se hizo tanto para la varianza explicada independientemente por cada nivel taxonómico como para la acumulada. Con estas distribuciones, se estableció un intervalo de confianza de 95%, y se determinó si los datos observados caían dentro del mismo. Si los datos observados se encuentran por arriba del cuantil .975, el nivel taxonómico explica más de lo que esperaríamos por azar, y por debajo del cuantil .025, que el nivel taxonómico explica menos de los que esperaríamos por azar. La significancia p de los porcentajes de variación observados, se puede obtener a partir del cuantil de la distribución donde cae dicho valor.

Análisis estadísticos filogenéticos

Para saber si especies cercanamente emparentadas responden de manera similar al disturbio obtuvimos una medida de la señal filogenética. Ésta nos dice qué tanto se parecen las especies emparentadas en su respuesta al disturbio. Existen diferentes métodos para conocer la cantidad de señal filogenética que existe en un linaje, cada uno con sus ventajas y desventajas (Tabla 3). Aquí se utilizó el estadístico λ (Pagel, 1999; Freckleton *et al.*, 2002), ya que es robusta ante información filogenética incompleta (Freckleton *et al.*, 2002). Además, éste estadístico es comparable entre diferentes filogenias y supone un modelo evolutivo específico, en este caso evolución browniana.

Tabla 3. Diferentes índices para calcular señal filogenética según Munkmüller *et al.*, 2012

Medida de señal filogenética	Ventajas	Desventajas
I de Moran	Confiable aun con información faltante de tamaño de ramas	Los estimados no son comparables entre diferentes filogenias
C_{media} de Abouheif	No utiliza tamaño de ramas	Los estimados dependen del tamaño de la filogenia, por lo que no son comparables entre estudios
λ de Pagel	Estable con diferentes tamaños de filogenia. información faltante en el tamaño de ramas y politomías	Computacionalmente costoso. No puede detectar señal filogenética mayor a movimiento browniano
K de Blomberg	Funciona con diferentes modelos evolutivos por lo que puede calcular señal filogenética mayor a la que se esperaría bajo un modelo browniano	Es más difícil de interpretar cuando los caracteres evolucionaron bajo evolución browniana pues requiere tamaños de muestra grandes en estas condiciones

El estadístico λ se calcula a partir de un árbol filogenético (sus ramas y su topología) y datos cuantitativos sobre cada una de las especies en cuestión (en este caso, los índices de respuesta al DAC), y mide la relación entre los datos observados y la filogenia. Si $\lambda = 1$, los organismos se parecen entre sí tanto como esperaríamos por los ancestros que comparten bajo un modelo de evolución browniana (Freckleton *et al.*, 2002). Es decir, los organismos emparentados se parecen más entre sí en su respuesta al DAC que aquéllos que guardan relaciones de parentesco muy remotas. Cuando λ sea menor que uno pero mayor que cero querrá decir que los caracteres en cuestión han evolucionado de acuerdo a un proceso en el cual se parecen menos de los que se esperaría bajo un modelo

evolutivo de movimiento browniano, pero aún se observa señal filogenética. Cuando λ es cero, los organismos emparentados se parecen poco entre sí, y la evolución de dicho carácter es independiente de la filogenia (Freckleton *et al.*, 2002). Los valores de λ se calcularon por máxima verosimilitud para cada uno de los indicadores de respuesta al *DAC*, con los datos del pastizal semiárido, utilizando el paquete Geiger (Harmon *et al.*, 2008) para R (R Development Core Team, 2014). Este análisis sólo se pudo hacer para el pastizal semiárido, ya que no se cuenta con una filogenia de las especies de la comunidad del bosque tropical caducifolio. Además no se pudo utilizar todas las especies presentes en nuestro muestreo para este análisis ya que algunas de éstas no se encuentran en suficientes sitios como para modelar su respuesta al disturbio. Estas especies se eliminaron de la filogenia con la función *drop.tip* del paquete APE (Paradise *et al.*, 2003) para R.

Para conocer la significancia de los valores de λ , se utilizó el mismo modelo nulo señalado arriba (asignando los valores de los índices a cada especie al azar). Se hicieron 1000 repeticiones, y se generó una distribución esperada para λ en ausencia de señal filogenética. A partir de este modelo nulo también se puede estimar la significancia de λ comparando el valor observado con el de la distribución obtenida. El valor de *p* estará dado por el cuantil en el que cae el valor observado y será significativo cuando se encuentre por encima del cuantil 95.

Análisis estadísticos de distancia filogenética de la comunidad

Existen diferentes estadísticos para conocer la distancia filogenética de la comunidad (Tabla 4). En este estudio se utilizó la *MPD* (mean phylogenetic distance por sus siglas

en inglés) y se eligió para que el número de especies presentes en cada una de las localidades no influyera en el cálculo de la distancia filogenética.

Tabla 4. Estadísticos para calcular la distancia filogenética de una comunidad Vamosi *et al.*, 2009)

Medida de distancia filogenética	Cómo se calcula	Desventajas
<i>PD</i> (Faith, 1992)	Sumando las longitudes de ramas de todos los internodos de la filogenia de las especies de la comunidad	Incrementa conforme incrementa el número de especies
<i>MPD</i> (Webb, 2000)	Para cada posible par de especies se obtiene la suma de todas las ramas que intervienen entre ellas. Estas suman y se promedian	Depende del número de especies en los distintos clados del árbol filogenético de las especies de la comunidad
<i>MNTD</i> (Webb, 2000)	Se promedia la distancia entre cada especie y el taxón terminal mas cercano a ella	Entre más grande sea la filogenia, incrementa la probabilidad de que dos taxones estén más cercanos entre sí, por lo que se altera la medida

Este estadístico se calcula de la siguiente manera: 1) Para cada posible par de especies en la filogenia se obtiene la suma de los tamaños de todas las ramas que intervienen entre ellas y 2) se promedian entre sí las sumas de los tamaños de ramas de todos los posibles pares de especies. Este cálculo se hizo para cada uno de los 22 sitios del pastizal semiárido. Se obtuvo tanto ponderando por la abundancia de las especies en cada sitio, como sin ponderarla. El cálculo de ambas *MPD* se obtuvo con el paquete *Picante* (Kembel *et al.*, 2010) para R y sólo se pudo calcular para el pastizal semiárido ya que no contamos con la filogenia del bosque tropical caducifolio.

Para saber si la distancia filogenética de una comunidad responde a la cantidad de *DAC* que experimenta el sitio, se realizó una regresión de la *MPD* sobre la cantidad de *DAC* que experimentan los sitios. Esto se hizo por separado para las *MPD* no ponderada y ponderada por abundancia.

Resultados

Filogenia de la comunidad del pastizal

Se obtuvo un árbol filogenético de máxima verosimilitud de 81 especies abundantes del pastizal semiárido (Figura 3).

Las ramas del árbol que dan lugar a las diferentes familias en general muestran buen apoyo por parte del bootstrap. No obstante, a niveles superiores e inferiores, los clados parecen perder apoyo. Llama la atención que las monocotiledóneas no aparecen como un linaje monofilético y la especie *Tripogandra purpurascens* (Commelinaceae) aparece junto con las dicotiledóneas. Es justamente esta parte de la filogenia, la que parece ser menos confiable, ya que sus valores de bootstrap son chicos. Por otro lado, también llama la atención que el género *Tagetes* sea polifilético pues las dos especies que existen en la comunidad están distantes la una de la otra. En cuanto al género *Muhlenbergia*, no es de sorprenderse que *Lycurus phalaroides* se encuentre al interior del grupo, pues recientemente datos moleculares apuntan a que el género *Lycurus* es más bien parte del género *Muhlenbergia* (Peterson et al., 2010).

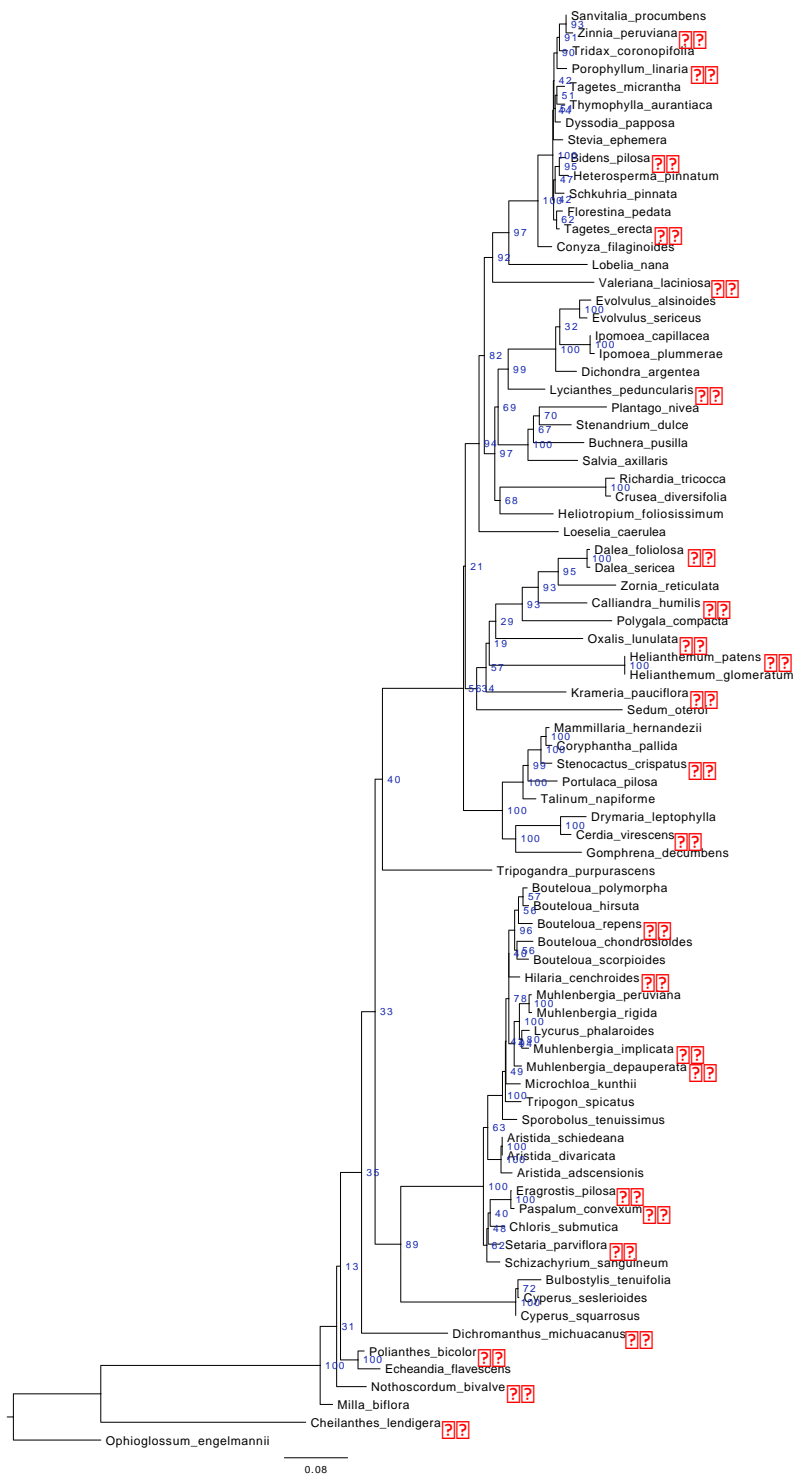


Figura 3 Árbol filogenético estimado con máxima verosimilitud de las 81 especies más abundantes del pastizal semiárido de Concepción Buenavista. Los valores en azul representan el apoyo que tiene cada rama, escalada a 100 y calculado a través de mil repeticiones de bootstrap, aquellas que tengan un valor por arriba de 95 se consideran confiables. Las especies que tienen un asterisco rojo no se incluyeron en el análisis de señal filogenética ya que no se encuentran en suficientes sitios para poder modelar su respuesta al disturbio.

