



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA
LIMITACIÓN POR SEMILLAS Y POR MICROSITIOS
EN UN PASTIZAL SEMIÁRIDO EN CONCEPCIÓN
BUENAVISTA, OAXACA, MÉXICO”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

GONZALO MARTÍNEZ HERRERA



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

2016

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX



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.

Agradecimientos institucionales

Agradezco a:

- ❖ El programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-DGPA UNAM) por el financiamiento de esta investigación a través del proyecto PAPIIT IN225511, dirigido por el Dr. Carlos Martorell Delgado.
- ❖ A Marco Antonio Romero Romero por su ayuda con aspectos técnicos de cómputo en el laboratorio.
- ❖ A Diego García Meza por su ayuda con aspectos técnicos en el laboratorio y durante el trabajo de campo.

Agradecimientos a título personal

Al Dr. Carlos Martorell por su tiempo y paciencia a lo largo del desarrollo de este proyecto. Por guiarme en estos años, a través de sus observaciones y comentarios acerca de los textos o las presentaciones. Y también por compartir sus conocimientos sobre antropología y etnobotánica.

A mis sinodales el Dr. Pedro Peña Garcillan, el Dr. Pedro Eloy Hernández, a la Mtra. Monserrat Jiménez y finalmente al Mtro. Ricardo Contreras por tomarse el tiempo para leer este trabajo y comentarlo.

Al Comisariado de Bienes Comunales del municipio de Concepción Buenavista en Oaxaca, por darnos el permiso de trabajar en ese maravilloso lugar.

A Carlos Martorell, Melbi Ramos, Diego García, Marce Martínez, Verónica Zepeda, Fernando Villareal y a Fernanda Herce por su apoyo durante el trabajo de campo. Por las pláticas a la hora de la comida, los consejos y su tiempo para enseñarme sobre las plantas del pastizal.

A Simona Santiago por brindarnos el exquisito placer de apaciguar el hambre —o pecar de gula—, con sus platillos. Por siempre tener una cama tendida al regresar de un día de trabajo. Pero sobretodo, por su cariño, gentileza y preocupación.

A Ana R. Herrera, mi madre, por ser siempre un ejemplo, por brindarme consejos y palabras de apoyo, por tus oportunos regaños, por todo el amor y por los nueve meses de hospedaje gratuito.

A Pao por compartir el cuarto y la información genética. Gracias por las pláticas, las peleas y el cariño.

A mis abuelos, mis padres complementarios. Gracias por las atenciones, por su amor y por las enseñanzas.

A Fer, Jesús, Cynthia y Karen por su amistad durante toda la carrera, por aguantarme en mis temporadas de estrés, y por aceptarme como el necio que soy.

A Antonio Gámez, Alex García y a Pak Sun (Bill) Chan por todos estos años de amistad.

Dedico este trabajo a mi abuela Petra G. Martínez

ÍNDICE

RESUMEN.....	5
Introducción.....	7
<i>Fragmentación del ambiente.....</i>	<i>7</i>
<i>Fragmentación y limitaciones.....</i>	<i>11</i>
<i>Erosión y fragmentación.....</i>	<i>14</i>
Hipótesis y predicciones.....	16
Objetivos.....	17
Método.....	18
<i>Datos del sitio.....</i>	<i>18</i>
<i>Caracterización de los fragmentos de suelo.....</i>	<i>20</i>
<i>Toma de datos en campo.....</i>	<i>21</i>
<i>Análisis estadísticos y selección de modelos.....</i>	<i>24</i>
Resultados.....	25
<i>Evidencias generales de limitación.....</i>	<i>27</i>
<i>Predicción 1: Probabilidad de presencia aumenta con el área del fragmento.....</i>	<i>27</i>
<i>Hipótesis 1: Limitación por semillas.....</i>	<i>29</i>
<i>Predicción 2: Aumento de la probabilidad de presencia en fragmentos poco aislados.....</i>	<i>29</i>
<i>Predicción 3: Mayor densidad de semillas en fragmentos poco aislados.....</i>	<i>29</i>
<i>Hipótesis 2: Limitación por micrositios.....</i>	<i>30</i>
<i>Predicción 4: La densidad de semillas aumenta con el área del fragmento.....</i>	<i>31</i>
<i>Predicción 5: La probabilidad de germinación aumenta con el área del fragmento.....</i>	<i>32</i>
<i>Predicción 6: La tasa reproductiva neta aumenta con el área del fragmento.....</i>	<i>33</i>
Discusión.....	38
<i>Aislamiento y limitación por semillas.....</i>	<i>38</i>
<i>Limitación por micrositios.....</i>	<i>41</i>
<i>Relación entre la tasa reproductiva neta y las características del fragmento.....</i>	<i>44</i>
Conclusiones.....	45
Literatura citada.....	46
Apéndice.....	51

Resumen

La fragmentación es uno de los procesos de transformación más extendidos en el planeta. Este proceso resulta en la formación de un mosaico de hábitats compuesto por porciones o parches del hábitat previo a la fragmentación rodeados por un ambiente transformado. En estos ambientes los fragmentos remanentes varían en tamaños y forma, y además se encuentran aislados unos de otros. La fragmentación puede modificar el efecto de ciertos factores limitantes. La limitación por micrositios (LM) determina el tamaño de las poblaciones de plantas debido a que no hay espacio disponible con las condiciones requeridas para la germinación y establecimiento; dichas condiciones pueden volverse más escasas debido a los cambios ambientales que sufren los fragmentos más pequeños. La limitación por semillas (LS) regula a las poblaciones porque su capacidad de dispersión no es suficiente para que las semillas puedan desplazarse hasta los micrositios favorables; por lo que la LS puede intensificarse debido al aislamiento entre fragmentos. En consecuencia, ambas limitaciones pueden determinar que una especie pueda estar presente o no en un fragmento remanente de hábitat.

Para determinar si la LM o LS se intensifican con la fragmentación en 11 especies de plantas anuales, se realizó un experimento de adición de semillas. Se sembraron semillas en fragmentos de suelo de diferentes tamaños y grados de aislamiento, y se registró el desempeño (probabilidad de germinación de las semillas sembradas, supervivencia y tasa reproductiva neta), la densidad natural de semillas, y la presencia de las especies en cada fragmento.

Se encontró que el área del fragmento, relacionada con el cambio en las condiciones ambientales causadas por la fragmentación, afectó el desempeño de ocho de las once especies, sugiriendo que la LM es generalizada. La pérdida de

suelos asociada al proceso de fragmentación también afectó al desempeño. La producción de semillas en tres especies fue mayor generalmente en los parches con suelos someros. El aislamiento sólo afectó a una especie, indicando que la LS no es un factor importante.

La fragmentación en general redujo el desempeño de las plantas a través de cambios en las condiciones ambientales. Esto podría provocar la reducción de las poblaciones, y posiblemente la desaparición de las especies en áreas severamente afectadas por la fragmentación.

Introducción

Fragmentación del ambiente

La fragmentación es un proceso de transformación de la estructura del ambiente, la cual resulta en la formación de porciones o parches de hábitat remanente de menor tamaño al ambiente original. Estos remanentes están rodeados por un ambiente transformado, por lo cual su conectividad se ve disminuida (Collinge y Collinge, 1996; Fahrig y Fahrig, 2003; Gustafson y Parker, 1994; Young *et al.*, 1996). Este proceso cobra importancia por la rapidez con la que está ocurriendo, por la gran extensión del planeta en la que sucede, y porque ha sido promovido por actividades humanas como la ganadería y agricultura –aunque también ocurre de manera natural (Lienert, 2004). Estos cambios generalmente tienen efectos negativos en las poblaciones que viven en estos ambientes porque no son capaces de adaptarse rápidamente (Fahrig, 1997; Gustafson y Parker, 1994; Lienert, 2004).

En los ambientes fragmentados, los remanentes de hábitat se encuentran rodeados y separados por un elemento particular, la matriz (Murphy y Lovett-Doust, 2004; Saunders *et al.*, 1991). Ésta se caracteriza por ser el elemento predominante en términos de la superficie que ocupa –supera en tamaño a todos los otros elementos que componen el paisaje–, y por ser el que tiene una mayor conectividad ya que casi no hay barreras que interrumpen su continuidad (Fischer y Lindenmayer, 2007; Forman y Godron, 1986). La matriz es un elemento

importante dentro de la dinámica de los ambientes fragmentados, porque, al tener condiciones diferentes a los demás parches, generalmente no permite el establecimiento de las poblaciones que están presentes al interior de los fragmentos. Si las condiciones de la matriz contrastan fuertemente con las que existen dentro de los fragmentos, la matriz puede disminuir el grado de conectividad del paisaje, lo que aumenta el aislamiento de poblaciones. Lo anterior es capaz de provocar una disminución del flujo genético entre las poblaciones de las especies (Collinge y Collinge, 1996; Soons *et al.*, 2005).

De acuerdo con Forman y Godron (1986), un parche se trata de una superficie que difiere en apariencia de las de su alrededor (la matriz). En particular, estos autores hablan de parches remanentes para referirse a superficies cuyas comunidades biológicas no se ven afectadas por un evento de disturbio, el cual, sin embargo, sí altera notablemente a las comunidades de su alrededor. A lo largo de este trabajo, al usar los términos “fragmento” o “remanente”, me estaré refiriendo a los parches remanentes *sensu* Forman y Godron (1986).

Los fragmentos pueden presentar una gran variedad de tamaños y formas (Forman y Godron, 1986). El tamaño de un fragmento es una de las propiedades más importantes, ya que de manera general se ha encontrado que los fragmentos más grandes poseen una mayor diversidad biológica que los pequeños (Fahrig y Fahrig, 2003; Farina, 2006). Esto se ha explicado porque los fragmentos más grandes son un reservorio mayor de recursos, presentan una mayor diversidad de ambientes, y por lo tanto, pueden albergar poblaciones más grandes, las cuales

tienen una menor probabilidad de extinguirse de manera local debido a procesos estocásticos, ya sean demográficos o ambientales (Fahrig, 1997; Forman y Godron, 1986; Heinken y Weber, 2013). Por otro lado, las poblaciones que se encuentran dentro de los fragmentos de menor tamaño no sólo son más vulnerables a dichos factores estocásticos, sino también a los cambios ambientales inducidos por la fragmentación, conocidos como efecto de borde (Collinge y Collinge, 1996; Fahrig, 1997; Heinken y Weber, 2013).

