



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**INTERACCIONES ECOLÓGICAS ASOCIADAS A LA
FORMACIÓN DE PARCHES DE VEGETACIÓN POR *MIMOSA*
LUISANA Y OTRAS LEGUMINOSAS EN ZAPOTITLÁN,
PUEBLA, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ANDREA CARINA CERÓN ACOSTA

**DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO
VALIENTE BANUET**

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Cerón
Acosta
Andrea Carina
5536735608
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306102637

2. Datos del tutor

Dr.
Valiente
Banuet
Alfonso

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Mendoza
Ochoa
Ana Elena

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Martorell
Delgado
Carlos

5. Datos del sinodal 3

Dra.
del Val
de Gortari
Ek

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Cacho
González
Natalia Ivalú

7. Datos del trabajo escrito

Interacciones ecológicas asociadas a la formación de parches de vegetación por *Mimosa luisana* y otras leguminosas en Zapotitlán, Puebla, México
36 p
2015

ÍNDICE

RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
Planteamiento del problema.....	8
OBJETIVOS.....	11
Objetivo general.....	11
Objetivos particulares	11
MATERIAL Y MÉTODOS	12
Sitio de estudio.....	12
Muestreo de los parches de vegetación.....	12
Análisis sobre la calidad de las nodrizas.....	13
Análisis filogenético	13
Métodos de análisis.....	14
RESULTADOS	16
Calidad de las nodrizas	16
Dinámica de formación de parches por Mimosa luisana	18
Tamaño de Mimosa luisana como facilitadora	18
Tamaño de Mimosa luisana como facilitadora de sus parientes.....	18
Presencia de parientes cercanos en los parches	20
DISCUSIÓN	23
Perspectivas para la restauración y conservación	27
REFERENCIAS.....	29

RESUMEN

Las interacciones positivas intervienen de forma importante en la organización de comunidades vegetales y en la coexistencia de especies. *Mimosa luisana* es una leguminosa que puede establecerse en espacio abierto, que por medio del mecanismo de facilitación, otras especies pueden establecerse debajo de su copa, resultando en una especie nodriza y organizadora de la comunidad. Sin embargo, la hipótesis de Janzen y Connell establece que especies cercanas filogenéticamente no pueden coexistir debido a que comparten patógenos. El objetivo de este estudio fue describir la dinámica de formación de parches por esta y otras especies nodrizas. Los resultados mostraron que *Mimosa luisana* es la especie que facilita a más individuos que lo esperado por azar, a comparación de las otras especies nodrizas. Facilita a otras especies cuando en promedio mide 2.01 m con una cobertura de su copa de casi 5 m². Y facilita a especies cercanas filogenéticamente cuando en promedio mide 2.08 m, una cobertura de 5.3 m² y existen 8 especies asociadas a ella. A mayor número de especies en los parches, las especies cercanas filogenéticamente a la nodriza colonizan los parches. Este patrón está determinado por efectos indirectos de las demás especies que coexisten en el parche que son filogenéticamente alejadas que neutralizan los efectos negativos y por la gran red micorrícica que une a las especies vegetales, en donde existe transferencia de nutrientes y protección contra patógenos por la actividad de las micorrizas.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas se ha reconocido que las interacciones de índole positivo juegan un papel central en la organización de comunidades vegetales y en la coexistencia de especies (Bertness & Callaway 1994; Brooker et al. 2008). En particular, una pregunta permanente ha sido determinar si subconjuntos de especies de la comunidad pueden tener un papel preponderante en explicar este proceso. Por ejemplo, el conjunto de plantas conocidas comúnmente como leguminosas, taxonómicamente comprenden un grupo de origen monofilético, Leguminosae (Lewis et al, 2005), de la que se reconocen tres subfamilias: Papilionoideae, Caesalpinioideae y Mimosoideae.

En México, esta constituye la segunda familia de plantas con flores más diversa en la que se reconocen un total de 135 géneros y alrededor de 1724 especies (Orozco-Almanza et al, 2003). La mayoría están distribuidas en zonas semiáridas y áridas de México (Ramamoorthy et al, 1993). A nivel mundial el género *Mimosa*, dentro de la subfamilia Mimosoideae, presenta entre 480 y 500 especies, de las cuales el 90% se encuentran en el continente americano (Camargo-Ricalde et al, 2004). De éstas, el 22% (i.e. 110 especies) están presentes en México (Grether et al, 1996) y aproximadamente el 59% de ellas son endémicas. Este género de plantas junto con otros dentro de la subfamilia, como son *Prosopis* y *Acacia*, constituyen elementos ecológicos dominantes de las zonas áridas y semiáridas de México (Rzedowski, 2006). Su importancia ecológica puede juzgarse tanto por las altas densidades que alcanzan, así como por la alta diversidad de interacciones positivas que mantienen con un gran número de especies (Valiente-Banuet et al, 2006). Por ejemplo, Flores & Jurado (2003), reportan que del total de trabajos revisados por ellos, que se centran en el tema de facilitación (N = 296), más de la mitad se llevó a cabo en zonas áridas y semiáridas, en donde predomina este tipo de interacción interespecífica. En estos estudios encuentran que de 147 especies facilitadoras reportadas para ecosistemas áridos, 40 pertenecen a la familia Leguminosae, lo que enfatiza que este grupo de plantas mantiene una gran

cantidad de interacciones positivas con otras especies de plantas, teniendo un importante papel en la organización de comunidades vegetales (Flores & Jurado 2003; Valiente-Banuet & Verdú, 2007).

El nodricismo, mecanismo considerado como un tipo de facilitación entre plantas, es una interacción positiva, por la cual una especie genera condiciones adecuadas para el establecimiento de otra(s) bajo su copa, y en la que al menos uno de los interactuantes se ve beneficiado sin daño alguno para los demás involucrados en la interacción (Stachowicz, 2001); por lo tanto, la facilitación comprende interacciones de tipo comensalista (+ 0) o inclusive mutualista (+ +). Este beneficio puede verse reflejado en el incremento en la supervivencia, crecimiento y/o reproducción de las plantas facilitadas (Callaway, 2007; Bronstein, 2009) y predomina en ambientes estresantes, aunque se trata de una interacción ubicua en los sistemas biológicos (Bertness & Callaway, 1994). El papel facilitador de las leguminosas puede deberse primeramente a que estas plantas ofrecen un microhábitat debajo de su dosel que reduce el impacto de un ambiente adverso, reflejado en la disminución de la radiación solar, manteniendo una mayor humedad bajo su copa, así como también la generación de refugios para la protección contra herbívoros (Holmgren *et al*, 1997; Castillo & Valiente-Banuet, 2010; Chaneton *et al*, 2010; Holmgren & Scheffer, 2010). Este importante desempeño como especies facilitadoras está también relacionado con la interacción con comunidades microbianas del suelo (Van der Putten 2009; Montesinos-Navarro *et al*. 2012a, b). Por ejemplo, debido a la relación simbiótica con bacterias fijadoras de nitrógeno y hongos micorrícicos (Sprent & James, 2007), la relación de facilitación no solo implica la modificación del ambiente físico, sino también el biótico involucrando a terceros interactuantes (i.e. comunidades de microorganismos) que llegan a tener un papel decisivo en las interacciones ecológicas entre especies vegetales (van der Heijden & Horton, 2009; Sprent & Gehlot, 2010). Particularmente, los hongos micorrizógenos arbusculares (AMF, por sus siglas en inglés), obtienen carbono y facilitan la absorción de fósforo y agua por parte de las plantas. Las AMF construyen una red micorrícica debajo del