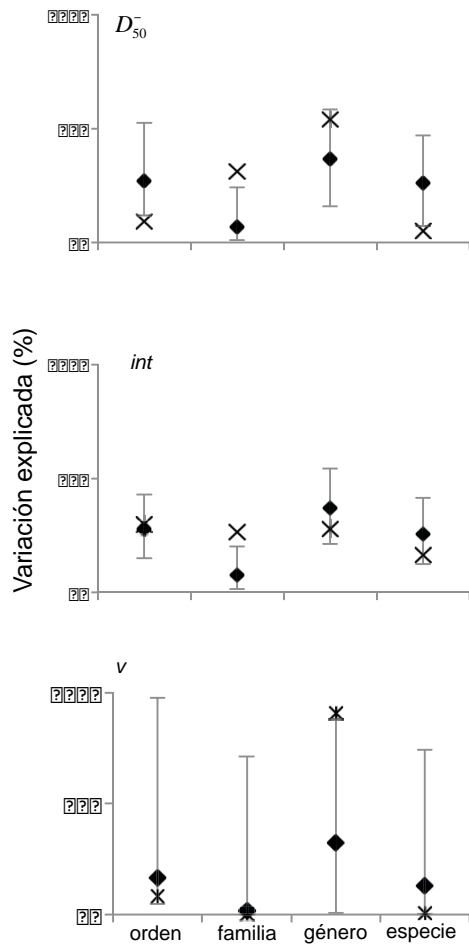
Índices de respuesta al disturbio

En la cañada el DAC va de 3.17 a 52.54, mientras que en el pastizal los valores oscilan entre 21.07 a 110.7. Al calcular los indicadores D_{50}^- y D^* , los cuales representan respectivamente el disturbio mínimo necesario para que la especie alcance la mitad de su densidad máxima y la ruderalidad, se obtuvo una gran cantidad de ceros; especialmente para el indicador D_{50}^- . Del total de 47 especies del bosque tropical caducifolio, 29 especies tuvieron un $D_{50}^- = 0$ y 20 especies una $D^* = 0$. De las 58 especies del pastizal semiárido, dichos valores se observaron en 45 y 41 especies, respectivamente. Para el indicador D_{50}^+ , el disturbio máximo necesario para que la especie alcance la mitad de su densidad máxima, se observó que un número importante de especies en ambos ambientes toman el máximo valor observado de DAC. Esto sucedió para 24 especies del bosque tropical caducifolio y para 8 especies del pastizal semiárido. En el resto de los indicadores se observó mucha mayor variabilidad (Tablas 3 y 4).

Análisis estadísticos taxonómicos y filogenéticos

Se observó una tendencia a que el género y el orden explicaran la mayor parte de la variación en la respuesta al disturbio (figuras 4 y 7), aunque estos patrones no siempre difirieron de lo que esperaríamos simplemente por azar. De hecho, en el bosque tropical caducifolio la familia fue el nivel taxonómico que con más frecuencia resultó tener un efecto significativo, mientras que en el pastizal lo fue el orden. Cuando tomamos en cuenta la variación acumulada, encontramos que el género explica más del 80 % de la variación, y en algunos casos inclusive se acerca a explicar el 100 % de la misma (figura 4 y 7).

En el bosque tropical caducifolio, en algunos casos, la familia y el género explican más de lo esperado al azar (figura 4). Para el indicador D_{50}^- la familia explica 31.43 % de la variación ($p = 0.006$), mientras que el orden ($p = 0.004$) y la especie ($p = 0.026$) explican una cantidad significativamente menor a la esperada, 9 % y 5 %, respectivamente. Para el indicador *int*, el cual nos habla del intervalo de DAC que toleran las especies, la familia explica el 27.12 % ($p = 0.002$). En el caso de la sensibilidad (v), el género explica el 90.92 % de la variación ($p = 0.050$). Respecto a la variación acumulada explicada por cada nivel taxonómico la familia y el género siguen siendo los niveles taxonómicos, que explican más de lo esperado por azar. Esto sucede para el intervalo (*int*) y la presión (\bar{D}), donde la familia explica el 56 % ($p = 0.020$) y 58.09 % ($p = 0.046$) respectivamente (figura 5). El género explica 94.84 % ($p = 0.024$) para el indicador D_{50}^- , para el cual el orden sigue explicando, menos de lo que esperaríamos por azar ($p = 0.004$; figura 5).



?

Figura 4 Porcentaje de la variación en la respuesta al disturbio que es explicado por cada nivel taxonómico en el bosque tropical caducifolio. Las barras representan la distribución de la varianza de los valores obtenidos con las aleatorizaciones. Las cruces representan el valor observado y los rombos la mediana de la distribución de varianza. El primer panel corresponde al índice mínimo (D_{50}^-), el panel segundo corresponde al intervalo de disturbio tolerado (*int*) y el último panel a la sensibilidad (*v*)

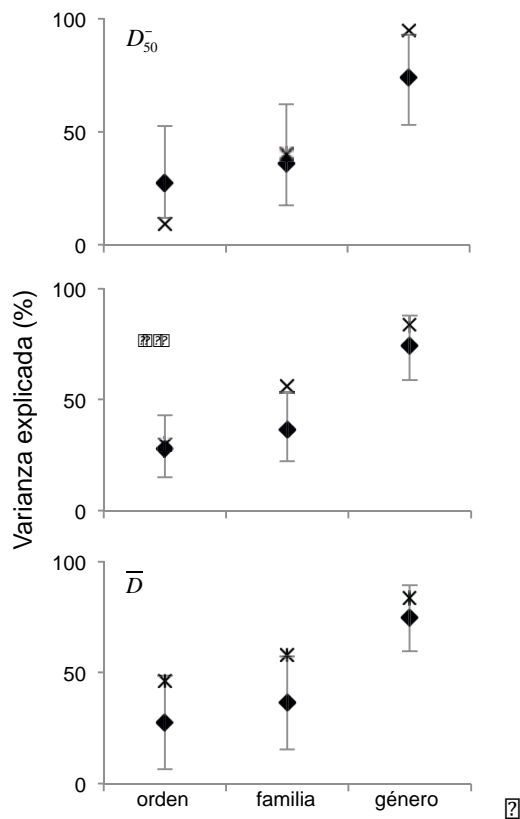


Figura 5 Porcentaje acumulado de la variación en la respuesta al disturbio que es explicado por cada nivel taxonómico en el bosque tropical caducifolio. Las barras representan la distribución de la varianza de los valores obtenidos con las aleatorizaciones. Las cruces representan el valor observado y los rombos la mediana de la distribución de varianza. El primer panel corresponde al disturbio mínimo (D_{50}^-), el segundo panel corresponde al intervalo de tolerancia al disturbio (*int*), y el último corresponde a la presión (\bar{D})

?

Es posible identificar las tendencias que existen en diferentes familias y que determinan que este nivel taxonómico explique significativamente más variación de la esperada. Las especies dentro de las familias como Burseraceae o Verbenaceae tienen su mínimo de tolerancia en un DAC de 0, por lo que no requieren del disturbio para alcanzar altas densidades. Por otro lado, las especies que requieren de un disturbio mínimo se concentran en pocas familias como Fabaceae o Cactaceae (Figura 6). Además, ya que la

?

??

familia explica la mayor parte de la variación también para el indicador *int* podemos decir que en promedio las familias Burseraceae, Euphorbiaceae y Verbenaceae tienen un gran intervalo de tolerancia al DAC. Por otro lado la familia Anacardiaceae es bastante especialista en cuanto al disturbio que tolera, pues su intervalo de tolerancia al disturbio es muy pequeño (Figura 6). A pesar de estas tendencias generales, existe una cantidad considerable de variación dentro de algunas de estas familias como es el caso de Cactaceae (Figura 6).

También se observaron géneros dentro de la misma familia cuyas respuestas al disturbio varían mucho entre sí, pero cuyas especies tuvieron comportamientos semejantes. Este es el caso de la familia de las Cactaceae para el indicador *v*. Por un lado, los géneros *Mammillaria* y *Coryphantha* cuyas abundancias aumentan con el disturbio. *Opuntia* y *Pachycereus* representa el caso contrario, en promedio se reducirán sus abundancias al aumentar el disturbio (Figura 6).

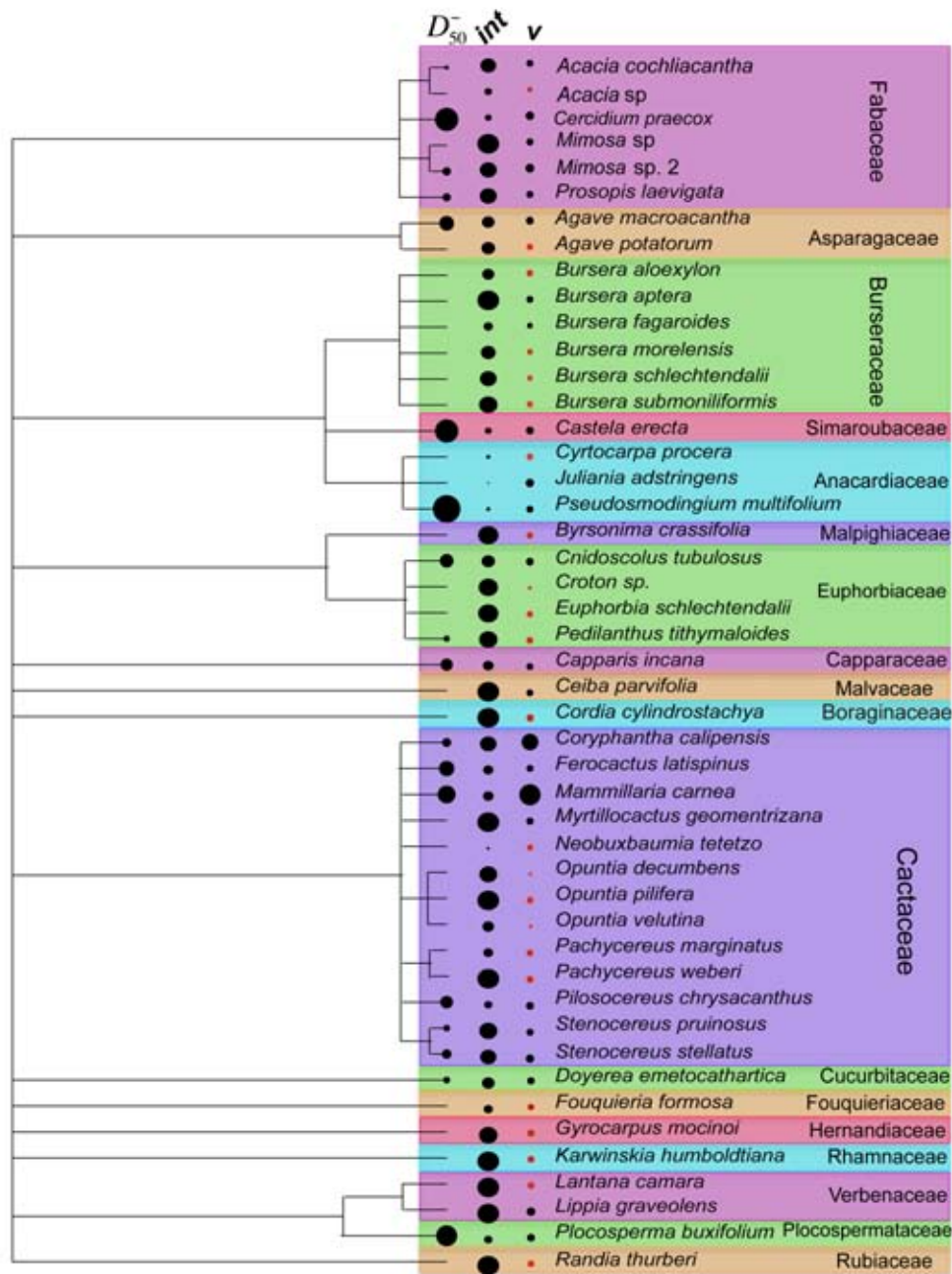


Figura 6 Relaciones taxonómicas y respuesta al disturbio observada en cada especie del bosque tropical caducifolio. Se muestran los valores para los índices disturbio mínimo (D_{50}^-), intervalo de tolerancia al disturbio (*int*) y sensibilidad (*v*). Los valores de los índices para cada especie son proporcionales al tamaño de los círculos. En términos generales, los valores más positivos de estos índices indican una mayor tolerancia al disturbio. En el caso del indicador *v*, los círculos rojos indican un valor negativo, es decir, implican una disminución en la abundancia de la especie al aumentar el disturbio. No es un árbol filogenético, pero las relaciones taxonómicas se reportan de acuerdo con APG III y las familias están encuadradas dentro de diferentes colores. 22