Los fragmentos, al estar rodeados por la matriz, se encuentran inmersos en una serie de condiciones abióticas (temperatura, humedad, concentración de nutrientes, sombra, velocidad del viento, grado de insolación, etc.) diferentes a las que existen en su interior (Lienert, 2004; Saunders *et al.*, 1991). Al interactuar con la matriz, las porciones de los fragmentos aledañas al borde experimentan una serie de cambios en sus condiciones ambientales, las cuales tienden a asemejarse a las del medio circundante. Se ha acuñado el término *efecto de borde* para referirse a dicho cambio (Fischer y Lindenmayer, 2007). El efecto de borde sólo permea hasta una determinada distancia; sin embargo, los cambios en las variables pueden alcanzar desde metros hasta kilómetros en función de la variable que se considere (velocidad del viento, humedad relativa, incidencia de la luz) (Fischer y Lindenmayer, 2007). En consecuencia, la magnitud de dichos cambios es inversamente proporcional al tamaño del fragmento; ya que en comparación con los fragmentos grandes, en los de menor tamaño la superficie expuesta a la zona de

influencia de la matriz es mayor (Collinge y Collinge, 1996; Fischer y Lindenmayer, 2007; Forman y Godron, 1986).

La fragmentación, como ya se mencionó, cambia la configuración espacial del paisaje. El cambio en el patrón de acomodo de los fragmentos puede reducir de la conectividad del paisaje. El concepto de conectividad se ha abordado de varias maneras. Fisher y Lindenmayer (2007) proponen tres tipos de conectividad. La conectividad paisajística hace referencia al grado en el que los parches o fragmentos de vegetación se encuentran separados en el paisaje. La conectividad ecológica toma en cuenta cómo es que los parches se vinculan a través de diferentes procesos como la dispersión de semillas, los flujos de nutrientes o agua, entre otros. Finalmente la conectividad del hábitat toma en cuenta las capacidades particulares de cada especie para desplazarse, así como sus requerimientos ecológicos. De modo similar Uezu *et al.* (2005) definen la conectividad como “la capacidad del paisaje para facilitar los flujos biológicos”, y la clasifican en estructural y funcional. La primera describe los patrones dentro del paisaje, y toma en cuenta la distancia entre los fragmentos y las características de la matriz (permeabilidad). Mientras que la segunda resulta de la respuesta funcional de cada especie a la conectividad estructural; por lo tanto, puede variar entre diferentes taxa. A lo largo de este estudio utilizaré estas clasificaciones al referirme a la conectividad.

La reducción de la conectividad puede inducir o aumentar el aislamiento que experimentan las poblaciones que se encuentran dentro de los fragmentos

(Fahrig, 1997; Heinken y Weber, 2013; Saunders *et al.*, 1991; Soons *et al.*, 2005). La literatura señala una relación entre el grado de aislamiento que sufre una población y la probabilidad de que ésta se extinga; siendo algunas causas la deriva génica, la endogamia, o por estar más expuestos a eventos ambientales extremos (Fahrig, 1997; Heinken y Weber, 2013; Young *et al.*, 1996). El efecto que tiene el aislamiento sobre las poblaciones es menor en especies que tienen mayores capacidades de dispersión y colonización (Collinge y Collinge, 1996; Heinken y Weber, 2013; Soons *et al.*, 2005).

Fragmentación y limitaciones

De manera general, la fragmentación puede favorecer o intensificar las limitaciones que sufren las poblaciones. Una limitación se puede definir como aquel factor o fenómeno que regula los tamaños poblacionales o el área de distribución de las especies (Calviño-Cancela, 2007; Clark *et al.*, 2007; Münzbergová y Herben, 2005). Este trabajo se enfoca en dos tipos de limitaciones que afectan a las poblaciones de plantas: la limitación por micrositos y la limitación por semillas.

El microsito ha sido definido como la unidad espacial en donde se encuentran las condiciones microambientales y los recursos (concentración de nutrientes, humedad del suelo, temperatura, pH, etc.) que permiten el reclutamiento de los individuos de una especie (Calviño-Cancela, 2007; Clark *et al.*, 2007; Eriksson y Ehrlén, 1992). Otros autores consideran que un microsito no sólo debe ser adecuado para el establecimiento, sino para completar todo el ciclo de

vida (García-Fayos y Gasque, 2006). En este trabajo seguiré esta última definición. La limitación por micrositios (LM) se puede definir como un estado en el cual el tamaño y/o la distribución de las poblaciones están determinados por la disponibilidad, o incluso la calidad, de micrositios en el ambiente.

La semilla es una estructura desarrollada por el grupo de las Espermatofita. Dicha estructura alberga un embrión latente, así como los recursos para su crecimiento (endospermo) y posee una testa que les brinda protección (Bewley, 1997; Boesewinkel y Bouman, 1984). Una vez que la semilla percibe ciertas señales ambientales (humedad en el suelo, luz, temperatura o concentración de nutrientes), la semilla continúa inicia la captura agua; lo que precede a síntesis de proteínas, aminoácidos (Bewley, 1997; García-Fayos y Gasque, 2006). Las semillas juegan un papel importante en la estructuración, permanencia y regulación de las poblaciones; ya que la cantidad producida, el tiempo y probabilidad de su germinación, densidad, y mortalidad son factores que determinan el tamaño de la población en el futuro (Begon *et al.* 1996). Aunado a lo anterior, las semillas también son una de las estructuras que las plantas usan para dispersarse (Levin *et al.*, 2003; Lienert, 2004). De modo que su capacidad de desplazarse a lo largo de un intervalo de distancias, y germinar en los sitios disponibles determina la distribución de las poblaciones en el espacio (Levin *et al.*, 2003).

La limitación por semillas (LS) ocurre cuando la distribución espacial y el tamaño poblacional de una especie se encuentran restringidos; como consecuencia de que su capacidad de dispersión (limitación por dispersión) o la cantidad de

semillas que se producen (limitación por fuente) no son suficientes para ocupar todos los micrositios disponibles (Calviño-Cancela, 2007; Clark *et al.*, 2007; Münzbergová y Herbén, 2005).

La LM puede incrementarse como un resultado de la disminución del tamaño del fragmento. Dicha reducción influye en el cambio de las condiciones ambientales, al hacerlas inadecuadas para completar el ciclo de vida de las plantas, y por lo tanto limita la cantidad o calidad de los micrositios. Sólo en las porciones centrales de los fragmentos más grandes podrían encontrarse las condiciones del hábitat con menor influencia del ambiente externo al fragmento (Saunders *et al.*, 1991).

En relación con los cambios mencionados se puede esperar un aumento en la limitación por fuente (LS) debido a la incapacidad de las plantas para completar su ciclo de vida. La fragmentación también puede afectar a la LS al aumentar la distancia entre la fuente donde se producen las semillas y los micrositios disponibles. Debido a que las semillas en general se desplazan distancias cortas (Boyd y Acker, 2004), es probable que muchos micrositios no puedan ser colonizados (Levin *et al.*, 2003; Portnoy y Willson, 1993; Primack y Miao, 1992). Es posible, también, que la magnitud de la LS (por dispersión) que experimentan las poblaciones en los sitios fragmentados pueda variar en función del tamaño del fragmento. Tomando en cuenta las modificaciones hechas a los supuestos de la Teoría de Biogeografía de Islas, en donde la probabilidad de inmigración aumenta en función del tamaño de la isla (efecto objetivo o diana) (Wu y Vankat, 1995).

Erosión y fragmentación

La erosión hídrica es un proceso que provoca la pérdida de suelo, dejando una serie de fragmentos sobre los cuales la vegetación remanente puede desarrollarse. Este fenómeno puede ser particularmente frecuente en zonas áridas donde los suelos son someros, la escorrentía aumenta o existe poca vegetación que proteja la superficie del suelo de la compactación, y mejore la retención de agua y sedimentos (Ludwig *et al.*, 2005). Los efectos de la erosión pueden llegar a duplicar su magnitud en parches desprovistos de vegetación que se localicen en zonas inclinadas (Ludwig *et al.*, 2005). Debido a lo anterior, la erosión es un proceso capaz de cambiar la configuración espacial del paisaje.

En los ambientes semiáridos, los procesos biológicos se encuentran ligados con los procesos hidrológicos y ecológicos (Ludwig *et al.*, 2005). La interacción entre estos procesos se vuelve evidente en los paisajes fragmentados a través de la retención de agua, sedimentos y nutrientes en los parches; en donde el suelo, las rocas o el sistema radicular de las plantas juegan un papel importante (Ludwig *et al.*, 2005). Como resultado de lo anterior, los parches con mejores capacidades de almacenaje y retención de agua y nutrientes podrían ofrecer mejores condiciones para el desempeño de las plantas al interior de los fragmentos; o visto de otro modo, las poblaciones en sitios con estas características podrían experimentar una menor LM.

Se ha encontrado que en los sistemas áridos la profundidad del suelo está relacionada con la disponibilidad de agua y la temperatura del suelo, siendo la primera el factor más importante para las plantas de estas zonas (Nobel, 1989). Los fragmentos con mayor profundidad de suelo posiblemente almacenan más agua y nutrientes, lo que puede aumentar la cantidad o calidad de los micrositios (Ludwig *et al.*, 2005; Martorell *et al.*, 2015), y por lo tanto, disminuir el efecto de la LM.

En este trabajo analizo los mecanismos que explican la presencia o ausencia de algunas especies de plantas anuales en fragmentos de suelo remanentes en un pastizal semiárido sujeto a fuertes procesos de fragmentación por erosión hídrica. Dichos mecanismos pueden relacionarse con un incremento en el aislamiento entre los fragmentos, y por ende, con la limitación por semillas, o con cambios en las condiciones abióticas en los fragmentos, relacionadas con la limitación por micrositios. Los cambios en las condiciones de los fragmentos pueden relacionarse tanto con el efecto de borde como con modificaciones en la profundidad del suelo del fragmento causadas por la erosión.

Hipótesis y predicciones

En este trabajo usaré dos hipótesis para explicar las diferencias en la presencia de algunas especies en este sistema.

Hipótesis 1: La fragmentación, al reducir la probabilidad de que las semillas lleguen a los fragmentos más aislados o más pequeños, incrementa la limitación por semillas.

Hipótesis 2: La fragmentación incrementa la magnitud de la limitación por micrositios debido a los efectos de borde o la reducción en la profundidad del suelo de los fragmentos.

Predicciones:

Si cualquiera de las dos hipótesis es cierta, se espera que:

- Predicción 1: la probabilidad de encontrar individuos de una especie aumente con el tamaño del fragmento, ya que los fragmentos con una mayor superficie tienen mejores condiciones y una mayor probabilidad de que las semillas que se dispersan caigan en ellos.

Si la hipótesis 1 es cierta, se puede esperar que:

- Predicción 2: la probabilidad de encontrar individuos de una especie sea menor en los fragmentos más aislados.
- Predicción 3: la densidad de semillas sea menor en los fragmentos más aislados.