suelo que se vuelve multiespecífica en el momento en el que un micelio de Glomeromycota coloniza las raíces de por lo menos dos especies diferentes (Simmard et al, 2012). Se ha observado que la composición de las especies conectadas por medio de redes de hifas no es azaroso, sino que es el resultado de la interacción entre especies especialistas y generalistas, dando pie a que las especies facilitadas pueden estar empleando las redes micorrícicas de las especies nodrizas (van der Putten, 2009). Esta red planta-micorriza se desarrolla a partir de la existencia de una unidad discreta de vegetación (i.e. parche), cuya formación inicia cuando una planta nodriza facilita a través del tiempo a diferentes especies vegetales por debajo de su copa. De hecho, se ha reportado que en un vecindario de plantas filogenéticamente diverso (i.e. donde confluyen especies vegetales pertenecientes a una gran variedad de linajes filogenéticos), el beneficio que obtienen estos individuos por medio de las AMF es mayor, trayendo como consecuencia un incremento en su adecuación, así como también una disminución de la competencia interespecífica (Montesinos-Navarro et al, 2012a).

Estudios recientes indican que la formación de vecindarios filogenéticamente diversos ocurre por la colonización exitosa de especies filogenéticamente distantes dentro del parche (Valiente-Banuet & Verdú, 2007; Castillo et al, 2010). Una posible explicación a este patrón es que cuando dos especies son cercanas filogenéticamente y sus rasgos son conservados, su fenotipo será más parecido y tenderán a competir (Valiente-Banuet & Verdú, 2008). Así mismo, al ser cercanos filogenéticamente la probabilidad de que compartan enemigos naturales (patógenos o herbívoros), que los afecten negativamente es más elevada (Janzen, 1970; Gilbert & Webb, 2007; van der Putten, 2009), lo cual ha sido referido como hipótesis de Janzen-Connell. Janzen (1970) señaló que la supervivencia de las semillas y de las plántulas aumenta conforme se incrementa la distancia espacial a la planta madre; en tanto que Connell (1971) señaló que la progenie que se establece debajo del dosel de los adultos experimenta una alta mortandad, debido a que los herbívoros y/o patógenos que se alimentan de los

progenitores, suelen atacar a individuos juveniles (Janzen, 1970; Connell, 1971). Esto se traduce en un efecto de denso-dependencia negativo mediado por enemigos naturales que favorece un incremento en la diversidad de especies vegetales en el parche al evitar el establecimiento de especies conespecíficas o incluso de parientes (Bagchi et al, 2014). Por lo tanto, en sitios ocupados por especies filogenéticamente alejadas, es probable encontrar mayor complementariedad y menor efecto de depredadores, principalmente patógenos (Valiente-Banuet & Verdú, 2007; Liu et al, 2011).

A escala del vecindario de una planta, las interacciones entre individuos dependen fuertemente de los patrones de similitud o divergencia ecológica entre las especies que conforman parches multiespecíficos. En otras palabras, la exclusión de algunas especies se debe al solapamiento de nichos entre las especies más similares, teniendo como resultado la ausencia de estas especies dentro del parche (Webb et al, 2002). Consecuentemente, el entendimiento de los procesos de formación de un parche constituye un tema central para explicar la coexistencia de especies en las comunidades. Es por esto que al acumularse un número variable de especies bajo la copa de la nodriza, el concepto de vecindario filogenético permite conectar respuestas relacionadas a la diversidad de especies con distancias filogenéticas diferentes entre ellas y que presentan tanto convergencia, como divergencia de rasgos (Mason et al, 2012). Las diferencias pueden ser morfológicas, fisiológicas o de gremio, que en conjunto componen una amplia gama de estrategias ecológicas dentro de una comunidad (Gilbert et al, 2001; Uriarte et al, 2004).

Planteamiento del problema

En el valle de Tehuacán-Cuicatlán, *Mimosa luisana* es una planta nodriza capaz de establecerse en espacios abiertos y de facilitar a un gran número de especies de la comunidad, formando parches con diferentes composiciones de especies. Un estudio reciente con esta *Mimosa* muestra que la relación de

facilitación es un mutualismo facultativo, debido a que, mientras esta leguminosa potencializa la supervivencia de las especies filogenéticamente alejadas que crecen debajo de ella, la nodriza a su vez incrementa su adecuación (medida en la producción de semillas y calidad de las hojas) cuando esta crece formando parches multiespecíficos (Sortibrán et al, 2014). Este beneficio se ha dilucidado experimentalmente al aplicar un fungicida en los parches logrando disminuir el número de semillas de *M. luisana* con respecto a un tratamiento control. En consecuencia, se ha inferido que la red micorrícica que une a las plantas del parche por debajo del suelo contribuye con una transferencia de nutrientes (Sortibrán et al, sometido). El efecto mutualista explica la prevalencia de esta interacción manteniendo las asociaciones entre plantas hasta que estas alcanzan el estado adulto. Por lo tanto, esta red micorrícica que conecta plantas que pertenecen a diferentes familias dentro de un parche también influye en esta interacción positiva, ya que al incrementarse la diversidad fúngica, la explotación de los recursos del suelo es mayor (Montesinos-Navarro et al, 2012b), afectando positivamente la transferencia de nutrientes, agua y por ende la colonización de especies vegetales. Esta interacción se mantiene gracias a que las micorrizas obtienen carbono de las plantas (Simard et al, 2012).

Sortibrán et al, (2014) reportan que cuando *Mimosa luisana* crece asociada a otras especies, su adecuación medida como producción de semillas, es 1.47 veces mayor que cuando crece solitaria y que la producción de semillas incrementa conforme aumenta su tamaño. Sin embargo, esta relación sólo ocurre en plantas pequeñas y medianas, y no en plantas grandes cuyo número promedio de semillas no difiere de las que crecen solas (Sortibrán et al. 2014). Un incremento en la adecuación de *Mimosa luisana* concordaría con la hipótesis de que la interacción de facilitación puede mantenerse a través del tiempo, si la distancia filogenética promedio entre las especies es mayor de 240 Ma (Valiente-Banuet & Verdú, 2007). Observaciones preliminares indican que plantas de categoría grande muestran el mayor número de especies asociadas bajo *M. luisana* pero en donde se hacen presentes especies

filogenéticamente cercanas a la misma. Estos parientes no fueron observados de manera preliminar en parches constituidos solo por *M. luisana* o por ella misma con unas pocas especies más. Una explicación a este patrón podría estar relacionada con la importancia de los enemigos naturales como patógenos que pueden afectar a individuos conespecíficos o la existencia de parientes cercanos, reflejando el fenómeno de Janzen y Connell (Liu et al. 2011). Hipotetizamos que en parches grandes y ya con un número alto de especies facilitadas efectos indirectos generados por las especies facilitadas podría explicar el patrón tal y como ha sido reportado por Castillo et al. (2010). En otras palabras, las leguminosas podrían colonizar el parche por el efecto indirecto de las ya establecidas.