A diferencia de lo que sucede en el bosque tropical caducifolio, en el pastizal semiárido el orden explica significativamente más variación de la esperada (Figura 7). Esto sucede para el disturbio máximo (D_{50}^+), la susceptibilidad (s), y la presión (\bar{D}) (43.51 %, $p = 0.020$; 48.88 %, $p = 0.040$; y 52.11 %, $p = 0.010$, respectivamente). En algunos casos, los niveles inferiores explican menos de lo esperado al azar. Éste es el caso del nivel del género para los índices D_{50}^+ ($p = 0.010$), int ($p = 0.020$) y \bar{D} ($p = .050$) (figura 7). Lo mismo sucede para el disturbio mínimo (D_{50}^-) y para s en el nivel taxonómico de especie ($p = 0.012$ y $p = 0.004$) respectivamente (figura 7). Esto nos indica que una gran parte de la variación es explicada por los niveles superiores. Respecto a la variación acumulada, la familia explica más de lo esperado por azar para D_{50}^- y \bar{D} (60.43 %, $p = 0.018$ y 68.06 %, $p = 0.02$, respectivamente; figura 8). El género a su vez, explica el 100 % de la variación ($p = 0.022$) para el indicador D_{50}^- y explica 97.77 % de la variación ($p = 0.022$) para el indicador s (figura 8).

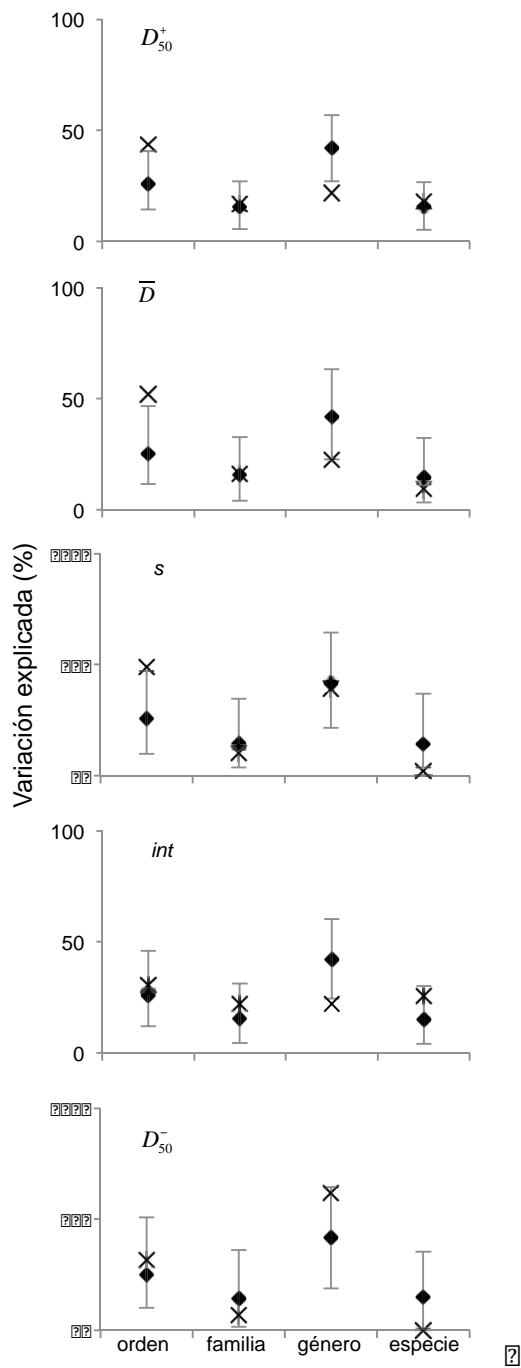


Figura 7 Porcentaje de variación de respuesta al disturbio que explica cada nivel taxonómico en el pastizal. Las barras representan la distribución de la varianza de los valores obtenidos con las aleatorizaciones. Las cruces representan el valor observado y los rombos la mediana de la distribución de varianza. El primer panel corresponde al disturbio máximo (D_{50}^+), el segundo panel corresponde a la presión (\bar{D}), el tercer panel corresponde a la susceptibilidad (s), el cuarto panel corresponde al intervalo de tolerancia al disturbio (int) y el último panel corresponde al disturbio mínimo (D_{50}^-)

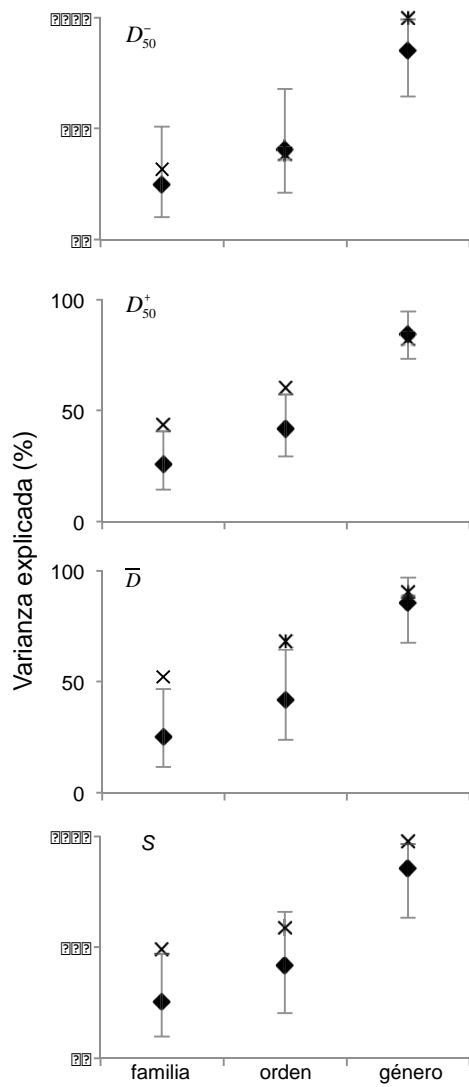


Figura 8 Porcentaje de variación de respuesta al disturbio acumulada que explica cada nivel taxonómico en el pastizal. Las barras representan la distribución de la varianza de los valores obtenidos con las aleatorizaciones. Las cruces representan el valor observado y los rombos la mediana de la distribución de varianza. El primer panel representa el mínimo (D_{50}^-) el segundo panel representa el máximo (D_{50}^+), el tercer panel representa la presión (\bar{D}), y el último panel representa la susceptibilidad (s)

Es posible identificar órdenes con alta tolerancia al disturbio, como Poales y Fabales. Sus poblaciones pudieron mantener densidades altas en sitios perturbados (elevados valores de D_{50}^+), así mismo, experimentaron más disturbio en promedio en sus poblaciones (elevados valores de \bar{D}) y se espera que sus poblaciones disminuyan poco o inclusive crezcan si el disturbio incrementa (s ligeramente negativas o inclusive positivas). Los Asparagales y Solanales muestran los patrones contrarios, indicando que se trata de órdenes poco tolerantes (Figura 9). Al igual que en el bosque tropical caducifolio, se puede observar una cantidad considerable de variación al interior de los órdenes.

Los resultados obtenidos a partir del análisis taxonómico además concuerdan con el análisis filogenético, ya que son los mismos índices los que mostraron señal filogenética en ambos análisis. Se obtuvo una $\lambda = 0.59$ ($p = 0.020$) para el indicador D_{50}^+ , una $\lambda = 0.64$ ($p = 0.050$) para el indicador s y una $\lambda = 0.88$ ($p = 0.002$) para el indicador \bar{D} .