Por el contrario, si las especies se encuentran limitadas por micrositios, se espera que:

- Predicción 4: la probabilidad de germinación sea menor en fragmentos de menor tamaño o con suelos someros.
- Predicción 5: La tasa reproductiva neta R_0 sea menor conforme se reduce el tamaño del fragmento o la profundidad del suelo del mismo.
- Predicción 6: La densidad de semillas de una especie se incremente con el tamaño del fragmento.

Objetivos

General

Determinar si la limitación por semillas o por micrositios se intensifica con la fragmentación en once especies de hierbas anuales.

Particulares

- Describir la relación del tamaño de los fragmentos y la profundidad del suelo con el desempeño (probabilidad de germinación y tasa reproductiva neta) para estimar la limitación por micrositios en once especies de hierbas anuales.
- Estimar el efecto del aislamiento de los fragmentos sobre la limitación por semillas.

Método

Datos del sitio

El sitio de estudio se encuentra en el municipio de Concepción Buenavista y forma parte de la cuenca del río Tepelmeme en la Mixteca Alta dentro del estado de Oaxaca. El sistema es un pastizal de *Bouteloua* que se distribuye sobre un sustrato de toba andesítica de origen volcánico (Cruz-cisneros y Rzedowski, 1980; Montes y López, 2005). Presenta una temperatura media anual de 16 °C y una precipitación media anual de 530.3 mm que se concentra entre mayo y septiembre (Martorell *et al.*, 2015). Este tipo de vegetación, se encuentra sobre suelos poco profundos que rara vez sobrepasan los 20 cm (Martorell *et al.*, 2015). En éstos, la velocidad con la que se pierde el agua en sistemas no fragmentados se incrementa a medida que la profundidad del suelo disminuye (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009).

Los fragmentos de suelo tienen otra importante vía de pérdida de agua. Por ejemplo, en las zonas con declives, incluso pequeños, se observa que el agua contenida en los fragmentos se escurre ladera abajo. La cantidad de agua que se pierde permite la formación pequeños riachuelos que llegan a durar hasta varios días tras una lluvia moderada (fig. 1). En consecuencia, los fragmentos pequeños parecen desecarse rápidamente.



Figura 1. Los fragmentos de suelo de pastizal (verde) pierden el agua captada durante las lluvias en zonas inclinadas, dando lugar a la formación de pequeños riachuelos.

En general, los suelos de la región de la Mixteca Alta presentan intensa erosión hídrica provocada por la orografía y las actividades antrópicas como la agricultura, la deforestación, y en tiempos posteriores a la conquista española, el pastoreo (Guerrero-Arenas *et al.*, 2010; Montes y López, 2005). La pérdida del suelo por causa de la erosión ha sido tan intensa que en algunas partes aflora la roca madre, provocando la formación de fragmentos de suelo de diferentes tamaños y formas en donde se desarrolla la vegetación remanente. La matriz de toba que separa a los fragmentos de suelo puede funcionar como una barrera, ya que sobre ella no es posible el establecimiento de las plantas, lo que reduce la conectividad estructural o paisajística entre los fragmentos.

Caracterización de los fragmentos de suelo

El sitio en donde se realizó este estudio fue un área de 50 × 40 m con numerosos fragmentos de suelo remanente con diferente tamaño y grado de aislamiento. Se elaboró un mapa de la zona utilizando fotografías tomadas a seis metros del suelo con ayuda de un estadal y una cámara fotográfica fijada en su extremo. Estas fotografías abarcaron un área de 5 × 5 m previamente marcada, y después se editaron y ensamblaron utilizando el programa Photoshop CS5. Los fragmentos de suelo fueron identificados y marcados en el mapa general (fig. 2).

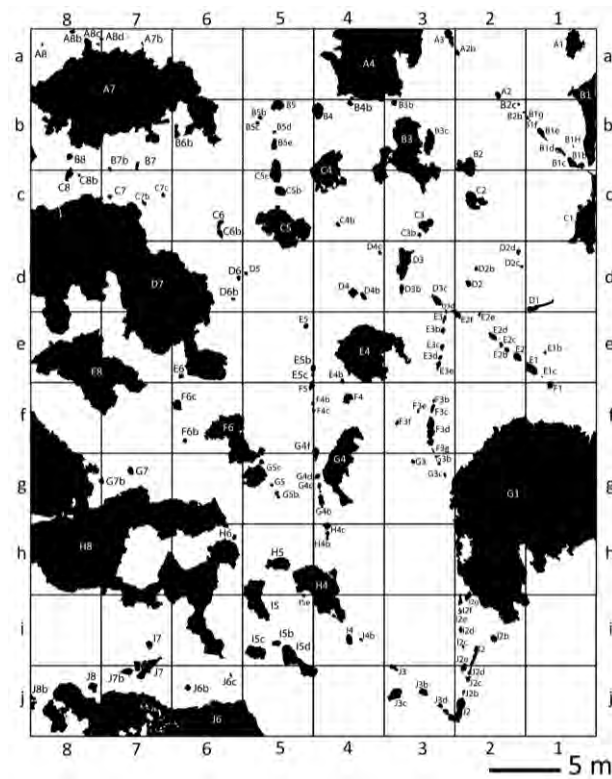


Figura 2. Mapa de los fragmentos de suelo remanente (en negro) donde se realizó el estudio. Cada cuadro tiene 5 m de lado.

Para garantizar que el estudio incluyera fragmentos de tamaños distintos, se hizo un muestreo estratificado. Para ello, los fragmentos se clasificaron en cinco categorías de tamaño (estratos).

A partir del mapa del sitio y utilizando el software Fragstats 4.1 (McGarigal *et al.*, 2012) se obtuvo el tamaño (área) y el grado de aislamiento de cada uno de los fragmentos. El aislamiento al cual está sometido cada fragmento x se obtuvo usando el índice de proximidad P_x (Gustafson y Parker, 1994):

$$P_x = \sum_j \frac{A_j}{d_j^2}$$

en donde A_j es el área de cada uno de los fragmentos j vecinos al fragmento x en un radio determinado (en nuestro caso 5 m), y d_j es la distancia mínima del borde de cada uno de dichos fragmentos al borde del fragmento x . Un valor mayor de este índice corresponde a un menor grado de aislamiento.

Toma de datos en campo

Para poner a prueba las predicciones 1 (la probabilidad de encontrar individuos de una especie aumenta con el tamaño del fragmento) y 2 (la probabilidad de encontrar individuos de una especie se reduce con el aislamiento) se realizó un censo de todos los fragmentos durante el mes de septiembre de 2013 y se registró la presencia o ausencia de las especies de nuestro interés (apéndice 1).

Para probar las demás predicciones se llevó a cabo un experimento de adición de semillas. Éste se instaló en el centro de los fragmentos, en donde se

montaron cuadros de hilo en un intervalo de tamaño entre 20×20 hasta de 30×60 cm dependiendo del tamaño del fragmento. Estos cuadros se subdividieron a su vez en otros de 10×10 cm. A de cada uno de estos últimos se asignó de manera aleatoria una de las 11 especies de nuestro interés (apéndice 1). Por simplicidad, en el texto me referiré a ellas sólo por el nombre del género al cual pertenecen. Posteriormente dentro de los cuadros de 10×10 cm se sembraron 15 semillas (previamente colectadas de ese y otros sitios en años anteriores) de la especie asignada, enterrándolas un poco dentro del suelo. La posición de cada semilla se marcó con un alfiler para reconocer las plántulas procedentes de las semillas que sembré de aquéllas provenientes del banco de semillas. Finalmente, usando malla de mosquitero se taparon los cuadros en cada fragmento para impedir que el golpe de las gotas de lluvia removiera a las semillas de su lugar.

Se realizaron cinco salidas al campo desde junio a noviembre del 2013. Durante estas salidas se revisaron cada uno de los cuadros de 10×10 cm y se registró el número de semillas sembradas que germinaron.

Con estos datos se estimó la probabilidad de germinación en cada fragmento como

$$G_{ij} = \frac{\text{Semillas sembradas que germinaron}}{15}$$

en donde G_{ij} es la probabilidad de germinación para la especie i en el fragmento j .

Para estimar el número de semillas que estaban presentes de manera natural en los fragmentos, se registró el número de plántulas que emergieron

espontáneamente en los cuatro cuadros aledaños al cuadro en el cuál se sembró cada especie. En el caso de las especies sembradas en las esquinas, solamente se contaron las plántulas correspondientes a esa especie en los tres cuadros que flanqueaban la esquina. El número promedio de semillas no sembradas de la especie i por decímetro cuadrado en el fragmento j (densidad), s_{ij} , se calculó como

$$s_{ij} = \frac{m_{ij}}{G_{ij}}$$

donde m_{ij} es el número de plántulas de la especie i que germinaron de semillas no sembradas en el fragmento j , y G_{ij} es la probabilidad de germinación de la especie i en el fragmento j .

Para calcular la tasa reproductiva neta de cada especie en cada uno de los fragmentos se usó la siguiente ecuación:

$$R_0 = \frac{S_{pij}}{15}$$

en donde R_0 es la tasa reproductiva para la especie i en el fragmento j y S_{pij} es el número de semillas producidas por la especie i en el fragmento j . Debe recordarse que para cada especie se sembraron 15 semillas, de modo que R_0 es el número promedio de semillas producidas por cada semilla sembrada. Para obtener S_{pij} , durante el mes de noviembre se colectaron las semillas producidas por las plantas que fueron sembradas. Estas semillas se separaron y contaron para obtener la tasa reproductiva neta para cada una de las especies en cada fragmento.

Para hacer una estimación de la calidad de los micrositos en los fragmentos en función de la profundidad de suelo, esta última se midió en cada uno de los

cuadros de 10×10 cm donde se adicionaron semillas. Para la toma de estos datos se utilizó una aguja de metal de 28 cm y se introdujo hasta que se llegó a la roca madre o hasta que toda la aguja se hundía.

Análisis estadísticos y selección de modelos

Utilizando el software *R* (R Core Team, 2015) se ajustaron una serie de modelos lineales generalizados. Para analizar las predicciones 1 y 2 (probabilidad de presencia) se usó una distribución binomial, y para la 4 (probabilidad de germinación) se utilizó un error de tipo cuasibinomial, ya que se observó sobredispersión. Para analizar la predicción 5 (tasa reproductiva neta) se usó un error de tipo cuasipoisson ya que también se observó sobredispersión en los datos. Para los análisis de densidad de semillas (predicción 6) se utilizó una distribución Tweedie (Dunn, 2014) ya que la variable es continua pero contiene una gran cantidad de ceros. Para probar si existe una correlación entre la profundidad del suelo y el tamaño del fragmento también se realizó una prueba de Spearman.