En este contexto, este estudio intenta describir el proceso de formación de parches de vegetación mediante procesos de facilitación promovidas por *M. luisana*. Específicamente buscamos: 1) describir las particularidades morfológicas de *M. luisana* una vez que esta comienza a facilitar a otras especies vegetales; 2) caracterizar los parches en donde coexisten especies filogenéticamente cercanas con la nodriza, 3) dilucidar si, a medida que aumenta el tamaño del parche, también aumenta el número de los parientes, y finalmente, 4) bajo qué condiciones del parche (e.g. cantidad de individuos, especies y distancias filogenéticas promedio de los parches), parientes cercanos de *M. luisana* pueden colonizarlos.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la dinámica de formación de parches de vegetación mediante la interacción de nodricismo por *Mimosa luisana* con énfasis en la colonización de parientes de esta especie.

Objetivos particulares

1. Determinar el porcentaje y la identidad de todas las especies cuyo establecimiento es facilitado por *M. luisana* como una forma de determinar su importancia relativa como organizadora de la comunidad.
2. Identificar el tamaño mínimo facilitador de *M. luisana*.
3. Definir de manera correlativa las características del parche tales como tamaño de *M. luisana*, diversidad filogenética y número de especies necesarios a partir de los cuales la colonización de parientes ocurre dentro de un parche.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”, área natural protegida ubicada en el Valle semiárido de Zapotitlán, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México (18°20’N, 97°28’E). El clima semiárido de la región es producto de la sombra orográfica de la Sierra Madre Oriental (Valiente-Banuet et al, 2000). La región de Zapotitlán de las Salinas se encuentra a una elevación de 1500 m s.n.m., presenta una precipitación media anual de 380 mm, en donde el mayor porcentaje de lluvias cae durante el verano y la temperatura media anual es de 19.8 °C (García, 1988; Valiente-Banuet et al., 1997). El sitio de estudio está ubicado en un bosque de cactáceas columnares denominado como Tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo*, la cual se asienta en suelos derivados de lutitas (Valiente-Banuet et al., 2000, 2009).

La unidad discreta de vegetación que se consideró fue el parche, el cual ha sido definido como la acumulación de especies asociadas a una planta nodriza, que da lugar a agrupaciones multiespecíficas de un gran número de especies, que en conjunto ocupan entre 1 y 5 m² y se encuentra rodeado por espacio abierto (Castillo et al, 2010).

Muestreo de los parches de vegetación

Dentro del Jardín Botánico se trazaron seis transectos de 50 X 4 m de longitud abarcando un área total de 1,200 m². Los transectos abarcaron laderas Este, Suroeste, Sur, Norte y Oeste rodeando el cerro completamente con un rumbo marcado al azar para abarcar la mayor variación ambiental posible.

En cada transecto se registró la composición florística de cada parche tomando la altura de cada individuo, el número de individuos por especie, así como también la altura y la cobertura de cada

especie nodriza asumiendo una forma elíptica. Para ello se midieron dos diámetros perpendiculares de la copa. La asignación de la especie nodriza se hizo considerando la especie de mayor biomasa dentro del parche.

Todos los muestreos se realizaron en los últimos días del mes de agosto de 2012, correspondientes a la época de lluvias.

Análisis sobre la calidad de las nodrizas

La calidad de las especies reconocidas como nodrizas se determinó caracterizando el número de individuos pertenecientes a diferentes especies que se establecen a la sombra de las diferentes especies facilitadoras. Todos los individuos menores a 20 cm de altura fueron registrados como facilitados si se encontraban bajo la proyección vertical de la copa de cada especie nodriza. En todos los muestreos se determinó si el número de individuos observados bajo la copa de cada especie era mayor o menor de lo que se esperaría por azar para cada especie. El número de individuos esperado por azar se calculó de acuerdo al área proporcional que ocupaba cada especie nodriza, esperando que cada una tuviese un número de individuos proporcional a su cobertura total con respecto al total de individuos. Con esta información se construyó una tabla de contingencia para comparar el número de individuos facilitados debajo del dosel de cada especie con el número esperado de individuos facilitados por azar.

Análisis filogenético

Se construyó un árbol filogenético de la comunidad usando el listado completo de especies obtenido mediante el uso del programa Phylocom 4.2 (Webb et al, 2008). Todas las especies registradas y colectadas fueron identificadas a nivel de especie en el Herbario Nacional (MEXU). Se comparó el

nombre de las familias de cada especie con los nombres que se encuentran en el mega árbol del trabajo de Angiosperm Phylogeny Group (Stevens, 2005), empleando el paquete PHYLOMATIC (Webb & Donoghue, 2005). La topología del árbol fue modificada con la ayuda del programa Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison, 2011) para resolver politomías y con el objetivo de introducir fechamientos entre las familias Agavaceae (Asparagaceae), Cactaceae y Leguminosae. Las relaciones filogenéticas entre especies de estas familias se resolvieron por medio de las filogenias publicadas por Good-Avila et al. (2006), Arakaki et al. (2011) y Lavin et al. (2005), respectivamente. La longitud de cada una de las ramas del árbol fue calibrada con la ayuda del algoritmo BLADJ, implementado en Phylocom. Este algoritmo distribuye uniformemente los nodos no datados, entre los que ya lo están, empleando datos moleculares y de fósiles.

La matriz de distancias filogenéticas entre las especies de los parches de vegetación se obtuvo a partir del paquete ape versión 3.3 (Paradis, Claude & Strimmer, 2004). La filodiversidad de cada parche fue calculada empleando la distancia filogenética promedio (MPD, por sus siglas en inglés) ponderada por la abundancia, empleando el paquete picante versión 1.6-2 (Kembel et al., 2010). Ambos paquetes implementados en R (R Development Core Team, 2013).

Métodos de análisis

Para determinar si las especies nodrizas tenían un número de individuos mayor, menor o igual al esperado por azar se realizó una prueba de asociación de χ^2 para posteriormente calcular los residuos estandarizados, los cuales se distribuyen normalmente con media de cero y una unidad de varianza. La fórmula empleada para calcular los residuos estandarizados es:

$$e_{ij} = (n_{ij} - E_{ij}) / \sqrt{E_{ij}},$$

donde n_{ij} es el valor observado y E_{ij} es el número esperado de observaciones; i corresponde al

valor de la fila y al valor de la columna en una tabla de contingencia (Greig-Smith, 1983).

De acuerdo con este análisis cualquier valor $\geq |2|$ (aproximadamente 5% de la distribución normal), es considerado como una desviación significativa de lo esperado por azar. Para valores $\geq |2|$ el signo indica un número menor (valores negativos) o mayor (valores positivos) significativos.

Se evaluó el tamaño promedio en el cual *M. luisana* actúa como facilitadora de otras especies mediante una prueba de t de student, comparando parches en donde existe la interacción (con especies asociadas) y donde está ausente (sin especies asociadas), tomando en cuenta la altura, cobertura y número de especies asociadas debajo de la nodriza.