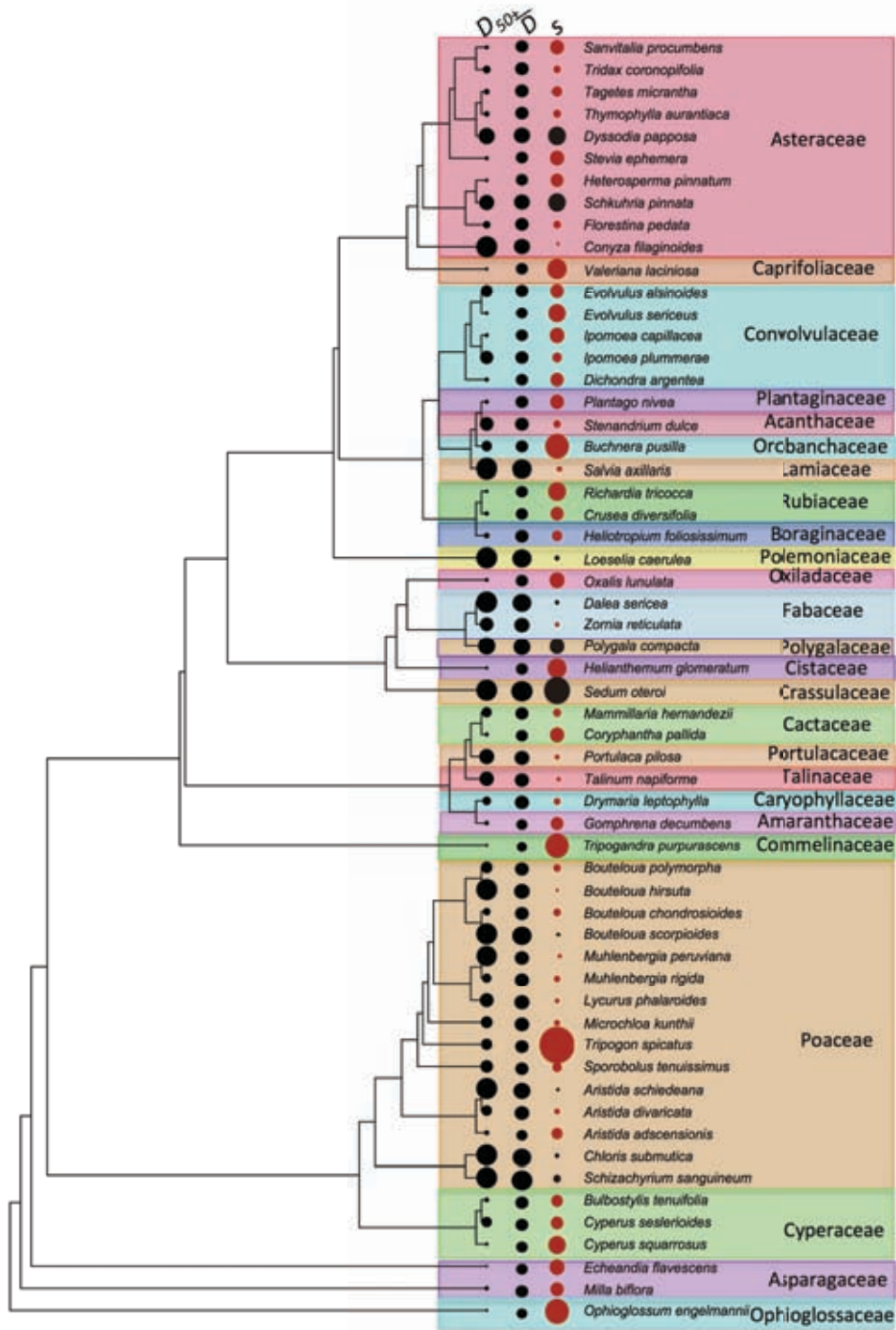
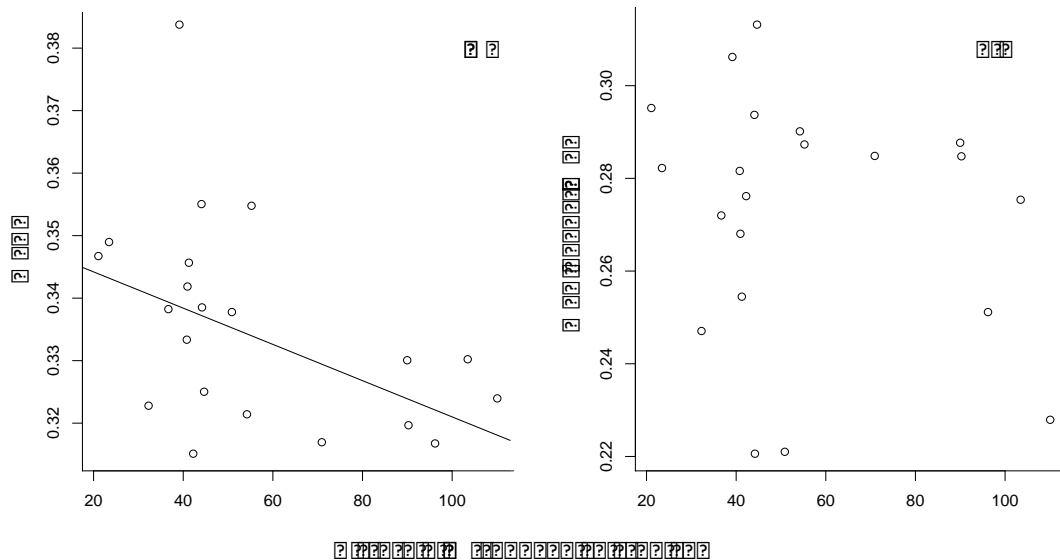


Figura 9 Relaciones filogenéticas y respuesta al disturbio observada en cada especie del pastizal semiárido. Se muestran los valores para los índices disturbio máximo (D_{50}^*), presión (D_s) y susceptibilidad (s). Los valores de los índices para cada especie son proporcionales al tamaño de los círculos. En términos generales, los valores más positivos de estos índices indican una mayor tolerancia al disturbio. En el caso del indicador s , los círculos rojos indican un valor negativo, es decir una disminución en la abundancia de la especie al aumentar el disturbio.

Análisis estadísticos de distancia filogenética de la comunidad

Cuando únicamente se tomó en cuenta la presencia de las especies para calcular la distancia filogenética, se encontró que ésta se redujo conforme aumentó el disturbio ($p = 0.03$) (figura 10). Sin embargo, cuando se tomó en cuenta la abundancia de las especies, la distancia filogenética no cambió con el disturbio ($p = 0.38$) (figura 10).



2

Figura 10 Cambio en la distancia filogenética en sitios con diferente intensidad de disturbio antropogénico crónico. La distancia filogenética se midió como MPD (a) y MPD ponderado (b). Los valores de R^2 son 0.21 y 0.04 respectivamente.

Discusión

Dado que en general se encontró una tendencia a que los niveles taxonómicos superiores expliquen la mayor parte de la variación en la respuesta al DAC y además se vio que las λ son significativamente diferentes de cero, en diferentes indicadores de la respuesta al

DAC: se puede decir que, efectivamente, hay una señal filogenética en la respuesta al disturbio y a grandes rasgos las especies emparentadas responden de manera similar. Sin embargo, los niveles taxonómicos superiores como orden o familia, quizás no explican una cantidad suficiente de la variación para poder hacer planes de manejo para taxones completos. Adicionalmente los valores de λ obtenidos sugieren que la señal filogenética es relativamente débil. A pesar de esto, en niveles taxonómicos inferiores, como género, la variación explicada por el grupo taxonómico fue muy grande (mayor al 90 %), lo que podría hacer posible el desarrollo de planes de manejo contemplados para géneros. La señal filogenética en la respuesta al DAC parece determinar que la distancia filogenética se reduzca con el disturbio, pero sólo cuando se consideran las presencias y ausencias de las especies, y no sus abundancias. Esto podría verse reflejado en la diversidad funcional, implicando una posible pérdida de las funciones de la comunidad en sitios perturbados.

Consideraciones metodológicas

Filogenia

Es muy probable que la filogenia obtenida tenga algunos errores y no nos está reflejando del todo bien algunas de relaciones filogenéticas entre las especies. A pesar de esto, no se cree que estas relaciones erróneas están influenciando nuestros resultados en gran medida.

Respecto a esto, es posible que las especies del género *Tagetes* que no se encuentran juntas dentro del árbol podrían representar un error. No obstante, la especie *Tagetes erecta* no estuvo presente en el análisis de señal filogenética (λ de Pagel), ya que no se encontró en suficientes localidades para ser modelada a través de los GAMs y obtener sus índices de respuesta al DAC. La especie *Tagetes micrantha*, que sí utilizamos

para obtener la λ de Pagel, sí se encuentra dentro del grupo donde se le ha ubicado en otras filogenias moleculares (Lookerman *et al.*, 2003). Por lo tanto, la ubicación errónea de *T. erecta* no debería representar un problema al hacer el análisis de señal filogenética. Este no es el caso del análisis de diversidad filogenética de la comunidad, donde sí participó la especie *Tagetes erecta*. Respecto a esto, Silvertown *et al.* (2006) hicieron un análisis similar utilizando una filogenia, obtenida a partir del gen *rbcL*, donde no se tuvo una muy buena resolución entre especies a nivel de género, pero sí a nivel de familia. A pesar de esto, Silvertown *et al.*, explican que los errores a nivel de género no deberían afectar en gran medida al cálculo de la distancia filogenética ya que sólo las ramas más grandes, las que separan a las diferentes familias, contribuyen de manera importante al cálculo del *MPD*. En consecuencia, el problema observado con *T. erecta* no debería tener un efecto importante en mis resultados.

Respecto al cálculo de la señal filogenética, es probable que la ubicación errónea de la especie *Tripogandra purpurascens* en esta filogenia esté resultando en una subestimación de la λ de Pagel. En la filogenia obtenida, la especie *T. purpurascens* está cerca de la familia Caryophyllaceae (figura 9.), a la cual debiera parecerse en su respuesta al disturbio. No obstante, este no es el caso. *Tripogandra purpurascens* es una especie de ambientes conservados mientras que las Caryophyllales son en su mayoría tolerantes al disturbio (Figura 9). La ubicación correcta de *T. purpurascens* sería junto a las Asparagales (Stevens 2012), con el cual dicha especie comparte más similitudes en cuanto a su respuesta al disturbio (Figura 9.). Dado lo anterior, si la especie *Tripogandra purpurascens* estuviera en su posición correcta probablemente tendríamos una λ más alta ya que habría una mayor similitud entre grupos emparentados. De esta manera, este error

en la filogenia no debería ser demasiado preocupante, ya que en todo caso estaríamos siendo conservadores en las pruebas estadísticas.

Muchas de las ramas de la filogenia que dan lugar a grandes grupos, como aquellas que dan lugar al orden Asparagales, no tienen mucho apoyo por parte del bootstrap. Para tener mayor seguridad de que estamos observando las relaciones evolutivas entre las especies, sería necesario obtener las secuencias de todas las especies para otro marcador, especialmente a nivel de órdenes. Otra alternativa sería convertir las ramas que no tienen mucho apoyo del bootstrap en politomías, aceptando que no se tienen claras las relaciones entre algunos de los grupos taxonómicos. Aparentemente, los diferentes índices para calcular señal filogenética, incluyendo la λ de Pagel, no se ven afectadas por la presencia de politomías en la filogenia (Munkmüller *et al.*, 2012). El uso de politomías sería una buena alternativa para tener mayor precisión en el cálculo de la señal y la distancia filogenéticas, dada la información molecular que se tiene disponible actualmente.

Métodos estadísticos

Aunque sí se ha encontrado señal filogenética en características ecológicas de las plantas, en general ésta suele ser menor que aquella encontrada en otros atributos, tales como los morfológicos o fisiológicos (Prinzing *et al.*, 2001). Por ejemplo, se ha encontrado señal filogenética en la altura de la plantas, la longitud de la hojas y en su concentración de nitrógeno en las hojas (Cavender-Bares y Reich, 2012), así como en el tamaño de la semilla (Cadotte *et al.*, 2009). La dificultad para encontrar señal filogenética en las características ecológicas puede ser resultado de que éstas son más difíciles de medir. Por ejemplo, en este trabajo, la respuesta al disturbio se estimó de un modo indirecto y no se

obtuvo valores de λ muy altos. El mayor de ellos ($\lambda = 0.88$) fue el de la presión (\bar{D}), el cual es una medida directa de la cantidad de disturbio que están experimentando las poblaciones.

Algunos de los valores de los índices de respuesta al disturbio que se repitieron pudieron también haber sesgado los resultados de los análisis. En el bosque tropical caducifolio, un gran número de especies tomaron el máximo de disturbio observado como su valor de D_{50}^+ ya que no hubo una disminución en la abundancia de dichas especies conforme aumenta el disturbio. Quizás esto se deba a que el muestreo del gradiente de disturbio fue incompleto, y que no se esté observando en los datos el disturbio necesario para que la abundancia de muchas de las especies disminuya. En consecuencia, la repetición de un mismo valor en los análisis podría ocasionar que aparezcan como una característica altamente conservada entre las especies, resultando en una sobreestimación de la señal filogenética, o como una convergencia evolutiva entre grupos lejanos, lo que implicaría una subestimación. Algo similar puede ocurrir con los índices disturbio mínimo (D_{50}^-) y ruderalidad (D^*), ya que hay un gran número de especies cuyos valores son de cero. Esto sería un problema si la máxima abundancia de una especie se alcanza cuando se tiene un DAC mayor, sin embargo la reducción en la abundancia en los sitios sin disturbio no fue detectada estadísticamente por los GAM. En consecuencia estos indicadores podrían no estar reflejando la respuesta al DAC de una manera suficientemente precisa para poder estimar adecuadamente la cantidad de señal filogenética existente. Ya que en el bosque tropical caducifolio los valores idénticos de D_{50}^+ fueron comunes y que no se encontró señal filogenética en este atributo, y que lo contrario sucedió para D_{50}^- y D^* en el pastizal, donde los ceros fueron muy frecuentes, se

podría pensar que la falsa convergencia evolutiva podría ser la responsable de la ausencia de señal filogenética en esos índices. Sin embargo, ya que los valores de p se calcularon a partir de aleatorizaciones de los valores observados respecto a las especies, y por lo tanto se tomaron en cuenta los valores que estaban repetidos, estos últimos no deberían causar ningún problema ya que cuando nuestros resultados difieren de lo esperado por azar, quiere decir que la estructura de los datos no es responsable de los resultados que estamos observando.