Para seleccionar el modelo adecuado para describir el comportamiento de cada variable, ajusté un modelo saturado, el cual incluyó todas las variables con sus interacciones, para cada especie por separado. A partir del modelo saturado se fueron eliminando uno por uno los términos no significativos con el fin de obtener el modelo más simple que sólo incluyera las variables significativas. El orden de eliminación dependió del valor de P y el grado de complejidad del término (si era un término cuadrático o si era una interacción entre variables). Con el fin de saber

si la eliminación de cada término estaba justificada, se utilizó una prueba de cociente de logaritmos de verosimilitud. Si el nuevo modelo aumentaba la devianza significativamente, el término eliminado se reintegraba al modelo y se eliminaba otro término. Este paso se realizó hasta que el modelo sólo tenía términos significativos. Estos términos finalmente se compararon con un modelo nulo para saber si nuestro modelo tenía un mejor ajuste que el azar.

Resultados

Se obtuvieron datos del tamaño y grado de aislamiento para 159 fragmentos. En 43 de ellos se realizaron los experimentos de adición de semillas y se midió la profundidad del suelo. La mayoría de ellos tuvieron poca profundidad (media \pm D.E.; 9.8 ± 7.2 cm). Además la mayoría de los fragmentos midieron menos de 10 m². Es importante señalar que existe una correlación negativa entre el tamaño de los fragmentos y la profundidad del suelo ($\rho = -0.22$ $P < 0.001$; fig. 3). Con una única excepción, sólo los fragmentos pequeños tuvieron suelos con más de 15 cm de profundidad.

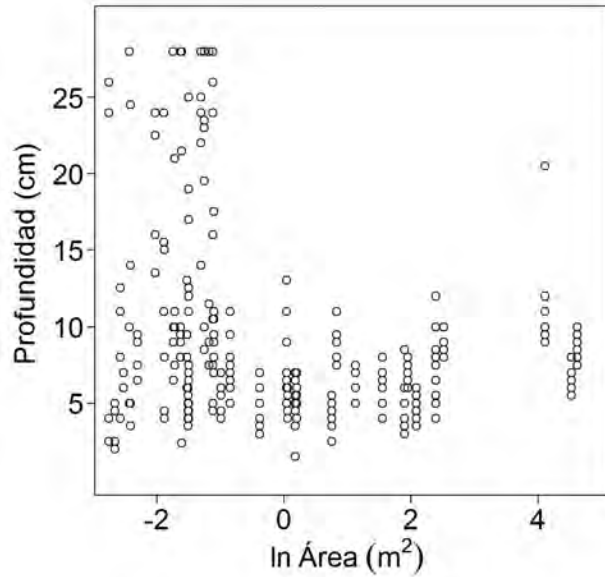


Figura 3. Relación entre la profundidad del suelo con el tamaño de los fragmentos.

A partir del experimento de adición de semillas encontré que de manera general la germinación en el sitio de estudio es baja; aunque dicho proceso presenta una gran variación (fig. 4). Lo mismo también se observó para la tasa reproductiva neta (R_0) (fig. 5).

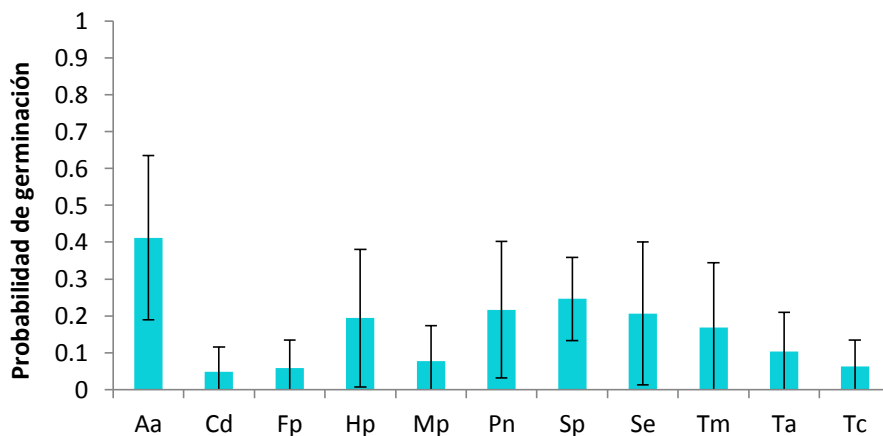


Figura 4. Probabilidad de germinación promedio y su desviación estándar de cada especie obtenida a partir del experimento de adición de semillas. *Aa=Aristida*; *Cd=Crusea*; *Fp=Florestina*;

Hp=*Heterosperma*; *Mp*=*Muhlenbergia*; *Pn*=*Plantago*; *Sp*=*Sanvitalia*;
Se=*Stevia*; *Tm*=*Tagetes*; *Ta*= *Thymophylla*; *Tc*=*Tridax*.

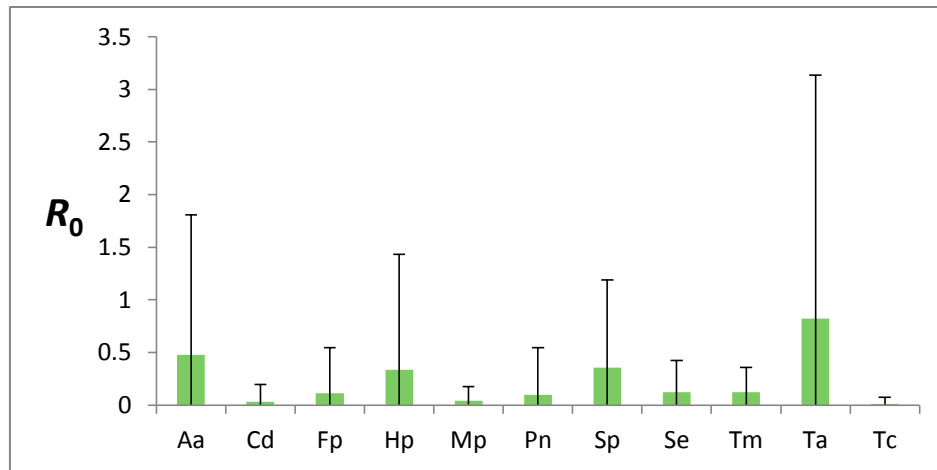


Figura 5. La tasa reproductiva neta promedio fue menor a 1 para todas las especies. *Aa*=*Aristida*; *Cd*=*Crusea*; *Fp*=*Florestina*; *Hp*=*Heterosperma*; *Mp*=*Muhlenbergia*; *Pn*=*Plantago*; *Sp*=*Sanvitalia*; *Se*=*Stevia*; *Tm*=*Tagetes*; *Ta*= *Thymophylla*; *Tc*=*Tridax*.

Evidencias generales de limitación

Predicción 1: La probabilidad de presencia aumenta con el área del fragmento

La probabilidad de encontrar individuos de la mayoría de las especies (8 de 11) aumentó en función del tamaño del fragmento (cuadro 2). En el caso de *Heterosperma*, el efecto del área no fue monotónico, tal como lo indica el término cuadrático significativo en la regresión. La probabilidad de encontrar a esta especie fue máxima en los fragmentos de valores cercanos a 10 m², y no en los fragmentos más grandes, como sucedió en las demás especies (fig. 6).

Cuadro 2. Resultados de las regresiones de la probabilidad de presencia en función del tamaño de los fragmentos. Para cada especie se muestran el o los factores significativos del modelo con el mejor ajuste, con sus valores de P y el porcentaje de la devianza explicado por cada modelo.

Especie	$\ln A$	$\ln^2 A$	R^2
<i>Aristida</i>	<0.001		0.2799
<i>Florestina</i>	<0.001		0.1518
<i>Heterosperma</i>	<0.001	0.018	0.2076
<i>Muhlenbergia</i>	0.019		0.06
<i>Stevia</i>	<0.001		0.1342
<i>Tagetes</i>	<0.001		0.0881
<i>Thymophylla</i>	<0.001		0.2995
<i>Tridax</i>	<0.001		0.2722

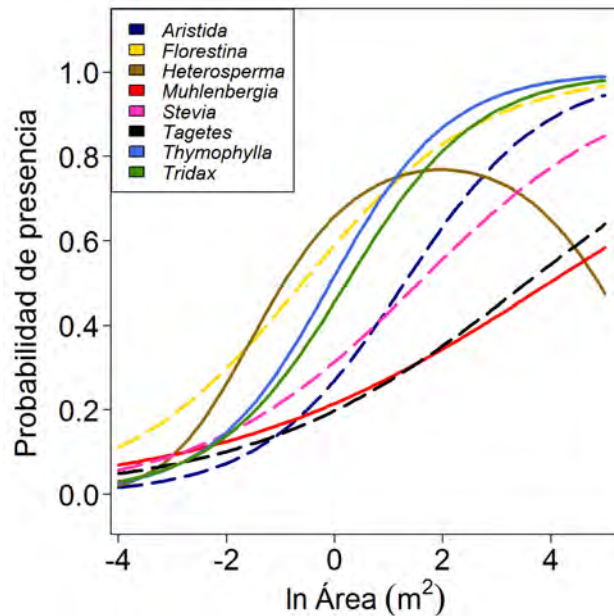


Figura 6. Relación entre la probabilidad de presencia y el tamaño del fragmento en las ocho especies para las que el patrón fue significativo. Las especies que presentaron evidencia que apoya la hipótesis de limitación por micrositios son representadas por líneas continuas, mientras que el resto, por líneas punteadas.

Hipótesis 1: Limitación por semillas.

Predicción 2: Aumento de la probabilidad de presencia en fragmentos poco aislados

En las plantas estudiadas no se encontró una relación entre los valores del índice de proximidad y la probabilidad de encontrar individuos.

Predicción 3: Mayor densidad de semillas en fragmentos poco aislados

El aislamiento de un fragmento tampoco influyó en la densidad de semillas estimada, con excepción de *Tridax*. En esta especie, la densidad de semillas se

redujo con la proximidad ($P = 0.008$), lo cual es el patrón opuesto al esperado bajo la hipótesis de que la cantidad de semillas está limitada por la dispersión (fig. 5).