Para determinar la probabilidad de encontrar especies cercanas filogenéticamente a *M. luisana* dentro de los parches, se realizó una regresión logística usando una distribución quasibionomial tomando como variables independientes el volumen de la nodriza, la distancia filogenética promedio (MPD) de los parches y el número de especies asociadas a la nodriza *M. luisana*.

Estas variables también se utilizaron para evaluar el número de leguminosas (especies e individuos), presentes en los parches en respuesta a las variables antes mencionadas, empleando una distribución quasipoisson. Para los análisis de residuos estandarizados y prueba de t de student se utilizó el programa STATISTICA versión 10.0 (StatSoft, 2011). Para el análisis de regresión logística se empleó R (R Development Core Team, 2013).

RESULTADOS

Se registraron un total de 87 especies vegetales, pertenecientes a 35 familias y un total de 283 parches de vegetación constituidos hasta por 18 especies y 106 individuos.

Calidad de las nodrizas

De las veinte especies nodrizas evaluadas, sólo siete presentaron un mayor número de individuos observados que lo esperado por azar ($\chi^2= 375.5$, $gl=15$, $p<0.01$), ocho especies tuvieron el mismo número de individuos observados comparado al número de individuos esperados y cinco nodrizas presentaron un valor observado menor al esperado por azar (Cuadro 1). En orden de importancia las nodrizas con más individuos asociados fueron *Mimosa luisana* (Mimosaceae), *Bursera schlechtendalii* (Burseraceae), *Echinopterys eglandulosa* (Malpighiaceae), *Agave karwinskii* (Asparagaceae) y *Eysenhardtia polystachya* (Fabaceae).

Las especies nodrizas con el mismo número de individuos esperado que el observado fueron *Prosopis laevigata* (Mimosaceae), *Acacia constricta* (Mimosaceae), *Bursera arida* (Burseraceae), *Aeschynomene compacta* (Fabaceae), *Caesalpinia melanadenia* (Caesalpinaceae) y *Dalea carthagenensis* (Fabaceae).

Las especies nodrizas que presentaron menor número de individuos facilitados observados, comparado con el valor esperado por azar fueron *Lippia graveolens* (Verbenaceae), *Mimosa polyantha* (Mimosaceae), *Parkinsonia praecox* (Caesalpinaceae), *Senna wislizeni* (Caesalpinaceae) y *Acacia coulteri* (Mimosaceae).

Cuadro 1. Análisis de residuos estandarizados para los individuos facilitados observados (Obs.) y esperados (Esp.) por las diferentes especies nodrizas. Los valores de $d_{ij} > |2^\circ$ son diferentes significativamente (5% de la distribución normal). CD (%)= Cobertura total de la copa.

Nodrizas	CD (%)	Obs.	Esp.	d_{ij}
<i>Mimosa luisana</i>	69.70	2745	2474.51	11.50
<i>Bursera schlechtendalii</i>	0.18	25	6.38	7.39
<i>Echinopterys eglandulosa</i>	2.72	141	96.69	4.59
<i>Agave karwinskii</i>	0.16	15	5.52	4.04
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.48	28	17.01	2.67
<i>Prosopis laevigata</i>	1.90	83	67.40	1.92
<i>Acacia constricta</i>	1.37	60	48.48	1.66
<i>Bursera arida</i>	0.23	10	8.01	0.70
<i>Aeschynomene compacta</i>	0.50	19	17.74	0.29
<i>Caesalpinia melanadenia</i>	3.48	123	123.58	-0.05
<i>Dalea carthagenensis</i>	0.35	8	12.54	-1.28
<i>Lippia graveolens</i>	0.46	7	16.27	-2.30
<i>Mimosa polyantha</i>	0.32	1	11.27	-3.05
<i>Parkinsonia praecox</i>	2.46	20	87.24	-7.21
<i>Senna wislizeni</i>	10.60	204	376.15	-9.14
<i>Acacia coulteri</i>	4.90	46	173.97	-9.76

Debido a que *Mimosa luisana* fue la nodriza más efectiva, se evaluó cuántas especies facilita en total, obteniendo un número de 78 especies, lo cual representa el 89.65% de las especies de toda la comunidad.

Dinámica de formación de parches por *Mimosa luisana*

*Tamaño de *Mimosa luisana* como facilitadora*

El tamaño mínimo al cual *Mimosa luisana* comienza a ser facilitadora de otras especies es de 15 cm de altura y con una cobertura de la copa de 0.1319 m².

La altura promedio a la cual facilita a otras especies fue de 2.0184 ± 0.0551 m [media \pm error estándar (EE)], [$t_{(176)} = -7.43$, $p < 0.01$] y una cobertura promedio de 4.9057 ± 0.232 m² [$t_{(176)} = -4.02$, $p < 0.01$]. En ambos casos, se encontraron diferencias significativas entre las plantas que presentan individuos facilitados y en las que éstos no están presentes.

*Tamaño de *Mimosa luisana* como facilitadora de sus parientes*

Las especies filogenéticamente emparentadas con *Mimosa luisana* (Figura 1), están presentes en los parches de vegetación a partir de que esta nodriza presenta una altura de 0.64 m y 0.4798 m² de cobertura de su copa.

La altura promedio a la cual facilita a otras leguminosas fue de 2.0878 ± 0.0551 m ($t_{(178)} = -3.94$, $p < 0.001$) y una cobertura de 5.30 ± 0.22 m² ($t_{(178)} = -3.70$, $p < 0.01$).