Adicionalmente, se considera que el análisis basado en el indicador D^* podría ser más informativo en un estudio donde la mayoría de las especies fueran ruderales, es decir que en su mayoría alcancen su mayor abundancia en presencia de cierta cantidad de disturbio, como sucede con las especies de *Mammillaria* estudiadas en el trabajo de Martorell y Peters (2009). Es interesante considerar que la presión (\bar{D}), la cual no nos habla de una característica directamente heredable en las plantas, ya que se mide a partir del disturbio promedio de los lugares en los que están habitando actualmente las especies, mostró una señal filogenética fuerte. A pesar de esto, la presión puede estar reflejando la preferencia de cada especie por ambientes con cierta cantidad de DAC: una especie ruderal debería tener una presión alta pues sólo crece en sitios con alto disturbio. Por ende, la presión puede ser un indicador indirecto de la ruderalidad en el cual es posible encontrar señal filogenética aún en datos como los encontrados en este trabajo, donde los valores de D^* muestran poca variabilidad.

La estructura taxonómica de la comunidad es otro factor que incide sobre los resultados de los ANOVA anidados. En varios de los análisis taxonómicos (once de los catorce que se hicieron) los niveles de orden y género explican la mayor parte de la

variación . Esto quizás se debe a que hay cuatro órdenes en el bosque tropical caducifolio y ocho órdenes del pastizal semiárido que están representados por una sola especie. Lo mismo sucede con gran parte de los géneros de ambos sistemas. En consecuencia una gran parte de la variación se queda en los niveles de orden y género ya que no hay niveles inferiores que puedan explicarla. De hecho, en los modelos nulos, donde no hay señal filogenética pero se conserva la estructura taxonómica, el orden y el género siguieron explicando mucha de la variación. Por ello es necesario tomar en cuenta los valores de p y no sólo la cantidad de variación explicada: por ejemplo, en varios casos en el género explica mucha de la variación (inclusive hasta un 54 %), pero no explica más de lo que esperaríamos por azar.

Es interesante notar que se obtuvieron resultados muy similares tanto en el análisis taxonómico como en el análisis filogenético. Esto podría deberse a que las clasificaciones taxonómicas que utilizamos (APGIII), están basadas en análisis moleculares y reflejan bien la historia evolutiva de las especies. Se ha reportado que los ANOVA anidados que utilizamos funcionan relativamente bien cuando la taxonomía refleja a la filogenia, aunque no incorporen tanta información al análisis como los análisis que utilizan filogenias (Ackerly y Donoghue, 1995). Algo similar ocurre en el trabajo de Prinzing *et. al* (2001), donde encuentran conservadurismo de nicho de las plantas vasculares, utilizando tanto métodos filogenéticos como taxonómicos. Esto podría resultar muy útil para la toma de decisiones para la conservación, ya que la información taxonómica necesaria para realizar los análisis taxonómicos, como los llevados a cabo en este estudio, es relativamente más sencilla de obtener cuanto ésta se encuentra asentada en bases de datos que la elaboración de una filogenia.

Señal filogenética en la respuesta al disturbio

A pesar de la dificultad para encontrar señal filogenética en características ecológicas, sí se encontró cierto grado de dicha señal en la respuesta al DAC. No obstante, se puede ver que dentro de un mismo taxón las respuestas al disturbio varían considerablemente. Esto sucede, por ejemplo, a nivel de orden en las Poales, donde la familia Cyperaceae ($D_{50}^+ = 28.43$, $\bar{D} = 40.82$, $s = 1.4$) tiene en promedio una menor tolerancia al disturbio que la familia Poaceae ($D_{50}^+ = 72.22$, $\bar{D} = 50.34$, $s = 0.46$). Algo similar se presentó a nivel de familia con la especie *Tripogon spicatus* cuya respuesta al disturbio difiere mucho de las demás poáceas, y en las cactáceas del bosque tropical caducifolio, donde algunas especies toleran el disturbio mucho mejor que otras.

El haber encontrado señal filogenética en la respuesta al disturbio puede, de inicio, parecer extraño ya que el disturbio antropogénico representa un evento relativamente reciente en la historia evolutiva de las especies, y sería improbable que los linajes ya hayan desarrollado adaptaciones para enfrentarlo. No obstante, muchas de las plantas que encontramos en el pastizal semiárido son anuales o facultativamente anuales, y por lo tanto pueden presentar el doble de cambios evolutivos por unidad de tiempo en comparación con los linajes de especies perennes (Morales, 2000). Así que, de haber adaptaciones frente al disturbio antropogénico, probablemente la encontraríamos en el pastizal.

Alternativamente, la señal filogenética en la respuesta al DAC puede explicarse si las adaptaciones de las especies frente al disturbio natural les permitieran también enfrentar al disturbio antropogénico. Brunjberg *et al.*, (2010) y Knapp *et al.*, (2008)

reportan evidencia en este sentido. Martorell y Peters (2008), por otro lado, sugieren que el efecto que tiene el ganado se parece al efecto que tienen los herbívoros silvestres sobre las plantas, de manera que pueden responder al disturbio provocado por la ganadería. Algunos linajes, como las Poaceae, evolucionaron junto con los ungulados silvestres de manera que tienen diferentes características que las hacen tolerantes al ramoneo (Coughenour, 1985). No obstante, se ha discutido si estas características son en realidad adaptaciones al ramoneo o exaptaciones que surgieron en un inicio para tolerar sequía (Coughenour, 1985).

La diferencias entre el bosque tropical y el pastizal pueden explicarse por la dinámica y las condiciones ambientales de ambas comunidades. Por ejemplo, en las especies del bosque tropical caducifolio parece haber señal filogenética en la cantidad de disturbio que requiere una especie para establecerse en la comunidad (D_{50}^-). Entre las especies que no son abundantes en los sitios más conservados pero sí en los perturbados (i.e., tienen un valor más alto de D_{50}^+) están *Cercidium praecox*, *Agave macroacantha*, *Castella erecta*, *Pseudomondingium multifolium*, *Cnidoscolus tubulosus*, *Pedilanthus tithymaloides*, *Ferocactus latispinus*, *Mammillaria carnea*, *Neobuxbania tetetzo*, *Opuntia pilífera*, *Stenocereus pruinosus*, *Stenocereus stellatus*, *Fouquieria formosa*, *Gyrocarpus mocinoi*, *Karwinskia humboldtiana*, *Lantana camara* y *Lippia graveolens*. Todas ellas son abundantes en los matorrales xerófilos cercanos al sitio de estudio, en la porción norte del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Es posible que aquí las especies con adaptaciones a ambientes áridos estén respondiendo favorablemente frente a factores de disturbio. Está documentado que en las etapas tempranas de la sucesión en los bosques tropicales caducifolios las condiciones ambientales son más xéricas que en la selva

madura (Lebrija-Trejos et al., 2011). También se ha hipotetizado que el disturbio reduce la competencia de las especies (Grime, 1973; Michalet et al., 2006), lo que podría permitir la incorporación de las especies de ambientes áridos en los sitios perturbados. Conforme la sucesión avanza, las especies provenientes de ambiente desérticos como algunas leguminosas pueden ser sustituidas por especies propiamente del bosque tropical caducifolio como son las burseras.

Por su parte, en el pastizal semiárido parece haber señal filogenética en la cantidad máxima de disturbio que tolera una especie antes de que su abundancia se reduzca al 50 % de su máximo (D_{50}^+), lo cual podría estar relacionado con la fuerte cantidad de disturbio que existe en el sitio y la capacidad de todas las especies para vivir en sitios altamente perturbados. En esta zona de estudio el suelo desaparece conforme aumenta el DAC, imponiendo una limitación infranqueable para casi todas las especies.

Así mismo, los dos sitios de estudio casi no comparten grupos taxonómicos a excepción de las cactáceas y las fabáceas, las cuales son grupos que a grandes rasgos toleran el disturbio. Se ha considerado que algunas especies de la familia Fabacea son beneficiadas por el disturbio. Los géneros *Acacia* y *Mimosa*, y en particular la especie *Acacia cochliacantha*, se han identificado como especies ruderales debido a su crecimiento crecimiento (Burgos y Mass 2004; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008). Aunque las cactáceas no suelen considerarse especies ruderales se ha encontrado en otros estudios semejantes a este que muchas de ellas se ven beneficiadas por el disturbio (Martorell y Peters 2005, 2009, Martorell et al. 2012) o también en estudios demográficos (Portilla-Alonso y Martorell 2011, Ureta y Martorell 2009). Esto sugiere que ciertos grupos

taxonómicos se comportan de manera similar en ambientes tan diferentes como el pastizal y el bosque tropical caducifolio.

Como ya se mencionó, en el pastizal semiárido, donde el disturbio es mayor, no se puede identificar grupos dentro de la filogenia donde la respuesta al disturbio sea homogénea. Aquellos grupos que han sido considerados clásicamente como ruderales, como las asteráceas (Brunjberg *et al.*, 2012) tienen más bien una gran diversidad de respuestas. Algunas son poco tolerantes como *Sanvitalia procumbens* o *Stevia ephemera*, pero *Dyssodia papposa*, *Schkuhria pinnata* y *Conyza filaginoides* se ven beneficiadas por el disturbio. Las asteráceas cuentan con las características que clásicamente se han relacionado con la ruderalidad como anemocoria, polinización por viento, autopolinización, alta producción de semillas, ciclo de vida anual (Grime, 1977; McIntyre *et al.*, 1995; Lavorel *et al.*, 1997; Lesosová *et al.*, 2006) y semillas con ganchos u ornamentaciones, sobre todo cuando el ganado es abundante (McIntyre *et al.*, 1995). Esto pone en relieve la diferencia entre las plantas ruderales en el sentido original de la palabra (i.e., una planta que medra en ambientes perturbados), y las plantas que poseen los atributos de historia de vida que Grime (1977) asocia a tales especies, a pesar de que su uso ha llevado a confundir ambos conceptos.

La mayor concentración de especies tolerantes al disturbio en el pastizal semiárido parece estar dentro de la familia Poaceae, considerada como una de las familias más ruderales por las características que presentan sus representantes (Lesosová *et al.*, 2006). Ejemplos de estas características son la anemocoria y la polinización por viento (Lesosová *et al.*, 2006), la cual les permite reproducirse aun en ausencia de especies polinizadoras, raras o estar ausentes en este tipo de ambientes perturbados. La tolerancia

al disturbio parece disminuir conforme nos alejamos de la familia Poaceae hacia especies filogenéticamente más basales que componen a la comunidad, las cuales parecen ser más vulnerables al DAC, por ejemplo, las Cyperaceas.

Distancia filogenética de la comunidad

Se ha observado que la distancia filogenética de la comunidad disminuye significativamente conforme aumenta el disturbio en diferentes ambientes tales como dunas costeras (Brunbjerg *et al.*, 2012), sitios urbanos (Knapp *et al.*, 2008) y también en ambientes lacustres (Helmus *et al.*, 2010). Incluso, algunos autores han llegado a señalar al disturbio como el factor más importante para la estructuración filogenética de la comunidad (Brunbjerg *et al.*, 2012). De acuerdo con estos resultados, se encontró que la distancia filogenética disminuye significativamente conforme aumenta el disturbio cuando no tomamos en cuenta la abundancia de las especies. Es decir a mayor disturbio la diversidad filogenética es menor.