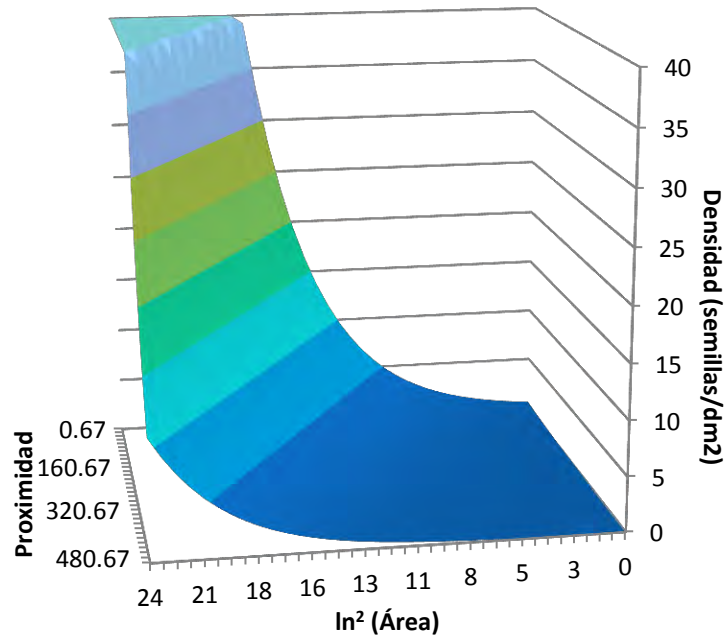


Figura 7. La densidad de semillas estimada para *Tridax* dependió de la interacción entre el término cuadrático del área A y la proximidad P_x ($P < 0.001$; $R^2 = 0.605$).

Hipótesis 2: Limitación por micrositios

El desempeño de cuatro de las 11 especies utilizadas (*Heterosperma*, *Muhlenbergia*, *Thymophylla* y *Tridax*) se vio afectado por el tamaño de los fragmentos. Sin embargo, el tamaño no afectó la misma variable en todas las especies.

Predicción 4: La densidad de semillas aumenta con el área del fragmento

La densidad de semillas varió con respecto al tamaño de los fragmentos sólo en tres especies: *Heterosperma*, *Thymophylla* y *Tridax*. En estas especies la densidad aumentó en los fragmentos de mayor tamaño ($\ln A$ $P < 0.001$; $\ln^2 A$ $P < 0.001$; $\ln^2 A$ $P < 0.001$, respectivamente; figuras 7, 8 y 9).

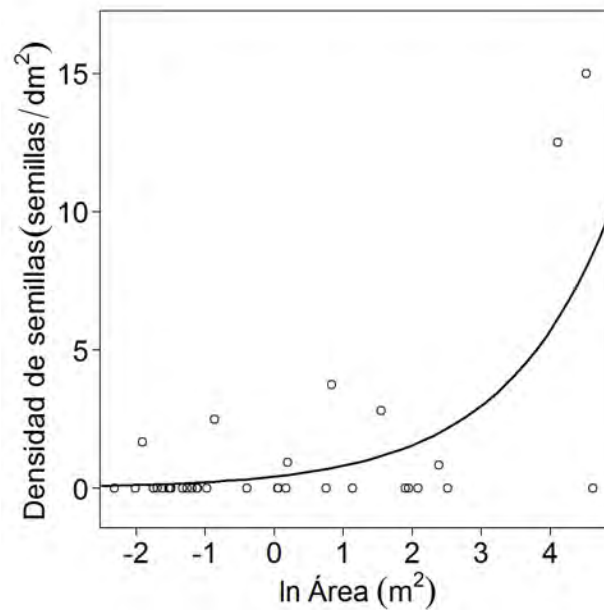


Figura 8. Relación entre la densidad de semillas de *Heterosperma* y el área de cada fragmento ($P < 0.001$, $R^2 = 0.486$)

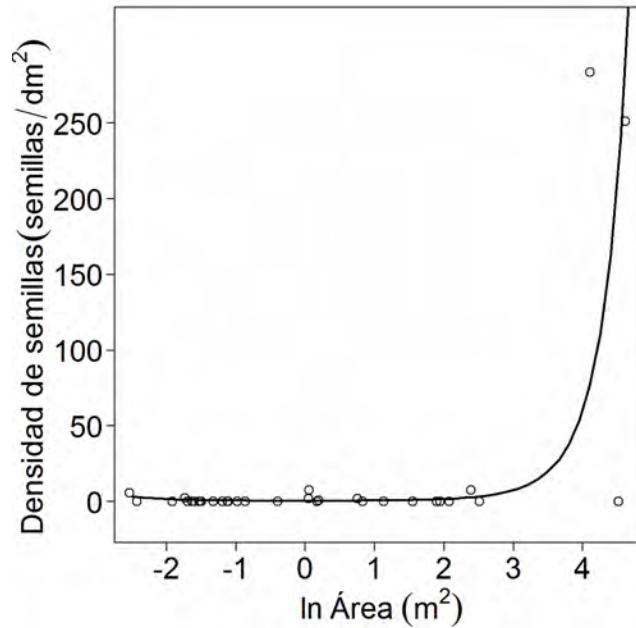


Figura 9. Relación entre la densidad de semillas de *Thymophylla* y el tamaño de cada fragmento.

Predicción 5: La probabilidad de germinación aumenta con el área del fragmento

El tamaño de los fragmentos sólo afectó la probabilidad de germinación de *Muhlenbergia*. La germinación en esta especie dependió significativamente del término cuadrático relacionado con el área A del fragmento ($\ln A$: $P = 0.051$; $\ln^2 A$: $P = 0.004$; $R^2 = 0.261$), lo que implica que una línea curva describe mejor la germinación que una recta. Esto se ve reflejado en la respuesta de las semillas de *Muhlenbergia*, las cuales tuvieron una mayor probabilidad de germinar en los fragmentos menores a 10 m^2 , y mayores a 60 m^2 (fig. 10). Sin embargo, aún bajo estas condiciones, la probabilidad de germinación no fue muy alta.

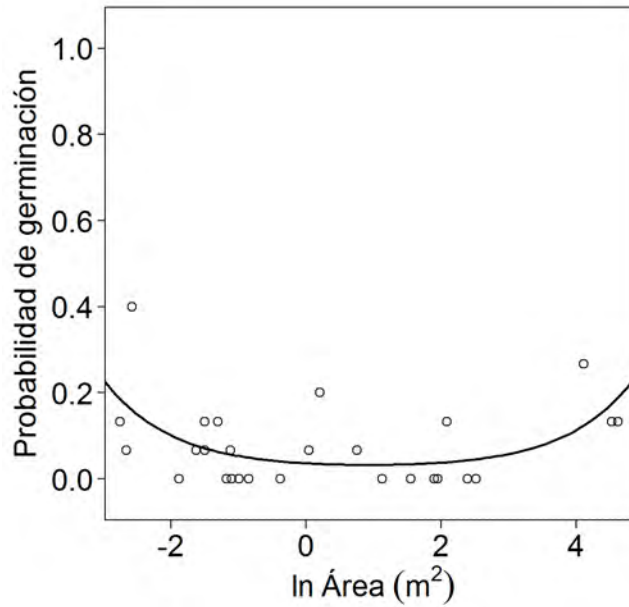


Figura 10. La probabilidad de germinación de las semillas de *Muhlenbergia* fue mayor en los fragmentos de menor y mayor tamaño.

Predicción 6: La tasa reproductiva neta aumenta con el área del fragmento

En tres de las 11 especies la tasa reproductiva neta (R_0) se vio afectada por el área del fragmento y/o la profundidad del suelo; sin embargo, estas respuestas no fueron iguales en dichas especies.

Los individuos establecidos de *Muhlenbergia* no produjeron semillas en la mayoría de los fragmentos. El modelo seleccionado mostró dos tendencias: un aumento en la R_0 en los fragmentos mayores a 40 m^2 , pero con suelos someros ($<10 \text{ cm}$) y un ligero incremento en el número de semillas en los suelos profundos (P_f : $P < 0.001$; $\ln A$: $P < 0.001$; $\ln^2 A$: $P < 0.001$; $\ln A \times P_f$: $P < 0.001$; $R^2 = 0.89337$; fig. 11). Cabe resaltar que este patrón se asemeja al obtenido para la probabilidad de

germinación, en cuanto a que el mejor desempeño se encuentra en los extremos de las variables ambientales.

Las plantas de *Thymophylla* solamente produjeron semillas en los fragmentos mayores a 1 m² o que tuvieron una profundidad de suelo menor a 8 cm ($\ln^2 A$, $P < 0.001$). La interacción entre el tamaño y la profundidad del suelo también fue significativa ($\ln^2 A \times P_f$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.6695$) (fig. 12).

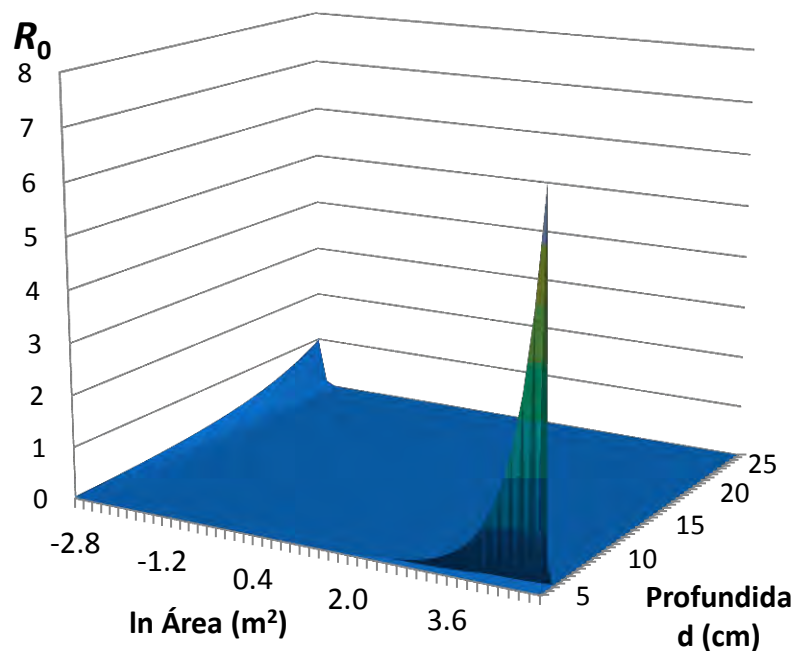


Figura 11. Relación entre la tasa reproductiva neta de *Muhlenbergia* con el área del fragmento y la profundidad del suelo.

Las plantas de *Tridax* sólo produjeron semillas en dos fragmentos. El término cuadrático del tamaño A del fragmento fue significativo ($\ln^2 A$: $P = 0.003$, $R^2=0.3891$; fig. 13). Lo anterior sugiere que el cambio de la R_0 se explica mejor por

una curva y, por lo tanto, un aumento del tamaño no implica un comportamiento proporcional de la tasa reproductiva neta.