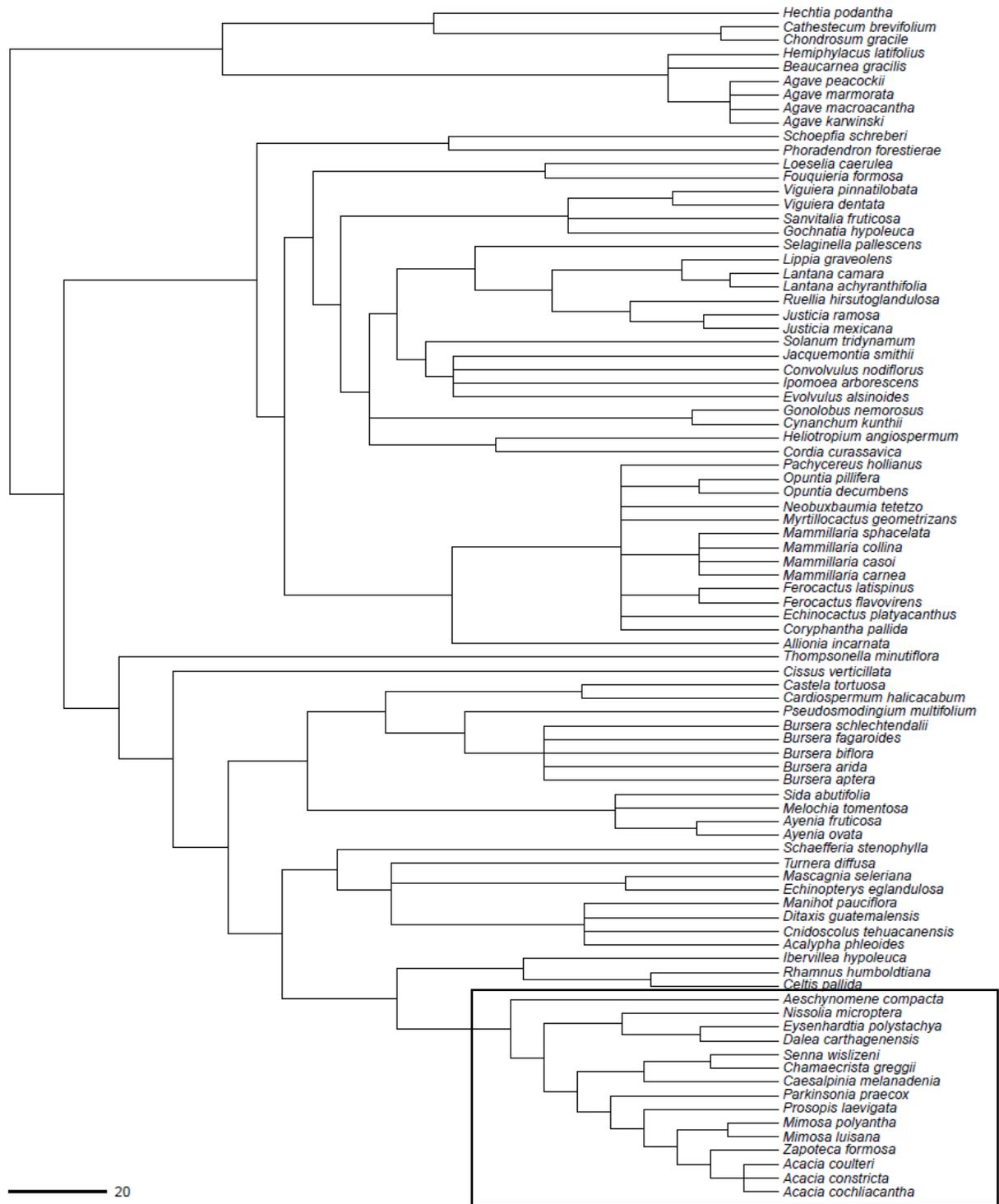


Figura 1. Árbol filogenético de la comunidad de la Tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* ubicada en el Jardín Botánico Helia Bravo Hollis. La barra escalar indica millones de años. El cuadro indica las especies pertenecientes a la superfamilia Leguminosae.

Presencia de parientes cercanos en los parches

No se registró la presencia de parientes en individuos de *M. luisana* creciendo solos. Esto ocurre solamente cuando hay un número mínimo de tres especies asociados a *Mimosa luisana*, siendo la especie pariente más común *Dalea carthagenensis*. Únicamente se registró un parche con estas características. Sin embargo, estadísticamente se encontró que la probabilidad de encontrar leguminosas en los parches de vegetación (Cuadro 2, Figura 2a), requiere 8.38 ± 0.27 especies asociadas ($t_{(178)} = -6.93, p < 0.001$).

Cuadro 2. Modelos ajustados que explican la presencia de otras leguminosas dentro de los parches de vegetación en función de las variables volumen del parche, número de especies asociadas y MPD del parche.

	Estimación	Error estándar	Valor de t	Pr(> t)
Dist. Binomial				
Intercepto	-2.2031	1.0533	-2.092	0.0379
Especies	0.1590	0.0736	2.160	0.0321

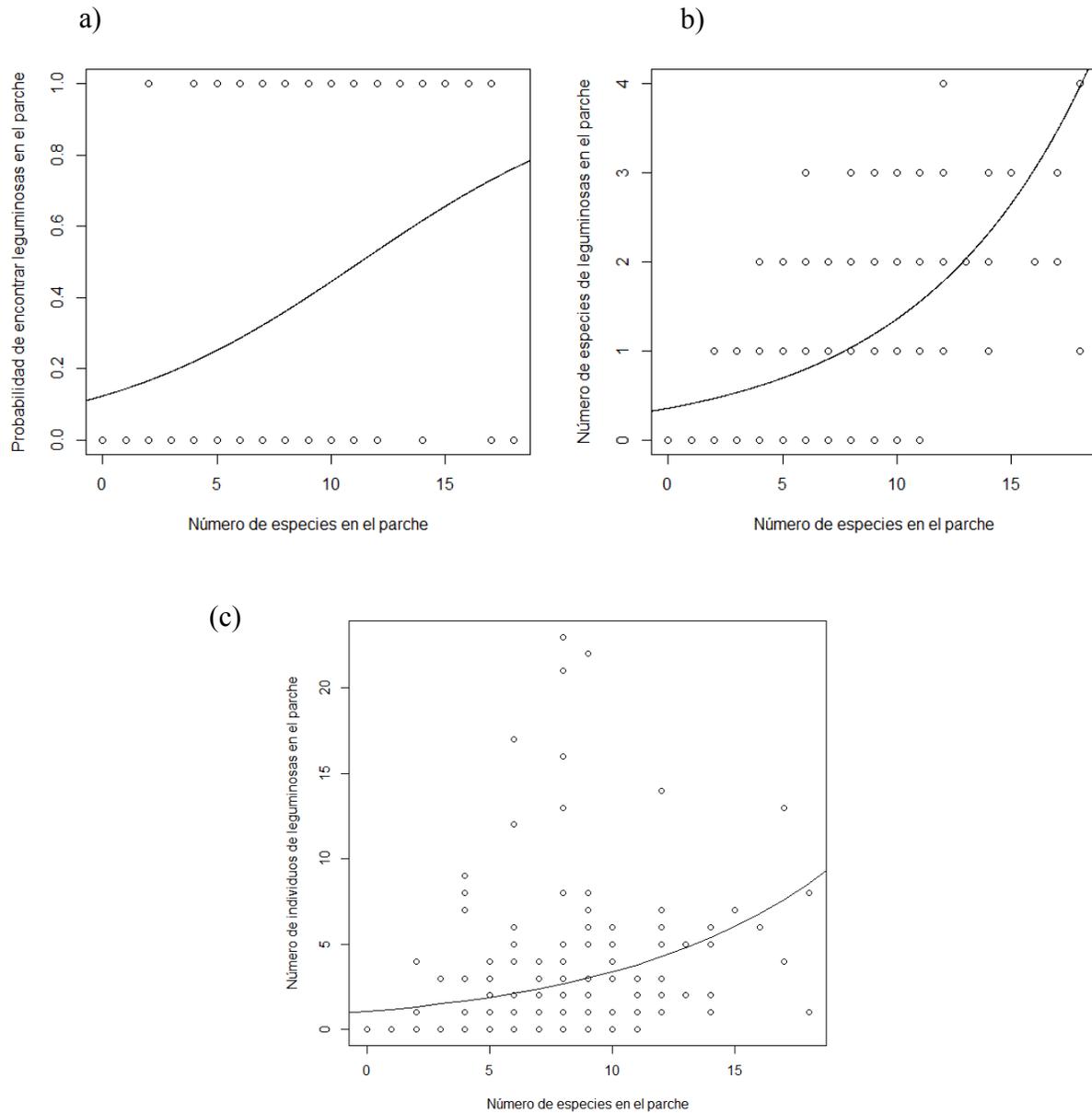


Figura 2. Representación gráfica de los modelos ajustados para explicar la presencia de parientes cercanos de *Mimosa luisana* en los parches de vegetación. a) Relación entre la probabilidad de encontrar especies pertenecientes a la familia de las leguminosas y el número de especies vegetales asociadas debajo del dosel de *M. luisana*. b) Relación entre el número de especies leguminosas y el número de especies asociadas debajo de la nodriza. c) Relación entre el número de individuos que pertenecen a las leguminosas y el número de especies vegetales asociadas debajo de *M. luisana*.