La falta de una relación entre diversidad filogenética y disturbio al considerar las abundancias de las especies parece relacionarse con la rareza y la competencia entre especies emparentadas. En el análisis usando MPD ponderado las especies raras perdieron peso y la regresión dejó de ser significativa. Esto sugiere que dichas especies determinaron la relación negativa entre la MPD no ponderada y el disturbio. Para comprender este fenómeno, debemos tener en mente tres premisas: (1) en este pastizal, las especies raras son más afectadas por la competencia interespecífica que las especies comunes (Martorell y Freckleton, 2014), (2) se ha hipotetizado que la competencia es mayor en sitios sin disturbio y menor en sitios perturbados (Grime, 1973; Michalet *et al.*, 2006), y (3) una mayor dispersión en la estructura filogenética de la comunidad indica

que las especies cercanamente emparentadas no se establecen en el mismo lugar al mismo tiempo (Webb et al., 2002). De las primeras dos premisas, se espera que las especies raras sean excluidas de los sitios con menor disturbio, y de la tercera premisa, se deduce que para que la distancia filogenética sea mayor en esos sitios, los competidores responsables de la exclusión de las especies raras deben ser sus parientes cercanos. Por lo tanto, los resultados sugieren que las especies raras tienden a ser excluidas por sus parientes en las localidades conservadas del pastizal.

Si lo anterior es correcto, las especies raras deberían estar confinadas a los sitios perturbados y con menor competencia. Esto parece ser el caso en el género *Bouteloua* (donde dos especies comunes, *B. chondrosoides* y *B. polymorpha* [con abundancias de 2231 y 1627 individuos por hectárea] se encuentran en sitios menos perturbados y toleran menos DAC que las especies raras *B. hirsuta* y *B. scorpioides* [849 y 625 inds/ha, respectivamente]; figura 9) y en el género *Aristida* (la especie más común [993 inds/ha], *A. adscencionis*, tiene la menor tolerancia al disturbio y está en los sitios más conservados, mientras que la más rara, *A. schiedeana* [178 inds/ha], es la más afín al disturbio. *A. divaricata* [317 inds/ha] es intermedia tanto en abundancia como en respuesta al DAC; figura 9). Sin embargo, en *Muhlenbergia* (género al cual corresponde *Lycurus phalaroides* de acuerdo a los datos moleculares, Peterson et al., 2010), los patrones están completamente invertidos (la especie más rara, *M. rigida* [175 inds/ha] es la menos tolerante al disturbio, y la más común, *M. peruviana* [647 inds/ha] experimenta mayor presión y tolera más CAD. *L. phalaroides* es intermedia a las otras dos especies, figura 9). No hay otros géneros con tantas especies en el pastizal semiárido para verificar si este patrón es generalizado.

Además de la competencia, hay otro factor que podría intervenir en la reducción de la diversidad filogenética cuando el disturbio aumenta. Es posible que el disturbio actúe como un filtro ambiental seleccionando solamente a las especies que pertenezcan a linajes capaces de soportar este tipo de ambientes (Webb et al., 2002; Knapp et al., 2008). Por ejemplo, en el pastizal semiárido es común encontrar suelos muy someros, como consecuencia del fuerte disturbio y en este escenario se ha observado un incremento en la abundancia de especies suculentas (Almanza-Celis y Martorell, 2008). Estos suelos son muy pobres en recursos y humedad por lo que las especies que los ocupan cuentan con adaptaciones para estas condiciones limitantes, en este caso la suculencia parece ser una adaptación a la escasa humedad de estos sitios (Almanza-Celis y Martorell, 2008). De esta manera, solo ciertos taxones, que cuentan con las adaptaciones necesarias para enfrentar algunas de las condiciones limitantes de los suelos someros, podrían ocupar estos sitios con mayor disturbio.

Implicaciones para la conservación

La presencia de señal filogenética en la respuesta al disturbio no implica que, cuando se trata de la conservación de especies, se pueda hacer generalizaciones sobre grupos taxonómicos enteros. Esto es especialmente cierto cuando estamos hablando de ordenes y familias completas, pues en el mejor de los casos, la familia solo explica entre el 50 % y 70 % de la variación acumulada y el orden entre el 30 y el 50 % (y a veces no explica más de lo que esperaríamos por azar). Ahora bien, si se utilizara al género para hacer decisiones sobre conservación, se estaría tomando en cuenta entre el 80 % y el 100 % de la variación en la respuesta al DAC entre las especies. Esto, quiere decir que este nivel

taxonómico sería útil para tomar decisiones de conservación, pues significa un ahorro en el tiempo y el dinero que implicaría estudiar a cada una de las especies.

Es importante enfatizar que, si es necesario hacer estudios similares a este, la información taxonómica es igual de útil que la filogenética. La ventaja de la información taxonómica radica en que ésta es más fácil de obtener, una vez que haya sido depositada en bases de datos en línea como la del APGIII, y es menos costosa en términos de equipos y reactivos que se requieren para obtener la información filogenética. Esto la hace ideal para construir e implementar planes de manejo en zonas de alta diversidad donde los recursos pueden ser escasos.

También es importante destacar que al haber cierto grado de señal filogenética en la respuesta al disturbio, es de suponerse que así como hay grupos de especies que casi en su totalidad responden de manera favorable ante el disturbio, puede haber otros que se vean, casi en su totalidad, altamente perjudicados por el DAC. Esto se traduce en que taxones enteros son vulnerables a la extinción a causa de estas actividades humanas, resultando en pérdidas masivas de especies. Esto puede resultar desastroso ya que, aunque aún no se entienden completamente los efectos que tiene la pérdida de riqueza sobre un ecosistema, parece ser que un número mínimo de especies son necesarias para el funcionamiento de la comunidad (Loreau *et al.*, 2001). Esto aunado a las razones estéticas, culturales, éticas y económicas que existen para mantener la biodiversidad (Loreau *et al.*, 2001).

Los hallazgos de este trabajo también apoyan la idea de que al incrementar el disturbio, la diversidad filogenética de una comunidad disminuye, lo cual puede ser incluso aún más grave que la pérdida de especies, ya que las especies taxonómicamente

distintas probablemente contribuyen con características distintas al funcionamiento de una comunidad, gracias a las diferencias en su historia evolutiva (Faith, 1992). Si la extinción de unas cuantas especies no significa la pérdida completa de la función que desempeñan en la comunidad, ésta puede permanecer estable (May 1973; Ives 2007). En contraste, la extinción de todo un linaje puede implicar la pérdida de grupos funcionales enteros, lo que sí podría desestabilizar a la comunidad.

En conclusión, aunque haya señal filogenética en la respuesta al disturbio, los niveles taxonómicos superiores como el orden o la familia no parecen explicar gran parte de la variación y los valores obtenidos para λ no son muy altos. Por lo tanto, se recomienda hacer generalizaciones de este tipo para la conservación, solamente cuando no se tenga información adicional y no se cuente con los recursos y el tiempo suficiente para hacer estudios más detallados. Este estudio también deja ver que un incremento en el DAC podría significar una pérdida importante de la biodiversidad y las funciones del ecosistema.

Conclusiones

- En los sitios estudiados hay señal filogenética en la respuesta de las plantas al disturbio. Sin embargo, estos resultados se deben tomar con cautela si se desea hacer planes de manejo para taxones completos. Parece arriesgado generalizar la información más allá del nivel de género.
- Los análisis que utilizan información taxonómica son una buena opción para este tipo de estudios, si la taxonomía refleja adecuadamente la filogenia de las especies.

- La diversidad filogenética disminuye conforme aumenta el disturbio, lo que implica efectos potencialmente negativos sobre el funcionamiento de los ecosistemas perturbados.

Apéndice

Tabla 5. Índices de respuesta al disturbio antropogénico crónico para cada especie la selva baja caducifolia. Los índices sólo se calcularon para las especies presentes en al menos seis sitios. La clasificación taxonómica corresponde APGIII de (Stevens, 2013). Los índices son ruderalidad (D^*), mínimos (D_{50}^-), máximo (D_{50}^+), intervalod de torlerancia (int), presión (\bar{D}), susceptibilidad (s) y sensibilidad (v)

Especie	Orden	Familia	D^*	D_{50}^-	D_{50}^+	int	\bar{D}	s	v
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Fabales	Fabaceae	24.75	5.29	42.68	37.39	24.55	0.13	0.03
<i>Acacia</i> sp.	Fabales	Fabaceae	0	0	16.5	16.5	18.57	1.46	-0.4
<i>Agave macroacantha</i> Zucc.	Asparagales	Asparagaceae	52.89	23.48	52.89	29.41	22.05	-0.83	0.3
<i>Agave potatorum</i> Zucc.	Asparagales	Asparagaceae	0	0	31.84	31.84	16.86	0.76	-0.08
<i>Bursera aloexylon</i> (Schiede ex Schltld.) Engl.	Sapindales	Burseraceae	14.02	0	27.77	27.77	27.16	2.5	-0.04
<i>Bursera aptera</i> Ramirez	Sapindales	Burseraceae	52.89	0	52.89	52.89	19.93	-0.14	0.04
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	Sapindales	Burseraceae	0	0	20.73	20.73	21.16	1.16	-0.27
<i>Bursera morelensis</i> Ramirez	Sapindales	Burseraceae	0	0	34.8	34.8	22.83	1.04	-0.31
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	Sapindales	Burseraceae	0	0	39.83	39.83	23.23	0.61	-0.33
<i>Bursera submoniliformis</i> Engl.	Sapindales	Burseraceae	0	0	44.27	44.27	24.01	0.55	-0.14
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiales	Malpighiaceae	0	0	48.98	48.98	30.21	0.49	-0.08
<i>Capparis incana</i> Kunth	Brasicales	Capparaceae	33.43	19.36	43.48	24.12	36.15	-0.89	0.02
<i>Castela erecta</i> Turpin	Sapindales	Simaroubaceae	52.89	38.4	52.89	14.49	26.91	-1.68	0.28
<i>Ceiba parvifolia</i> Rose	Malvales	Malvaceae	52.89	0	52.89	52.89	36.7	-0.09	0.02
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms	Fabales	Fabaceae	52.89	38.45	52.89	14.44	31.28	-1.69	0.53
<i>Cnidioscolus tubulosus</i> (Müll. Arg.) I.M. Johnst.	Malpighiales	Euphorbiaceae	52.89	21.79	52.89	31.1	30.85	-0.78	0.27
<i>Cordia cylindrostachya</i> (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.	Boraginales	Boraginaceae	0	0	52.89	52.89	33.25	0.34	-0.01
<i>Coryphantha calipensis</i> Bravo ex S. Arias Montes, U. Guzman Cruz & S. Gama Lopez	Caryophyllales	Cactaceae	46.17	13.54	52.89	39.35	23.2	-0.9	5.53
<i>Croton</i> sp.	Malpighiales	Euphorbiaceae	6.82	0	46.49	46.49	13.73	0.62	-0.69
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	Sapindales	Anacardiaceae	0	0	7.46	7.46	20.78	3.19	-0.1
<i>Doyerea emetocathartica</i> Grosourdy	Cucurbitales	Cucurbitaceae	15.71	9.84	39.25	29.41	14.6	-0.15	0.14
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Malpighiales	Euphorbiaceae	0	0	48.77	48.77	32.64	0.49	-0.14