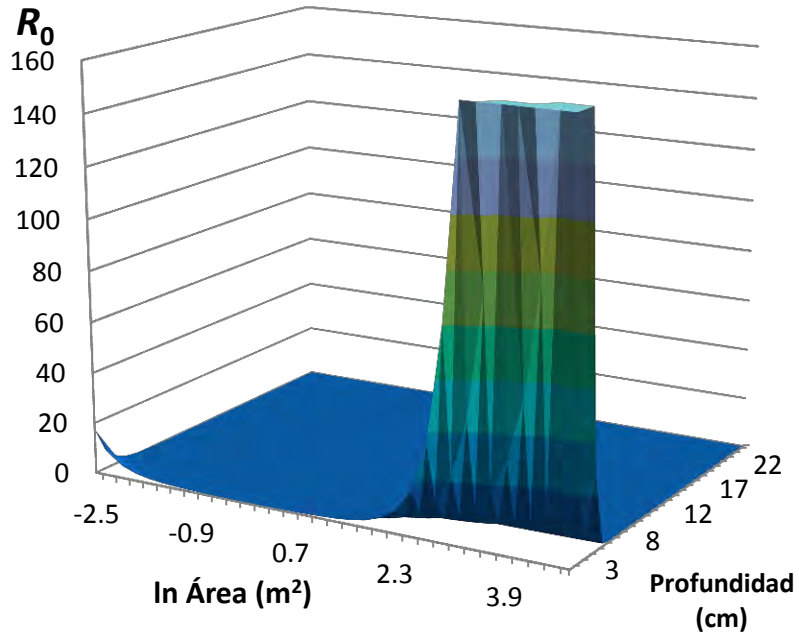


Figura 12. Relación entre la tasa reproductiva neta de *Thymophylla* con el área del fragmento y la profundidad del suelo.

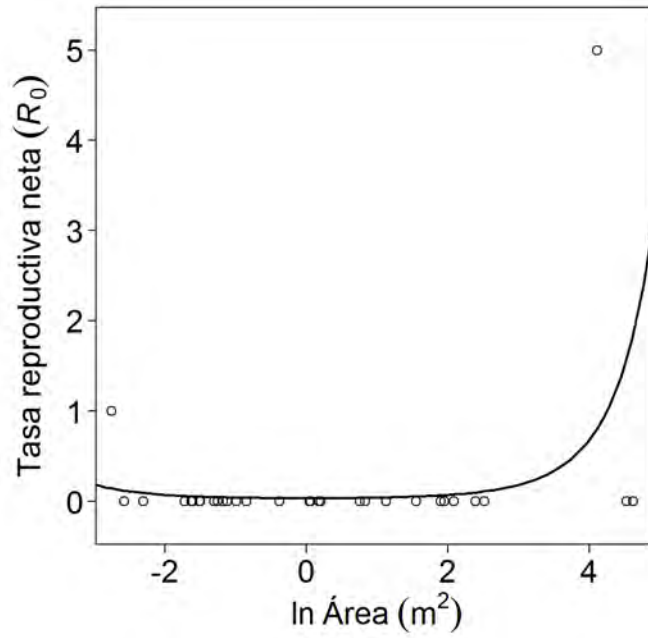


Figura 13. Relación entre la tasa reproductiva neta de *Tridax* con el área del fragmento.

A manera de resumen, el cuadro 3 sintetiza la información derivada de todos los análisis.

Cuadro 3. Resumen de los resultados obtenidos por especie para cada una de las hipótesis y sus predicciones. Los espacios vacíos indican que no se encontró evidencia para esa predicción. Los puntos indican evidencia que apoya la hipótesis, y los rombos indican efectos significativos pero no las tendencias esperadas de acuerdo con la hipótesis.

			Especie ¹										
			<i>Aa</i>	<i>Cd</i>	<i>Fp</i>	<i>Hp</i>	<i>Mp</i>	<i>Pn</i>	<i>Sp</i>	<i>Se</i>	<i>Tm</i>	<i>Ta</i>	<i>Tc</i>
Limitación general	Predicción 1	La probabilidad de presencia aumenta con el tamaño.	•		•	•	•			•	•	•	•
	Predicción 2	La probabilidad de presencia decrece con el aislamiento.											
	Predicción 3	La densidad de semillas disminuye con el aislamiento.											◊
Limitación por semillas (dispersión)	Predicción 4	La densidad de semillas aumenta con el tamaño.				•						•	•
	Predicción 5	La probabilidad de germinación se incrementa con el tamaño.					•◊						
	Predicción 6	La R_0 aumenta con el tamaño del fragmento.					•					•	•

1. *Aa*=*Aristida adscencionis*; *Cd*=*Crusea diversifolia*; *Fp*=*Florestina pedata*; *Hp*=*Heterosperma pinnatum*; *Mp*=*Muhlenbergia peruviana*; *Pn*=*Plantago nivea*; *Sp*=*Sanvitalia procumbens*; *Se*=*Stevia ephemera*; *Tm*=*Tagetes micrantha*; *Ta*= *Thymophylla aurantiaca*; *Tc*=*Tridax coronopifolia*

Discusión

El análisis basado en la probabilidad de presencia sugiere que la magnitud de la limitación por micrositios (LM) y por semillas (LS) se incrementó con la reducción del tamaño del fragmento en la mayoría de las especies (8 de 11). De manera general no hubo evidencia de que la fragmentación determine la LS a través de la distancia; sin embargo, los efectos de la LM sí fueron menores en los fragmentos más grandes. También encontré que se pueden presentar diferentes tendencias a las esperadas por la teoría en las respuestas de las especies a la pérdida de hábitat y cambios en la configuración. Dicha variación posiblemente se deba a la interacción entre algunas de las variables que medimos, como el área del fragmento y la profundidad del suelo, con otras que no fueron consideradas como la temperatura o las interacciones bióticas.

Aislamiento y limitación por semillas

A partir de los resultados obtenidos de los modelos para evaluar la LS, es posible decir que las características del vecindario en un radio de 5 m tienen poca influencia sobre la probabilidad de encontrar a las especies de este estudio. Lo mismo se puede decir para la densidad de semillas. Lo anterior sugiere: 1) que la evaluación del aislamiento utilizando 5 m puede no ser la adecuada; o 2) que efectivamente la conectividad funcional de estas especies no se ha visto limitada por la pérdida de suelo a esta escala.

Si bien mis resultados me indican que no hay un efecto de la configuración espacial en 5 m en los alrededores; en otros sistemas se ha encontrado que el aislamiento no es un factor importante cuando la proporción de fragmentos pequeños es mayor, como sucede en nuestro sitio de estudio. De acuerdo con Ewers y Didham (2006), lo anterior implica una mayor conectividad estructural entre los fragmentos.

Posiblemente algunas de las especies estudiadas puedan estar actuando como una metapoblación, y encontrarse en diferentes fragmentos del sistema gracias a que los fragmentos pequeños dispersos sobre la roca sirvan como puentes (*stepping stones*) que conectan con los fragmentos de mayor tamaño.

El movimiento de semillas por agua puede ser otro factor que explique la ausencia de correlación entre aislamiento y LS. Montes y López (2005) encontraron que en esta parte de la Mixteca Alta el flujo laminar de agua es un proceso importante, que se favorece por la ausencia de suelo y la orografía. Ya que nuestro sitio presenta una pendiente desprovista de suelo, el flujo laminar podría ser importante. Posiblemente durante la época de lluvias la dispersión secundaria de semillas a través del flujo de agua (Thompson *et al.*, 2014) permita que estas especies alcancen a llegar a la mayoría de los fragmentos.

Otra razón por la cual puede no haber un efecto del aislamiento en nuestros resultados es la escala a la que se realizó el estudio. Pinto y MacDougall (2010), encontraron que la limitación por dispersión dependió fuertemente de la escala. En dicho trabajo sólo se encontró evidencia de limitación por dispersión considerando

distancias mayores a 100 m, mientras que en distancias menores a 30 m la distribución de las plantas fue determinada por variables ambientales. Tal vez para las especies de este pastizal la limitación por dispersión sea más importante a partir de distancias mayores a las utilizadas durante este estudio.

De acuerdo con Soons *et al.* (2005), la capacidad de dispersión de especies vegetales puede ser evaluada a través de la caracterización de la distribución de la lluvia de semillas. Considero que para las especies de este trabajo se podría realizar dicha evaluación con el fin de identificar las distancias a partir de las cuales se pueda reconocer un efecto relacionado con el aislamiento.

Solamente en *Tridax* el aislamiento tuvo un efecto significativo sobre la LS, el cual, junto con el tamaño, afectó la densidad de semillas. Sin embargo, el patrón asociado al aislamiento en esta especie fue el opuesto al esperado por nuestra hipótesis, es decir, la densidad fue mayor en los fragmentos más aislados. Esto parece incongruente con lo propuesto si no tomamos en cuenta el tamaño del fragmento, el cual también tuvo un efecto en la densidad de semillas presentes. Una razón por la que hay más semillas de *Tridax* en fragmentos con estas características puede relacionarse con una mayor cantidad o calidad de los micrositios, lo que se revisará adelante.

En general, las semillas de todas las especies (con excepción de *Crusea* y *Muhlenbergia*) germinaron en la mayoría de los fragmentos; lo anterior me lleva a pensar que existen micrositios disponibles que no lograron ser ocupados. Esto sugiere que el tipo de LS que posiblemente está afectando a estas especies sea de

tipo “fuente” *sensu* Clark *et al.* (2007) y no por dispersión. Lo que significa que la ausencia de estas especies puede ser ocasionada porque no se produjeron semillas suficientes para ocupar todos estos micrositios. Lo anterior es congruente con la ausencia de un efecto del aislamiento, lo que implica que las semillas sí están llegando a los diferentes fragmentos, pero en cantidades insuficientes.

Limitación por micrositios

De las 11 especies analizadas, sólo en cuatro se encontró evidencia a partir del experimento de adición de semillas que sugiere que el grado de limitación por micrositios se encuentra relacionado con el tamaño del fragmento en donde se desarrollan. Además, los resultados indican que la LM puede no estar actuando con la misma intensidad a lo largo del ciclo de vida de estas plantas.

Aunque se reconoce que la etapa entre la semilla y la plántula es una muy importante (Schupp, 1995), en general no encontré efectos del tamaño del fragmento o la profundidad del suelo sobre la germinación, posiblemente debido a que las condiciones en esa etapa del ciclo de vida no son tan estresantes como en etapas posteriores. La germinación suele ocurrir durante periodos de lluvias abundantes, y durante ellos la disponibilidad de agua es alta para todos los fragmentos independientemente de sus características. Además, durante estos periodos la insolación se ve reducida, lo cual también reduce la pérdida de agua por evapotranspiración, aminorando el estrés hídrico en los fragmentos con suelos someros (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). No sería sino hasta más adelante,

cuando las lluvias llegan a escasear, que las diferencias entre distintos fragmentos se volverían evidentes. Martínez-López (2014), encontró en el mismo sitio de estudio pocas evidencias de estrés ambiental durante la germinación y el establecimiento, aunque sí en individuos más desarrollados. De manera similar García-Meza y Martorell (2016), mencionan que en este sistema la supervivencia de las plantas puede ser más importante que la germinación.