De manera similar, el número de especies y de individuos pertenecientes a las leguminosas debajo de la copa de *M. luisana* correlacionó significativamente con el número de especies asociadas en los parches (Cuadro 3 y 4, Figura 2b y 3c), en donde, en promedio, se necesitan 8.38 ± 0.27 especies asociadas ($t_{(178)} = -6.93$, $p < 0.001$).

El tamaño del parche y la filodiversidad del vecindario como variables, no fueron significativas para estos análisis.

Cuadro 3. Modelo ajustado que explica la presencia de otras leguminosas dentro de los parches de vegetación en función de las variables volumen del parche, número de especies asociadas y MPD del parche.

	Estimación	Error estándar	Valor de t	Pr(> t)
Dist. Poisson				
Intercepto	-1.6717	0.6450	-2.592	0.0095
Especies	0.1139	0.0287	3.962	<0.0001

Cuadro 4. Modelo ajustado que explica la presencia de otras leguminosas dentro de los parches de vegetación en función de las variables volumen del parche, número de especies asociadas y MPD del parche.

	Estimación	Error estándar	Valor de t	Pr(> t)
Dist. Poisson				
Intercepto	0.2892	0.6331	0.457	0.6483
Especies	0.0137	0.0061	2.237	0.0266

DISCUSIÓN

El proceso de formación de parches en el área estudiada inicia con el establecimiento de *Mimosa luisana*, única especie arbustiva de la comunidad capaz de establecerse en espacio abierto. Esta es capaz de facilitar hasta casi el 90% de las especies de la comunidad, porcentaje que es aún mayor que el 85% reportado previamente (Valiente-Banuet & Verdú, 2007). Una vez que esta especie alcanza una altura de 15 cm y una cobertura de su dosel de 0.13 m², es posible detectar individuos asociados bajo su copa. El proceso repetido de reclutamiento de individuos de otras especies lleva a la conformación de parches multiespecíficos cuya formación es mediada por la facilitación entre especies. En un inicio la dinámica de su formación fue referida como cíclica (Yeaton 1978), la cual inicia con la facilitación que ejerce *Larrea tridentata* sobre *Opuntia leptocaulis* favoreciendo su establecimiento en el Desierto Chihuahuense. En este proceso la mortalidad de *L. tridentata* ocurre de manera natural dejando el espacio que ocupaba a *O. leptocalis*. El ciclo se cierra cuando *O. leptocaulis* muere dejando nuevamente el espacio abierto. Aunque el estudio no especifica los mecanismos por los cuales *L. tridentata* se establece, otros estudios muestran que un proceso común es el referido en este trabajo. Es decir, especies pioneras como *M. luisana* son capaces de establecerse en espacio abierto y mediante facilitación favorecen el establecimiento de colonizadores secundarios. Este proceso ha sido reportado para diferentes áreas del mundo indicando que se trata de un fenómeno común. Por ejemplo, en el desierto Sonorense, *Ambrosia dumosa* actúa de forma análoga a *M. luisana*, organizando a la comunidad y siendo la única especie que se establece en espacio abierto, facilitando a otras especies tales como *Larrea tridentata* (elemento codominante con *A. dumosa*), *Bursera microphylla*, *Opuntia sp.* *Fouquieria splendens* y *Jatropha cinerea*, entre otras. Este proceso lleva a la construcción de parches con composiciones multiespecíficas (McAuliffe, 1988). De manera similar para la estepa Patagónica Aguiar

y Sala (1994), reportan la colonización de espacios abiertos por *Senecio filaginoides* y *Mulinum spinosum*, seguidas por especies de pastos (*Stipa speciosa*, *Poa ligularis*). Las especies de pasto comienzan a formar un anillo debajo y alrededor de la nodriza arbustiva. A través del tiempo los individuos más alejados del tronco experimentan una mayor supervivencia, en comparación con aquellos que se establecen más cercanos al eje principal del arbusto, ya que experimentan una mayor competencia entre las raíces de ambos, resultando en una menor supervivencia. Cuando el anillo se completa, el arbusto facilitador muere y los pastos, al no ser facilitadores, eventualmente mueren marcando con esto la desaparición del parche (Aguiar & Sala, 1994). Por su parte Couteron y Kokou (1997) proponen que en las sabanas semiáridas de África, el patrón de agregación interespecífica observado en *Combretum micranthum* y *Pterocarpus lucens*, es una respuesta al tipo de suelo y a la altura de los árboles. La densidad de individuos está regida por la competencia interespecífica en parches a partir de 2 m de diámetro. Todos estos estudios hacen referencia a que los procesos de competencia generan dinámicas cíclicas en donde la competencia posterior al establecimiento termina con la conformación del parche. En cambio, este sistema muestra que las asociaciones interespecíficas se mantienen a lo largo del tiempo sin evidencia clara de que se trate de un fenómeno cíclico. De hecho Eccles et al. (1999) reportan un proceso similar en el desierto Sudafricano, y son estos autores los primeros en hipotetizar que el patrón de asociación entre especies adultas, que fue mediado por facilitación, podría explicarse por la ocurrencia de un mutualismo facultativo. En otras palabras, la asociación genera condiciones de beneficio mutuo entre las especies del parche. Este proceso fue corroborado por Sortibrán et al. (2014) para esta zona de estudio, mostrando que especies filogenéticamente alejadas de *M. luisana* que colonizan el parche incrementan la adecuación de la especie iniciadora del parche. Esto enfatiza el hecho de que interacciones mutualistas minimizan la competencia e incrementan la biodiversidad (Bastolla et al. 2008).

Finalmente, la dinámica descrita en donde una especie pionera como *M. luisana* inicia el proceso de formación de un parche no es universal. Valiente-Banuet & Verdú (2013) refieren que existen comunidades en el Valle de Tehuacán en las cuales hasta el 100% de las especies se regeneran por facilitación careciendo de alguna especie que colonice el espacio abierto. Esto sugiere que especies preexistentes funcionan como nodrizas sin que alguna inicie la formación de un parche. Esto puede ser el resultado de la inercia histórica de la vegetación que estaba presente cuando el área se encontraba bajo condiciones de mayor humedad, pues la aridez en estos sitios se hizo evidente recientemente (M. Canul, E. Ramírez, E. Martínez, J. Ortega, J. Medina, & A. Valiente-Banuet, datos no publicados). Esto podría explicar la falta de especies capaces de colonizar sitios abiertos debido al poco tiempo que ha habido para la evolución de especies con estrategias tolerantes al estrés como *M. luisana* (Valiente-Banuet y Verdú 2013). A pesar de que el género *Mimosa* es pantropical y por ende muy antiguo, parecería contradecir la idea de que linajes muy antiguos como *Mimosa* que evolucionaron en ambientes más húmedos se regeneran por facilitación, recreando el nicho ancestral de regeneración bajo plantas, lo cual es un carácter conservado a través del tiempo evolutivo (Valiente-Banuet et al. 2006, Valiente-Banuet y Verdú 2007). Sin embargo, Simon et al. (2009) reportan que *M. luisana* es una especie de origen reciente, con un tiempo de divergencia de tan solo un millón de años, indicando que esta especie evolucionó en un ambiente más seco, durante la transición Terciario/Cuaternario lo cual explicaría la estrategia como especie pionera.