Especie	Orden	Familia	D^*	D_{50}^-	D_{50}^+	int	\bar{D}	s	v
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	Caryophyllales	Cactaceae	35.44	24.81	47.55	22.74	17.43	-0.57	0.03
<i>Fouquieria formosa</i> Kunth	Ericales	Fouquieriaceae	0	0	20.26	20.26	16.66	1.18	-0.12
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	Laurales	Hernandiaceae	20.2	0	44.48	44.48	25.51	0.57	-0.01
<i>Juliania adstringens</i> (Schltdl.) Schltdl.	Sapindales	Anacardiaceae	0	0	1.27	1.27	25.76	5.58	0.46
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Schult.) Zucc.	Rosales	Rhamnaceae	0	0	52.89	52.89	20.04	0.31	-0.03
<i>Lantana camara</i> L.	Lamiales	Verbenaceae	0	0	52.89	52.89	25.63	0.04	0
<i>Lippia graveolens</i> Kunth	Lamiales	Verbenaceae	52.89	0	52.89	52.89	25.96	-0.41	0.49
<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	Caryophyllales	Cactaceae	52.89	28.98	52.89	23.91	26.19	-1.02	11.84
<i>Mimosa</i> sp. 1	Fabales	Fabaceae	52.89	0	52.89	52.89	26.06	-0.12	0.08
<i>Mimosa</i> sp. 2	Fabales	Fabaceae	52.89	12.54	52.89	40.36	30.79	-2.2	0.63
<i>Myrtillocactus geomtrizana</i> Console	Caryophyllales	Cactaceae	52.89	0	52.89	52.89	24.66	-0.33	0.1
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (J.M. Coult.) Backeb.	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	4.13	4.13	22.76	1.26	-0.17
<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck	Caryophyllales	Cactaceae	17.56	0	42.74	42.74	31.72	0.59	-0.91
<i>Opuntia pilifera</i> F.A.C. Weber	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	52.89	52.89	14.23	0.03	-0.03
<i>Opuntia velutina</i> F.A.C. Weber	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	26.6	26.6	22.59	0.9	-1.09
<i>Pachycereus marginatus</i> (DC.) Britton & Rose	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	21.74	21.74	29.02	1.11	-0.05
<i>Pachycereus weberi</i> (J.M. Coult.) Backeb.	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	52.89	52.89	19.05	0.01	0
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit.	Malpighiales	Euphorbiaceae	12.96	8.78	52.89	44.11	16.89	-0.66	-0.01
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (F.A.C. Weber ex Schum.) Byles & G.D. Rowley	Caryophyllales	Cactaceae	28.03	19.99	37.87	17.88	26.67	-3.1	0.25
<i>Plocosperma buxifolium</i> Benth.	Lamiales	Plocospermataceae	52.89	34.38	52.89	18.51	40.87	-0.69	0.24
<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst.	Fabales	Fabaceae	52.89	12.22	52.89	40.67	27.9	-1.53	0.07
<i>Pseudosmodium multifolium</i> Rose	Sapindales	Anacardiaceae	52.89	45.86	52.89	7.03	24.91	-0.87	0.03
<i>Randia thurberi</i> S. Watson	Gentianales	Rubiaceae	0	0	52.89	52.89	19.67	0.24	-0.11
<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	Caryophyllales	Cactaceae	32.48	9.47	52.89	43.42	23.44	-0.74	0.04
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	Caryophyllales	Cactaceae	52.89	14.49	52.89	38.4	24.26	-0.63	0.38

Tabla 6. Índices de respuesta al disturbio antropogénico crónico para cada especie del pastizal semiárido. Los índices sólo se calcularon para las especies presentes en al menos seis sitios. La clasificación taxonómica corresponde APGIII de (Stevens, 2013). Los índices Los índices son ruderalidad (D^*), mínimos (D_{50}^-), máximo (D_{50}^+), intervalod de torlerancia (*inter*), presión (\bar{D}), susceptibilidad (s) y sensibilidad (v)

Especie	Orden	Familia	D^*	D_{50}^-	D_{50}^+	int	\bar{D}	s	v
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Poales	Poaceae	0	0	21.57	21.57	40.74	1.11	-0.46
<i>Aristida divaricata</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Poales	Poaceae	0	0	51.95	51.95	48.35	0.46	-0.07
<i>Aristida schiedeana</i> Trin. & Rupr.	Poales	Poaceae	110.07	0	110.07	110.07	57.14	-0.07	0.01
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson	Poales	Poaceae	0	0	35.66	35.66	45.12	0.68	-0.77
<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	Poales	Poaceae	0	0	110.07	110.07	52.36	0.18	-0.04
<i>Bouteloua polymorpha</i> (E. Fourn.) Columbus	Poales	Poaceae	0	0	57.57	57.57	45.59	0.67	-0.38
<i>Bouteloua scirpioides</i> Lag.	Poales	Poaceae	110.07	0	110.07	110.07	66.18	-0.12	0.06
<i>Buchnera pusilla</i> Kunth	Lamiales	Orobanchaceae	36.87	17.5	51.73	34.23	40.87	2.53	-0.17
<i>Bulbostylis tenuifolia</i> (Rudge) J.F. Macbr.	Poales	Cyperaceae	0	0	20.69	20.69	43.06	1.16	-1.36
<i>Chloris submutica</i> Kunth	Poales	Poaceae	110.07	50.3	110.07	59.77	62.81	-0.41	0.08
<i>Conyza filaginoides</i> (DC.) Hieron.	Asterales	Asteraceae	0	0	110.07	110.07	53.96	0.1	0
<i>Coryphantha pallida</i> Britton & Rose	Caryophyllales	Cactaceae	0	0	16.29	16.29	39.02	1.47	-0.02
<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	Gentianales	Rubiaceae	0	0	18.05	18.05	39.48	1.32	-2.09
<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth	Poales	Cyperaceae	0	0	51.51	51.51	41.9	1.23	-1.57
<i>Cyperus squarrosus</i> L.	Poales	Cyperaceae	0	0	13.1	13.1	37.48	1.82	-0.06
<i>Dalea sericea</i> Lag.	Fabales	Fabaceae	110.07	46.56	110.07	63.51	63.59	-0.38	0.08
<i>Dichondra argentea</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Solanales	Convolvulaceae	0	0	17.83	17.83	39.53	1.34	-0.06
<i>Drymaria leptophylla</i> (Cham. & Schltdl.) Fenzl ex Rohrb.	Caryophyllales	Caryophyllaceae	0	0	41.06	41.06	46.87	0.59	-0.03
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	Asterales	Asteraceae	65.71	49.2	82.99	33.79	54.68	-1.91	0.03
<i>Echeandia flavescens</i> (Schult. & Schult. f.) Cruden	Asparagales	Asparagaceae	0	0	7.26	7.26	37.4	1.54	-0.1
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Solanales	Convolvulaceae	38.75	0	58.89	58.89	41.85	1.37	-0.03
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	Solanales	Convolvulaceae	0	0	13.32	13.32	36.35	1.79	-0.15
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	Asterales	Asteraceae	0	0	35	35	44.25	0.69	-0.45

Especie	Orden	Familia	D*	D_{50}^-	D_{50}^+	int	\bar{D}	s	v
<i>Gomphrena decumbens</i> Jacq.	Caryophyllales	Amaranthaceae	0	0	19.15	19.15	40.24	1.25	-0.03
<i>Helianthemum glomeratum</i> (Lag.) Lag.	Malvales	Cistaceae	0	0	12	12	38.87	1.98	-0.37
<i>Heliotropium foliosissimum</i> J.F. Macbr.	Boraginales	Boraginaceae	0	0	24.55	24.55	43.83	0.98	-0.1
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	Asterales	Asteraceae	0	0	13.43	13.43	39.32	1.27	-1.74
<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G. Don	Solanales	Convolvulaceae	0	0	15.96	15.96	39.09	1.5	-0.4
<i>Ipomoea plummerae</i> A. Gray	Solanales	Convolvulaceae	0	0	66.59	66.59	43.25	0.9	-0.01
<i>Loeselia caerulea</i> (Cav.) G. Don	Ericales	Polemoniaceae	110.07	55.81	110.07	54.27	65.23	-0.45	0.02
<i>Lycurus phalaroides</i> Kunth	Poales	Poaceae	0	0	70.34	70.34	49.93	0.34	-0.05
<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass & R.C. Foster	Caryophyllales	Cactaceae	44.14	38.2	49.75	11.56	42.84	0.74	0.08
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Poales	Poaceae	0	0	58.78	58.78	48.09	0.49	-2.72
<i>Milla biflora</i> Cav.	Asparagales	Asparagaceae	0	0	17.94	17.94	41.99	1.33	-0.57
<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud.	Poales	Poaceae	0	0	106.11	106.11	51.82	0.23	-0.07
<i>Muhlenbergia rigida</i> (Kunth) Kunth	Poales	Poaceae	0	0	44.91	44.91	46.89	0.54	-0.03
<i>Ophioglossum engelmannii</i> Prantl	Ophioglossales	Ophioglossaceae	0	0	9.36	9.36	34.13	2.55	-0.13
<i>Oxalis lunulata</i> Zucc.	Oxalidales	Oxalidaceae	0	0	15.85	15.85	39.81	1.53	-4.02
<i>Plantago nivea</i> Kunth	Lamiales	Plantaginaceae	0	0	17.28	17.28	41.81	1.39	-9.8
<i>Polygala compacta</i> Rose	Fabales	Polygalaceae	58.12	41.28	89.16	47.88	56.87	-1.55	0.04
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Caryophyllales	Portulacaceae	0	0	76.83	76.83	48.8	0.38	-0.01
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray) Standl.	Gentianales	Rubiaceae	0	0	12.77	12.77	38.81	1.87	-1.85
<i>Salvia axillaris</i> Moc. & Sessé	Lamiales	Lamiaceae	0	0	110	110	66.1	0.31	0
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	Asterales	Asteraceae	0	0	16.95	16.95	42.07	1.41	-0.28
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	Asterales	Asteraceae	110.07	77.05	110.07	33.02	71.4	-0.73	0.04
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	Poales	Poaceae	61.42	47.22	77.05	29.83	52.81	-1.88	0.07
<i>Sedum oteroi</i> Moran	Saxifragales	Crassulaceae	76.28	54.71	109.41	54.71	73.12	-2.8	0.1
<i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze	Poales	Poaceae	38.75	3.41	63.07	59.66	43.23	0.89	-0.31
<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees	Lamiales	Acanthaceae	37.75	0	69.13	69.13	45	0.66	-0.02
<i>Stevia ephemera</i> Grashoff	Asterales	Asteraceae	0	0	16.62	16.62	39.73	1.44	-6.69

Especie	Orden	Familia	D*	D_{50}^-	D_{50}^+	int	\bar{D}	s	v
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Asterales	Asteraceae	0	0	25.21	25.21	44.21	0.95	-5.12
<i>Talinum napiforme</i> DC.	Caryophyllales	Talinaceae	50.96	25.98	73.42	47.44	47.12	0.19	0.12
<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb.	Asterales	Asteraceae	0	0	24.88	24.88	43.76	0.72	-2.36
<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	Asterales	Asteraceae	0	0	36.98	36.98	44.82	0.65	-0.26
<i>Tripogandra purpurascens</i> (S. Schauer) Handl.	Commelinales	Comelinaceae	0	0	9.47	9.47	31.99	2.5	-0.42
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	Poales	Poaceae	45.35	33.46	56.03	22.56	44.05	3.85	0.49
<i>Valeriana laciniosa</i> M. Martens & Galeotti	Dipsacales	Caprifoliaceae	0	0	11.67	11.67	39.1	2.04	-0.17
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	Fabales	Fabaceae	0	0	68.8	68.8	50.63	0.35	-0.03