En este estudio, sólo en *Muhlenbergia* encontré una relación entre el tamaño del fragmento y la probabilidad de germinación (fig. 10). Los fragmentos más pequeños y más grandes obtuvieron los valores más altos de germinación de esta especie. Cabe mencionar que *Muhlenbergia*, en comparación con las demás especies, tuvo una germinación baja. Esta característica puede estar relacionada con una alta especificidad en sus requerimientos para germinar y por lo tanto, una mayor susceptibilidad a la pérdida de suelo en comparación con las especies que tuvieron un mejor desempeño en esta etapa.

Una causa del comportamiento inusual de *Muhlenbergia* puede ser que los fragmentos más pequeños y más grandes poseen características que pueden disminuir el efecto del estrés ocasionado por la fragmentación. Los fragmentos pequeños presentaron una mayor variabilidad en la profundidad del suelo, en comparación con los fragmentos de más de 60 m² (fig. 3). En algunos fragmentos pequeños las condiciones limitantes podrían verse compensadas por una mayor profundidad del suelo, manteniendo una mayor disponibilidad de agua, nutrimentos o manteniendo la temperatura (Nobel, 1989; Villarreal-Barajas y

Martorell, 2009). Esta última puede ser particularmente importante durante el establecimiento, ya que se ha visto que las altas temperaturas pueden afectar el desarrollo de las raíces (Nobel, 1989). Por otro lado, en los fragmentos grandes, a pesar de no tener mucho suelo (<15 cm), una mayor probabilidad de encontrar plantas facilitadoras que mejoren la calidad de los micrositos (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009) y una mayor retención del agua debido al tamaño pueden explicar este resultado.

Es importante resaltar el hecho de que no todos los individuos de estas especies lograron completar su ciclo de vida en los sitios donde germinaron. Lo anterior puede ser evidencia de que los requerimientos ambientales (micrositios) cambian a través de las diferentes etapas del ciclo. Schupp (1995) menciona que las condiciones que aumentan la supervivencia de las semillas pueden disminuir la de las plántulas; lo que origina un conflicto entre dichas etapas. En el caso de las especies bajo estudio, el conflicto puede ocurrir entre las etapas iniciales del ciclo y las últimas. Ya que las condiciones que permiten la germinación y el desarrollo de las plántulas tal vez no permiten la supervivencia de los individuos y la reproducción. La ausencia de dichas condiciones podría estar relacionada con el cambio asociado a la pérdida de hábitat y a la interacción con la matriz (roca expuesta).

Si se consideran las demás variables, el desempeño fue pobre en los fragmentos con un área menor en algunas especies. Esta diferencia en el desempeño podría explicar por qué la probabilidad de encontrar a estas especies

aumenta en función del tamaño (fig. 6). La densidad máxima de semillas de *Heterosperma*, *Thymophylla* y *Tridax*, así como una mayor R_0 en *Muhlenbergia*, *Thymophylla* y *Tridax*, se alcanzaron en los fragmentos de mayor tamaño, lo que es congruente con nuestra hipótesis. La mayor calidad de los micrositios en los fragmentos grandes puede explicarse ya sea por una mayor cantidad de nutrientes, mayor retención de la humedad, más vegetación asociada que pueda reducir el estrés ambiental, o más espacio (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009).

Relación entre la tasa reproductiva neta y las características del fragmento

Para la mayoría de las especies no se encontró una relación entre la tasa reproductiva neta y las propiedades del fragmento. Sin embargo, de manera general se observó que en promedio la tasa reproductiva fue baja (fig. 5). Estos resultados se pudieron ver afectados por el retraso de las lluvias; ya que durante la colecta de las semillas varias de éstas aún no se habían desarrollado y no fue posible contarlas.

Los cambios en la R_0 en estas especies tal vez se expliquen por otros factores que no consideramos, y que puedan estar relacionados con las propiedades de los fragmentos. Por ejemplo, Kolb (2008) encontró un efecto negativo de la fragmentación de las poblaciones de una hierba sobre la interacción con sus polinizadores. Ya que el número de visitas de los polinizadores disminuyó con el tamaño poblacional.

En los casos de *Muhlenbergia* y *Thymophylla* el aumento de la tasa reproductiva neta en fragmentos aparentemente perjudiciales para el desempeño (fragmentos pequeños o con suelos delgados) puede explicarse por la relación que existe entre el tamaño del fragmento y la profundidad del suelo (fig. 3). El hecho de que estos fragmentos tengan al menos una propiedad positiva, puede estar compensando las consecuencias negativas de otras características. Por lo tanto es posible que lo anterior constituya un factor que explique por qué estas especies se encuentran presentes en sitios que parecen inadecuados.

CONCLUSIONES

La mayoría de las especies analizadas en este estudio se vieron afectadas negativamente por la reducción de la cantidad de hábitat (tamaño del fragmento) causada por la erosión del suelo. La evidencia señala que, para explicar este patrón, la limitación por micrositios tiene un mayor peso que la LS relacionada con el aumento en el aislamiento debido al cambio en la configuración espacial, al menos en la escala abordada en este trabajo. Sin embargo, el mal desempeño ocasionado por la limitación por micrositios puede estar provocando un incremento en la limitación por fuente, dando origen a un sistema retroalimentado que explique la ausencia de especies en ciertos fragmentos.

Literatura citada

- Farina A. (2007). *Principles and Methods of Landscape Ecology*. Springer. Holanda.
- Begon M., Townsend C. R. y Harper J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Estados Unidos.
- Bewley J. D. (1997). Seed Germination and dormancy. *The plant cell*, 9, 1055-1066.
- Boesewinkel F.D. y Bouman F. (1984). The Seed: Structure. En Johri B. M. (ed.). *Embryology of Angiosperms*. Pp. 567-610. Springer-Verlag. Alemania.
- Boyd, N. y Acker, R. Van. (2004). Seed and microsite limitations to emergence of four annual weed species Seed and microsite limitations to emergence of four annual weed species, *Weed Science* 52(4), 571-577.
- Calviño-Cancela, M. (2007). Seed and microsite limitations of recruitment and the impacts of post-dispersal seed predation at the within population level. *Plant Ecology*, 192(1), 35-44. <http://doi.org/10.1007/s11258-006-9223-3>
- Clark, C. J. Poulsen, J.R. Levey, D. J. y Osenberg, C. W. (2007). Are Plant Populations Seed Limited ? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. *The American Naturalist*, 170(1), 128-142.
- Collinge, S. K. (1996). Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning*, 36(1), 59-77. [http://doi.org/10.1016/S0169-2046\(96\)00341-6](http://doi.org/10.1016/S0169-2046(96)00341-6)
- Cruz-Cisneros, R. y Rzedowski J. (1980). Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 22: 19-84.
- Dunn P. K. (2014). tweedie: Tweedie exponential family models. R package version 2.2.1.
- Eriksson, O. y Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, 91(3), 360-364. <http://doi.org/10.1007/BF00317624>
- Ewers, R. M. y Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 117-142. <http://doi.org/10.1017/S1464793105006949>

Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61(3), 603–610.
<http://doi.org/10.2307/3802168>

Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annual Review of Ecology, *Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

Fischer, J., y Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 265–280.
<http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00287.x>

Forman R. T. T. y Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. Wiley. Estados Unidos.

García-Fayos, P. y Gasque, M. (2006). Seed vs. microsite limitation for seedling emergence in the perennial grass *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Acta Oecologica*, 30(2), 276–282. <http://doi.org/10.1016/j.actao.2006.05.003>

García-Meza, D., y Martorell, C. (2016). A trade off in the absolute magnitudes of seed and microsite limitations and their effects on population regulation. *Oikos* 125(3), 308–314. <http://doi.org/10.1111/oik.02815>

Guerrero-Arenas, R., Hidalgo E. y Santiago Romero, H. (2010). La Transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta Oaxaqueña desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno. *Ciencia Y Mar*, 14(40), 61–68.

Gustafson, E. J. y Parker, G. R. (1994). Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning*, 29(2-3), 117–130.
[http://doi.org/10.1016/0169-2046\(94\)90022-1](http://doi.org/10.1016/0169-2046(94)90022-1)

Heinken, T. y Weber, E. (2013). Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(4), 205–216. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.05.003>

Kolb, A. (2008). Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation*, 141, 2540–2549. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.015>

Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. y Chave, J. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 575–604.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428>

Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects of fitness of plant populations - A review. *Journal for Nature Conservation*, 12, 53–72.
<http://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.07.002>

Ludwig, J. A., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Tongway, D. J., e Imeson, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86(2), 288–297.
<http://doi.org/10.1890/03-0569>

Martorell, Carlos, Almanza-Celis, Citlali A.I., Pérez-García, Eduardo A., y Sánchez-Ken, Jorge G. (2015). Co-existence in a species-rich grassland : competition , facilitation and niche structure over a soil depth gradient. *Journal of Vegetation Science*, 1–12. <http://doi.org/10.1111/jvs.12283>

Martínez López, M. (2014). Efecto del tamaño de la semilla sobre la tolerancia al estrés hídrico en hierbas de un pastizal semiárido. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

McGarigal K., Cushman S. A. y Ene E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site:
<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>

Montes Cruz, P., y López Blanco, J. (2005). Cartografía geomorfológica analítica de la porción norte de la Mixteca Alta, Oaxaca, México. Anais Do X Encontro de Geógrafos Da América Latina, 9704–9722.