La gran cantidad de especies facilitadas por *M. luisana* en los parches de vegetación lleva a su vez a analizar las causas de su importante papel como organizadora de la comunidad. Los resultados indican que se trata de una especie generalista en la red de facilitación (Verdú & Valiente-Banuet 2008). Un gran número de especies facilitadas muestran especificidad (Callaway, 1998), lo cual puede relacionarse con atributos propios a las leguminosas. Por ejemplo, en el Desierto Sonorense el saguaro (*Carnegiea*

gigantea) se establece debajo de las copas de varios arbustos y árboles; sin embargo, se encuentran con mayor abundancia debajo de *Prosopis juliflora* (Hutto, McAuliffe & Hogan, 1986). Así mismo, Castillo & Valiente-Banuet (2010), señalan que el cactus columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* regenera en mayor proporción debajo de *Mimosa lacerata*.

Los géneros *Prosopis* y *Mimosa* son componentes de suma importancia en las zonas áridas y semiáridas por la asociación que mantienen con bacterias fijadoras de nitrógeno (Sprent & Gehlot, 2010), fuente invaluable de recursos para las plantas. Este atributo, junto con la gran cantidad de comunidades de micorrizas que existen asociadas a sus raíces, brinda la oportunidad de que se establezca una red bajo el suelo en donde la planta nodriza, junto con las micorrizas, arman una red que conecta un número variable de individuos (van der Heijden & Horton, 2009). El beneficio de la conexión mediante hifas de hongos micorrícicos no solo se ve reflejado en la translocación de nutrientes entre las plantas, sino también en proporcionarle alimento (carbono) a las micorrizas conectadas (Simmard et al. 2012). Cuando la asociación está bien establecida y hay un gran número de especies participando, tanto de plantas como de micorrizas, existe también un intercambio de nutrientes hacia la planta nodriza, es decir, el incremento en la adecuación es recíproco, lo cual explicaría el mutualismo facultativo en este sistema (Sortibrán et al., 2014, Sortibrán et al., sometido).

Sin embargo, la entrada de parientes cercanos de *Mimosa* podría implicar efectos negativos sobre la misma. La entrada de especies cercanas no ocurre cuando *Mimosa* crece sola o con pocas especies facilitadas lo cual apoyaría la hipótesis de Janzen-Connell y el posible efecto de patógenos de *M. luisana* operando sobre sus parientes. Sin embargo, estos resultados indican que otras leguminosas logran establecerse hasta que en promedio el parche está ocupado por ocho especies. Una hipótesis explicativa sería que la red de micorrizas existente entre *M. luisana* y sus especies facilitadas (Montesinos-Navarro et al, 2012a), no solo transfiere nutrientes entre las plantas como la adquisición de fósforo, sino que

también puede brindar protección contra patógenos e inhibir su actividad, dependiendo de la identidad de las micorrizas arbusculares (Sikes et al, 2009; Stavros & Rillig, 2012). De acuerdo con la hipótesis de Janzen-Connell, estos patógenos fúngicos del suelo afectan negativamente al establecimiento y crecimiento de individuos conespecíficos o de especies cercanas filogenéticamente, permitiendo el mantenimiento de la diversidad en una comunidad (Janzen, 1970, Connell, 1971, Mills & Bever, 1998). Sin embargo, a medida que entran más especies en estos parches, la red micorrícica aumenta, manteniendo conectados a todos los individuos; lo cual podría estar neutralizando el efecto negativo de los patógenos, permitiendo la coexistencia entre especies cercanas filogenéticamente dentro de un parche de vegetación (Castillo et al, 2010; Valiente-Banuet & Verdú, 2013a). Esto sugiere que a medida que aumenta el número de especies facilitadas por *M. luisana*, la probabilidad de encontrar otras leguminosas incrementa. Este incremento en el número de parientes podría explicar el por qué del mutualismo entre *M. luisana* y sus especies facilitadas se pierde (Sortibrán et al. 2014).

Perspectivas para la restauración y conservación

Tradicionalmente, el estudio de la facilitación se ha centrado en el estudio de interacciones pareadas (Flores & Jurado 2003) aunque en la realidad, el proceso de regeneración de especies se da en un contexto multiespecífico como el analizado en este estudio. Esto quiere establecer que los parches de vegetación son la arena en donde regeneran y coexisten especies con diferentes historias evolutivas. Entonces, el parche es un escenario donde las interacciones múltiples y los efectos indirectos pueden ser comunes (Valiente-Banuet & Verdú, 2013a). En consecuencia, para evaluar una especie particular dentro de un parche de vegetación, se deben considerar todas las interacciones, como por ejemplo, la identidad de la nodriza, la distancia filogenética de los individuos próximos a la especie focal y la diversidad filogenética del vecindario (Castillo et al., 2010).

El Valle de Zapotitlán es un área que presenta una alta actividad humana reflejada desde el uso tradicional doméstico por parte del grupo de los Popolocas, hasta la deforestación, agricultura y extracción de especies vegetales (Dávila et al., 2002). Este uso intensivo puede llegar a ocasionar la pérdida de una gran cantidad de biodiversidad (Valiente-Banuet & Verdú, 2013b). El conocimiento de la dinámica de formación de parches de vegetación por medio de la facilitación nos permite proponer soluciones ante la pérdida de especies o para su recuperación.

Mimosa luisana es una de las tantas plantas que se extraen del medio para emplearse como leña (Casas et al., 2000). La remoción de esta especie clave en gran proporción podría provocar, a lo largo de los años, una cascada de coextinción, resultando en el colapso del ecosistema (Valiente-Banuet & Verdú, 2013b). Este colapso sería inevitable debido a que *M. luisana* es la única especie que es capaz de establecerse en espacio abierto y de facilitar a la mayoría de las especies presentes de la comunidad.

En sitios donde se quiera recuperar la vegetación nativa dentro de este Valle, se tendrá que considerar a *M. luisana* como la primera especie para la restauración para que las demás especies logren regenerar debajo de su dosel.

REFERENCIAS

- Aguiar M. & Sala O. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* **70**: 26-34.
- Arakaki M., Christin P.A., Nyffeler R., Lendel A., Eggli U., Ogburn R.M., Spriggs E., Moore M.J. & Edwards E.J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **108**(20): 8379-8384.
- Bagchi R., Gallery R., Gripenberg S., Gurr S., Narayan L., Addis C., Freckleton R. & Lewis O. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* **506**(7486): 85-88.
- Bastolla, U., Fortuna M., Pascual-García A., Ferrera A., Luque A. & Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* **458**: 1018-1020.
- Bertness M. & Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**(5): 191-193.
- Bronstein J., 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* **97**(6): 1160-1170.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., □ Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, M., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L. , Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**(1), 18-34.
- Callaway R. 1998. Are positive interactions species-specific? *OIKOS*. **82**(1): 202-207.
- Callaway R. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer.