Tabla 7 *DAC* que experimenta cada sitio así como su distancia filogenética promedio y su distancia filogenética promedio ponderada por abundancia

Sitio	<i>D</i>	<i>MPD</i>	<i>MPD</i> ponderado
Agua Blanca	21.07321352	0.3467313	0.295177
Árbol Solo	55.23607242	0.3547775	0.287317
Camino Real	54.21744817	0.3214177	0.2901449
Cantera	103.4758137	0.3302216	0.275389
El Gavilán	96.19023852	0.3167517	0.251149
El Humo	42.23474587	0.3151154	0.2761665
El Ovni	32.26940398	0.322793	0.2470654
El Paso	40.94608811	0.3418584	0.2680428
El Tambor	90.25698979	0.3196662	0.2847592
La Biznaga	39.15295378	0.383755	0.3061906
La Casita	23.44992247	0.3489774	0.2822316
La Chilacayota	44.18654056	0.3385189	0.2206008
La Luz	110.0727129	0.3239633	0.2279157
Llano de la Estrella	70.91661322	0.3169446	0.2848398
Llano Grande	40.79753593	0.3333548	0.2816086
Nachiningue	50.85397217	0.3377756	0.2210094
Nacusenye	36.68812583	0.3382398	0.2720012
Ñadenda	44.07376927	0.3550449	0.2937032
Pedraera Cima	44.66034208	0.3250232	0.3131648
Peña	89.9754902	0.3300668	0.2876839
Piedradura	41.26484426	0.3456659	0.254477

Literatura Citada

Ackerley D. D. y Donoghue M. J. 1995. Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal Ecology*. 83:730-733

Almanza-Celiz C. A. I. y Martorell C. 2008 Efecto de la profundidad del suelo sobre estructura de una comunidad de hierbas en una zona semiárida de Oaxaca. En: simposio internacional sobre flora silvestre en zonas Áridas. Centro Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (ed. Anónimo). Universidad Sonora y Comisión Nacional Forestal La Paz

- Álvarez-Yépez J. C., Martínez-Yrizar A., Búrquez A., Lindquist C. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*. 256:355-366
- Blomberg S. P., Garland T., Ives A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57(4):717-745
- Blomberg S. y Garland T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*. 15:899-910
- Brunbjerg A. K., Borschensienius F., Eisehardt W. L., Ejrnaes R. y Sverning J. 2012. Disturbance drives phylogenetic community structure in coastal dune vegetation. *Journal of Vegetation Science*. 22:1082-1094
- Burgos A. y Mass J. M. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 104:475-481
- Cadotte M. W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T. H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*. 4:e5695
- Cavender-Bares J., Reich P. B. 2012. Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology*. 93:S52-S69
- CBOL Plant Working Group, 2009. A DNA barcode for land plants. *Proceedings of The National Academy of Science*. 10:12794-12797

- Chase M. W., Soltis D. E., Omstead R. G., Morgan D., Les D. H. Mishler B. D., Duvall M. R., Price R. A., Hills H. G., Qui Y. L. Kron K. A., Retting J. H., Conti E., Palmer J. D., Manhart J. R., Systma K. J., Michael H. J., Kress W. J., Karol K. G., Clark W. D., 1993. Hedren M., Gaut B. S., Jansen R. K., Kim K. J., Wimpee C. F., Smitth J. F., Furnier G. R., Strauss S. H., Xiang Q. Y., Plunket G. M., Soltis P. S., Swensen S. M., Williams S. E., Gadek P. A., Quien C. J., Eguiarte L. E., Goldenberg E., Learn G. H., Grahams S. W., Barret S. C. H., Dayanandan S. Albert V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants; an analysis of nucleotide sequences from the plastid rbcL. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80:528-580
- Coughenour M. B. 1985. Graminoid Responses to Grazing by Large Herbivores: Adaptations, Exaptation and Interacting Processes. *Annals of Missouri Botanical Gardens*. 72:852-863
- Cruz-Cisneros R., Rhedowski J. (1980). Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México*. 22:19-84
- Doyle J.J. y Doyle J. L. 1987 A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11-15
- Faith D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*. 61:1-10
- Fazekas A. J., Burgess K. S., Kesanakurti P. R., Graham S. W., Newmaster S. G., Husband B. C., Percy D. M., Hajibabaei M., Barret S. C. H. 2008. Multiple

- Multilocus DNA Barcodes from the Plastid Genome Discriminate Plant Species Equally Well. *PLOS one*. 3:e2802
- Freckleton R. P., Harvey P. H., Page M. 2002. Phylogenetic Analysis and Comparative Data: A Test and Review of Evidence. *The American Naturalist*. 160:712-726
- González E. J. y Martorell C. 2013. Reconstructing shifts in vital rates driven by long-term environmental change: a new demographic method based on readily available data. *Ecology and Evolution*. 3:2273-2284
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*. 242:344-347
- Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 982:1169-1194
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York, NY, US
- Harmon L. J., Weir J. T., Brock C. D., Glor R. E., Challenger W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24:129-131
- Harvey P. H. y Pagel M.D. (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*, Oxford University Press
- Helmus M. R., Wendel B. K., Paterson M. J., Norman D. Y., Cannon C. H., Rusak J. A. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*. 13:162-174
- Heppel S. S., Caswell H., Crowder L. B. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecological Society of America*. 81:654-665

- Hernández H. M. y Godínez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*. 26:33-52
- Hernandez-Esquivel K. 2012. Estudio prospectivo del código de barras genético de las especies arbóreas de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. (México) Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Ives A. R. 2007. Diversity and stability in ecological communities. En: *Theoretical Ecology third edition Principles and Applications*. Robert M. R. y Angela M. Oxford University Press
- Katoh K., Asimenos G. Toh H. 2009. Multiple alignment of DNA sequence with MAFFT. En: *Bioinformatics for DNA sequence analysis*, ed. D. Posada. *Methods in Molecular Biology* 537. New York: Humana Press
- Kembel S. W., Cowan P. D., Helmus M. R., Cornwell W. K., Morlon H., Ackerly D. D., Blomberg S. P., Webb C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics Applications Note*. 26:1463-1464
- Ki-Joong Kim, School of Life Sciences and Biotechnology, Korea University, Seoul, Korea, unpublished *primers*
- Knap S., Kühn I., Schweiger O., Klotz S. 2008. Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecology Letters*. 11:1054-1064
- Kress W. J., Wurdack K. J., Zimmer E. A., Weigh L. A. y Janzen D. H. 2005 Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Science*. 102:8369-8374

- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*. 12:474-478
- Lebrija-Trejo E., Pérez-García E., Pérez-García E. A., Meave J. A., Lourens P., Bongers F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 27:477-489
- Lesosová Z., Chytrý M., Kühn I., Hágek O., Horáková V, Pyšek P., Tichý L. 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 8:69-81
- Lookerman D., Turner B. L., Jansen R. K. 2003. Phylogenetic Relationships within Tagetae (Asteraceae) Based on Nuclear Ribosomal ITS and Chloroplast *ndhF* Gene Sequences. *Systematic Botany*. 28:191-207
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D. A. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*. 294:804-808
- Losos J. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*. 11:995-1007
- Mandujano M. C., Verhulst J. A. M., Carrillo-Ángeles I. G., Golubov J. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphiostrois* Bödeker (Cactaceae): Evaluation the status of a threatened species. *International Journal of Plant Science*. 168:1035-1044

- Martorell C. y 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., Garcillán P. P., Casillas F. 2012 Ruderality in extreme-desert cacti? Population effects of chronic anthropogenic disturbance on *Echinocereus lindsayi*. *Population ecology*. 54:335-346
- Martorell C. y Peters E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatend cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. 124:199-207
- Martorell C. y Peters E. 2009. Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology*. 23:377-387
- May R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton , NJ
- McIntyre S., Lavorel S. y Tremont R. M. 1995. Plant Life-History Attributes: Their Relationship do Disturbance Response en Herbaceous Vegetation. *Journal of Ecology*. 83:31-44
- Michalet R., Brooker R. W., Cavieres L. A., Kikvidze Z., Lortie C. J., Pugnaire F. I., Valiente-Banuet A., Callaway M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*. 9:767-773

- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop. 1-8
- Molvray M., Kores P. J., Chase M. W. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters. En: Monocots: systematics and evolution. Wilson K.L. Morrison D.A. CSIRO Publishing. Melbourne
- Morales E. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): A comparative approach. *Evolution*. 54:475-484
- Morris C. 1992. Academic Press dictionary of science and technology. Academic Press, New York
- Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffrers K., Thuiller W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*. 3:743-756
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., da Fonseca G. A. B., Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403:853-858
- Ortega-Baes P., Sühling S., Sajama J., Sotola E., Alonso-Pedano M., Bravo S. y Godínez-Alvarado H. 2010. Diversity and conservation in the cactus family. 157-173 En: Desert Plants. Ramawat K. Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. 401:877-884
- Paradis E., Claude J., Strimmer K. 2003. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*. 20:289-290

- Peterson P. M., Romaschenko K., Johnson G. 2010. A phylogeny and classification of the Muhlenbergiinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *American Journal of Botany*. 97:1532-1554
- Pillon Y., Chase M. 2007. Taxonomic exaggeration and its effects on orchid conservation. *Conservation Biology*. 21:363-265
- Portilla-Alonso R. M. y Martorell C. 2011. Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbances on three populations of the endangered globose cactus *Coryphantha werdermanii*. *Journal of Arid Environments*. 75:509-515
- Possingham H., Andelman S., Burgman M., Medellín R., Master L., Keith D. 2002. Limits to the use of threatened species lists. *Trends in ecology and evolution*. 17:503-507
- Prinzing A., Durka W., Klotz S., Brandl R. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 268:2383-2389
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Salazar J. M. 2001 Registro de guacamaya verde (*Ara militaris*) en los cañones del río Sabino y río Seco, Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México. *Huitzil*. 2:18-20
- Schemske D. W., Husband B. C., Ruckelshaus M. H., Goodwillie C., Parker I. M. Bishop J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*. 75:584-606
- Singh S. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*. 25:1-2

- Silvertown J., Franco M. y Menges E. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. 10:591-597
- Silvertown J., McConway K., Gowing D., Dodd M., Fay M. F., Joseph J. A., Dolphin K. 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273:39-44
- Stamatakis A. 2006. RAxML-VIHCPC: maximum likelihood-based phylogenetic analysis with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*. 22:2688-2690
- Stevens, P. F. 2012. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012
- Swarts N. D., Dixon K. W. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 104:543-556
- Ureta. C. y Martorell C. 2009. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbances on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological conservation*. 142:1992-2001
- Valiente-Banuet A., Casa A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Coro Arizmendi M. C., Villaseñor J. L., Ortega-Ramírez J. La vegetación de valle de Tehuacán-Cuicatlán. 2000 *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 67:24-74
- Vamosi S. M., Heard B., Vamosi J. C., Webb C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*. 18:572-592
- Villarreal-Barajas T. y Martorell C. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbances gradient. *Journal of Vegetation Science*. 20:1027-1040

- Wade P. 1988. Calculating Limits to the allowable human-caused mortality of Cetaceans and Pinnipeds. *Marine Mammal Science*. 14:1-37
- Watt A. 1998. Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the uses of species-abundance models and indicator measures in general. *Journal of Applied Ecology*. 35:467-469
- Webb C. O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist*. 156:145-155
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A., Donoghue M. J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33:475-505