Münzbergová, Z., y Herben, T. (2005). Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia*, 145(1), 1–8. <http://doi.org/10.1007/s00442-005-0052-1>

Murphy, H. T. y Lovett-Doust, J. (2004). Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: Does the matrix matter? *Oikos*, 105(1), 3–14. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12754.x>





Nobel, P. S. (1989). Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths - consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, 76(10), 1486–1492.
<http://doi.org/10.2307/2444436>

- Pinto, S. M. y MacDougall, A. S. (2010). Dispersal limitation and environmental structure interact to restrict the occupation of optimal habitat. *The American Naturalist*, 175(6), 675–86. <http://doi.org/10.1086/652467>
- Portnoy, S., y Willson, M. F. (1993). Seed dispersal curves: behavior of the tails of the distribution. *Evolutionary Ecology*, 7, 25–44. <http://doi.org/10.1007/BF01237733>
- Primack, R. B. y Miao, S. L. (1992). Dispersal Can Limit Local Plant Distribution. *Conservation Biology*, 6(4), 513–519. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06040513.x>
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-Seedling Conflicts, Habitat choice, and patters of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82(3), 399–409.
- Soons, M. B., Messelink, J. H., Jongejans, E. y Heil, G. W. (2005). Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs. *Journal of Ecology* (93), 1214–1225. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01064.x>
- Thompson, S. E., Assouline, S., Chen, L., Trahktenbrot, A., Svoray, T. y Katul, G. G. (2014). Secondary dispersal driven by overland flow in drylands: Review and mechanistic model development. *Movement Ecology*, 2(1), 7. <http://doi.org/10.1186/2051-3933-2-7>
- Uezu, A., Metzger, J. P. y Vielliard, J. M. E. (2005). Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*, 123(4), 507–519. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.001>
- Villarreal-Barajas, T. y Martorell, C. (2009). Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science*, 20(2005), 1027–1040. <http://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01101.x>

Wu, J. y J. L. Vankat. (1995). Island biogeography: theory and applications. En: W. A. Nierenberg (ed.), *Encyclopedia of Environmental Biology*. Vol. 2. pp.371-379, Academic Press, San Diego.

Young, A., Boyle, T. y Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* (10), 413-418.
[http://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](http://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)

Apéndice 1. Especies utilizadas a lo largo del estudio.

Especie (Familia)	Descripción general	Tipo de dispersión	Tipo de hábitat
 <p><i>Aristida adscensionis</i> (Poaceae)</p>	<p>Plantas anuales de 10 a 80 cm Tallo: Erectos o decumbentes. Inflorescencia: Panícula de 10 a 30 cm. Flor: Bisexual Fruto: Cariopsis (aquenio) presenta tres aristas.</p>	<p>Puede transportarse a través de animales con ayuda de las aristas. También pueden acumularse y rodar.</p>	<p>Sitios perturbados y abiertos de áreas secas; orillas de caminos; pendientes áridas; suelos arenosos</p>
 <p><i>Crusea diversifolia</i> (Rubiaceae)</p>	<p>Hierbas anuales erectas de 2 a 3 cm. Hojas: Opuestas con estípulas. Inflorescencia: En cabezuelas terminales de hasta 10 cm de ancho con 3-40 flores, y con cabezuelas más pequeñas y sésiles o pedunculadas; o flores solitarias en axilas subterminales Flor: Corola blanca con forma de trompeta lobulada. Fruto: Coco obcónicos, glabro o hirsuto.</p>	<p>Debido a su forma y a la ausencia de estructuras que faciliten la dispersión, esta planta posiblemente se dispersa por gravedad.</p>	<p>Se puede encontrar en pastizales o campos rocosos; en las orillas de los caminos o ríos; y bosques de pino-encino. 1600-2700 m</p>
 <p><i>Florestina pedata</i> (Asteraceae)</p>	<p>Hierbas erectas de 20 a 60 cm; Hojas: 3-5 Pedatas-palmatífidas; las hojas proximales a veces simples, pecioladas y triangulares a ovadas. Inflorescencia: Conjuntos compuestos de capítulos. Flor: Arregladas en un disco; infundibuliforme. Blanquecinas. Fruto: Cipsela, media o densamente setosa. Presenta vilano escuamoso</p>	<p>Es posible que esta especie se disperse por aire debido a la presencia del vilano.</p>	<p>Sitios perturbados; matorral espinoso; bosque tropical caducifolio 500-1200 m</p>
 <p><i>Heterosperma pinnatum</i> (Asteraceae)</p>	<p>Hierbas anuales de 10 a 50 cm Tallo: Estriado, y muy ramificado Hojas: Pinnatisectas en 3 a 7 lóbulos. Inflorescencia: Conjunto de capítulos. Los capítulos con 6 a 23 flores Flor: Las flores de los rayos (1-4) amarillo pálido, ovados. Las flores del disco (5-12) presentan corola amarilla. Fruto: Cipsela negra o café obscura; el rostro puede estar tuberculado o setoso. La cipsela de los rayos bastante cóncava.</p>	<p>De acuerdo con [4], esta especie es capaz de producir semillas que se dispersan a través de animales gracias a sus aristas; o pueden permanecer en un sitio si producen semillas sin éstas.</p>	<p>Pastizales; bosques de pino-encino; orillas de caminos y ríos; pendientes de volcanes. 900-3600 m</p>

	<p><i>Muhlenbergia peruviana</i> (Poaceae)</p>	<p>Hierba anual; culmos solitarios o cespitosos de 3-27 cm. Inflorescencia: Panículo exerto. Las espículas contienen un fóscolo fértil. Flor: Presenta dos lodículos; cuneada y carnosa. Fruto: Cariopsis con pericarpo adherente, fusiforme; hilo lineal y largo.</p>	<p>El tamaño de las cariopsis, así como su peso podrían y el hilo alargado, pueden estar ayudando a esta especie a dispersarse por viento.</p>	<p>Praderas; afloramientos rocosos; arenales, pendientes rocosas, caminos; asociaciones de bosques de pino 2000-4600 m</p>
	<p><i>Plantago nívea</i> (Plantaginaceae)</p>	<p>Hierbas perenes Hojas: En rosetas basales; lineales y erectas. Inflorescencias: Cónicas a espigas capitadas. Flor: Bilobada, ovados, con una mácula marrón en la base del lobo. Semillas: 2, naviculares</p>	<p>Debido al tamaño, forma y peso, probablemente esta especie no se disperse por viento.</p>	<p>Praderas de pino-encino en pendientes rocosas; bosques de pino-encino. 4000 m</p>
	<p><i>Sanvitalia procumbens</i> (Asteraceae)</p>	<p>Hierbas anuales de 5 a 25 cm. Tallo: Ramificado desde la base decumbente a postrado, hirsuto. Inflorescencia: Capítulo Flores: Flores de los rayos (8-13). Flores del disco (20-60) Fruto: Cipsela heteromórfica. Cipsela del rayo: Presenta aristas; Cipsela del disco (dimórfica): Disco exterior (2 mm): obcónica, subcuadrada, epaposa o con presencia de aristas. Disco interior (3.5-4 mm): Comprimida, presencia de alas que se prologan más allá del cuerpo del fruto; o epaposa.</p>	<p>La presencia de aristas en las flores liguladas puede favorecer la dispersión a través de animales. En las flores del disco es posible que la dispersión por aire sea favorecida, ya que presentan alas.</p>	<p>Áreas perturbadas; bosques caducifolios, campos, orillas de caminos, pendientes rocosas.</p>
	<p><i>Stevia ephemera</i> (Asteraceae)</p>	<p>Hierba anual de hasta 25 cm. Tallo: Erecto, presenta pelos Hojas: Opuestas, margen con dientes redondeados. Inflorescencia: Formada por 5 pequeñas flores sésiles dispuestas sobre un receptáculo plano que no presenta brácteas Flor: Bisexuales, color violeta, o rojo-púrpura. Fruto y semilla: Aquenio (prismático), con pelillos, mide aproximadamente 3 mm de largo; Vilano con 2 ó 3 aristas y de 2 a 4 pequeñas escamas. Uno de los 5 aquenios de cada cabezuela se</p>	<p>Es posible que esta especie se disperse por aire debido a la presencia del vilano. Las aristas podrían ayudarle a dispersarse a través de animales.</p>	<p>Pendientes rocosas y orillas de cultivos.</p>



Tagetes micrantha
(Asteraceae)

encuentra desprovisto de aristas y solo presenta escamas.

Hierba erecta anual de 5 hasta 50 cm.
Tallo: Ramificado
Hojas: Opuestas, pinnadas o simples, lineales o filiformes.
Inflorescencia: Cabezuela, pedúnculo de 15 a 40 mm.
Flor: Flores liguladas blancas.
Flores del disco amarillas, glabras.
Fruto: Aquenio lineares de 4 a 7 mm de largo; puberulentos; presenta vilano y 2 a 3 escamas en forma de aristas de 2 a 4 mm.

Es posible que esta especie se disperse por aire debido a la presencia del vilano. Las aristas podrían ayudarle a dispersarse a través de animales.

Vegetación secundaria de bosques de pino-encino y selva baja; orillas de caminos y parcelas; pastizales y matorrales.



Thymophylla aurantiaca
(Asteraceae)

Hierba perenne de hasta 20 cm de alto.
Tallo: grueso y leñoso
Hojas: Alternas, divididas entre 5 a 7 segmentos, alargados y carnosos. Presentan glándulas.
Inflorescencia: Compuesta de cabezuelas.
Flor: Liguladas (6), periféricas, femeninas, amarillas. Del disco (40 a 60), hermafroditas, amarillas.
Fruto: Aquenio acostillado, presenta vilano y aristas.

Es posible que esta especie se disperse por aire debido a la presencia del vilano. Las aristas podrían ayudarle a dispersarse a través de animales.

Suelos rocosos en zonas altas.



Tridax coronopifolia
(Asteraceae)

Hierbas perennes, pequeñas de 10 a 40 cm.
Tallo: Procumbente a decumbente; estriado, hirsuto.
Hojas: De simples a pinatífidas, o palmitífidas, pecioladas, pilosas a hirsutas.
Inflorescencia: Capitulescencia compuesta de un capítulo largamente pedunculado.
Flor: Sin flores del rayo. Flores del margen (c. 8) pistiladas o bisexuales; corola amarilla o blanca, exerta o elongada. Flores del disco: (30-+60) Corola infundibuliforme, amarilla.
Fruto: Cipsela estrigosa a serícea. Vilano más corto o más largo que la cipsela; compuesto de 16 a 20 cerdas lineales-lanceoladas plumosa-ciliadas

Debido a la presencia del vilano y las características de las cerdas que lo componen es probable que esta especie se distribuya principalmente por viento.

Frecuente en parcelas de maíz y avena, a orillas de caminos y zanjas, en pastizales y matorrales.

Referencias

- [1] Clayton, W.D., Vorontsova, M.S., Harman, K.T. and Williamson, H. (2006 en adelante). GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [acceso 23 mayo de 2016; 17:09]
- [2] CONABIO, disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>
- [3] Kelly W. A. 2003. *Aristida*, publicado en Barkworth *et al.* (eds.), *Flora of North America* vol. 25, visto en <http://herbarium.usu.edu/webmanual> el 25 de mayo del 2016
- [4] Martorell C. y Martínez-López M. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjust its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos* 123:225-231.
- [5] Peterson M. P. 2003. *Muhlenbergia*, publicado en Barkworth *et al.* (eds.), *Flora of North America* vol. 25, visto en <http://herbarium.usu.edu/webmanual> el 25 de mayo del 2016.
- [6] Proyecto Flora Mesoamericana. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Project/FM>.