- Camargo-Ricalde S., Dhillion S. & García-García V. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **58**(4): 423-437.
- Casas A., Valiente-Banuet A., Viveros J., Caballero J., Cortés L., Dávila P., Lira R. & Rodríguez I. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic botany* **55**(1): 129-166.
- Castillo J. & Valiente-Banuet A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany* **97**(8): 1289-1295.
- Castillo J., Verdú M. & Valiente-Banuet A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* **91**(12): 3656-3663.
- Chaneton E., Mazía N. & Kitzberger T. 2010. Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology* **98**(2): 488-497.
- Connell J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. pp. 298-312. *Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- Couteron P. & Kokou K. 1997. Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology* **132**(2): 211-227.
- Dávila P., Arizmendi M., Valiente-Banuet A., Villaseñor J., Casas A. y Lira R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **11**(3): 421-442.
- Eccles N., Esler K. & Cowling R. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* **142**(1-2): 71-85.
- Flores J. & Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**(6): 911-916.

- García E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gilbert I., Jarvis P. & Smith H. 2001. Proximity signal and shade-avoidance differences between early and late successional trees. *Nature* **411**(6839): 792-795.
- Gilbert G. & Webb C. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **104**(12):4979-4983.
- Good-Avila S.V., Souza V., Gaut B.S. & Eguiarte L.E. 2006. Timing and rate of speciation in Agave (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **103**(24): 9124-9129.
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Studies in Ecology, vol 9. Third Edition. Blackwell Scientific Publications, Great Britain.
- Grether R., Camargo-Ricalde S. & Martínez-Bernal A. 1996. Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**: 149-152.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**(7): 1966-1975.
- Holmgren M. & Scheffer M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* **98**(6): 1269-1275.
- Hutto R., McAuliffe J. & Hogan L. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestern Naturalist* **31**(4): 469-476.
- Janzen D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* **104**(940): 501-528.
- Kembel S., Cowan P., Helmus M., Cornwell W., Morlon H., Ackerly D., Blomberg S. & Webb C. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* **26**(11): 1463-1464.

- Kraft N., Cornwell W., Webb C. & Ackerly D. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* **170**(2): 271-283.
- Lavin M., Herendeen P.S. & Wojciechowski M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* **54**(4):575-594.
- Lewis G., Schrire B., Mackinder B. & Lock M. 2005. *Legumes of the world*. The Royal Botanic Gardens, Kew. Primera edición. pp. 1-3.
- Liu X., Liang M., Etienne R., Wang Y., Staehelin C. & Yu S. 2011. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters* **15**(2): 111-118.
- LPWG. 2013. Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany* **89**: 3-9.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>
- Mason N., Richardson S., Peltzer D., de Bello F., Wardle D. & Allen R. 2012. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology* **100**(3): 678-689.
- McAuliffe J. 1988. Markovian Dynamics of Simple and Complex Desert Plant Communities. *The American Naturalist* **131**(4): 459-490.
- Mills K. & Bever J. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology* **79**(5): 1595-1601.
- Montesinos-Navarro A., Segarra-Moragues J., Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2012a. The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **194**(2): 536-547.

- Montesinos-Navarro A., Segarra-Moragues J. G., Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2012b. Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **196**(3): 835-844.
- Orozco-Almanza M., Ponce de León-García L., Grether R. & García-Moya E. 2003. Germination of four species of the genus *Mimosa* (leguminosae) in a semi-arid zone of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **55**(1): 75-92.
- Paradis E., Claude J. & Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**(2): 289-290.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramamoorthy T., Bye R., Lot A. & Fa J. 1993. Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press. New York. pp. 459.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1ra Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Sikes B., Cottenie K., Klironomos J. 2009. Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology* **97**(6): 1274-1280.
- Simard S., Beiler K., Bingham M., Deslippe J., Philip L. & Teste F. 2012. Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* **26**(1): 39-60.
- Simon M., Grether R., de Queiroz L., Skema C., Pennington R. & Hughes C. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **106**(48): 20359-20364.

- Simon M., Grether R., de Queiroz L., Särkinen T., Dutra V. & Hughes C. 2011. The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae): Towards a phylogeny of the sensitive plants. *American Journal of Botany* **98**(8): 1201-1221.
- Sortibrán L., Verdú M. & Valiente-Banuet A. 2014. Nurses experience reciprocal fitness benefits from their distantly related facilitated plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **16**(5): 228-235
- Sortibrán L., Verdú M. & Valiente-Banuet A. Sometido. Nurses benefit from facilitative interactions through mycorrhizae. *Journal of Ecology*
- Sprent J. & Gehlot H. 2010. Nodulated legumes in arid and semi-arid environments: are they important? *Plant Ecology & Diversity* **3**(3): 211-219.
- Sprent J. & James E. 2007. Legume evolution: where do nodules and mycorrhizas fit in? *Plant Physiology*. **144**(2): 575-581.
- Stachowicz J. 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* **51**(3): 235-246.
- Stavros V. & Rillig M. 2012. Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biological Letters* **8**(2):214-217.
- StatSoft, Inc. 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10.
- Stevens, P.F. 2005. Angiosperm phylogeny website. Versión 13. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Último acceso 19 Mayo 2014.
- Uriarte M., Condit R. & Hubbell S. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbors matter? *Journal of Ecology* **92**(2): 348-360.

- Valiente-Banuet A. & Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**(4): 961-971.
- Valiente-Banuet A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi & P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar Cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* **84**(4): 452-455.
- Valiente-Banuet A., Casas A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Villaseñor J. & Ortega-Ramírez J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **67**: 25-74.
- Valiente-Banuet A., Vital A., Verdú M. & Callaway R. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **103**(45):16812-16817.
- Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* **10**(11): 1029-1036.
- Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* **96**(3): 489-494.
- Valiente-Banuet A., Solís L., Dávila P., Arizmendi M. C., Silva Pereyra C., Ortega-Ramírez J., Treviño Carreón J., Rangel-Landa S. & Casas A. 2009. Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Primera edición. México. pp. 54-55.
- Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2013a. Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **44**: 347-366.
- Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2013b. Human impacts on multiple ecological networks act synergistically to drive ecosystem collapse. *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**(8): 408-413.

- Verdú M., Rey. P., Alcántara J., Siles G. & Valiente-Banuet A. 2009. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* **97**(6): 1171-1180.
- Verdú M. & Valiente-Banuet A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos* **120**(9): 1351-1356.
- van der Heijden M. & Horton T. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* **97**(6): 1139-1150.
- van der Putten W. 2009. A multitrophic perspective on functioning and evolution of facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* **97**(6): 1131-1138.
- Webb C., Ackerly D., McPeck A. & Donoghue M. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **33**: 475-505.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* **24**(18): 2098-2100.
- Webb, C.O. & Donoghue M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* **5**(1): 181-183.
- Yeaton, R. I. (1978). A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* **66**(2): 651-656.