



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto del estrés y el disturbio sobre la distribución de
especies herbáceas del pastizal semiárido de Concepción
Buenavista, Oaxaca, México: Los límites del triángulo de
Grime.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

FERNANDO PEDRAZA PÉREZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
2016

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Pedraza
Pérez
Fernando
56068668
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
412017038

2. Datos del tutor

Dr.
Carlos
Martorell
Delgado

3. Datos del sinodal 1

M en C
Irene
Pisanty
Baruch

4. Datos del sinodal 2

Dr
Eduardo
Morales
Guillaumin

5. Datos del sinodal 3

Dr
Horacio Armando
Paz
Hernández

6. Datos del sinodal 4

Biol
Erick
García
Morales

7. Datos del trabajo escrito

Efecto del estrés y el disturbio sobre la distribución de especies herbáceas del pastizal semiárido de Concepción Buenavista, Oaxaca, México: Los límites del triángulo de Grime.

66 p
2016

Agradecimientos

Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de esta tesis.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por el apoyo otorgado al proyecto IN220514 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado.

A mis sinodales por sus invaluable comentarios y correcciones: M. en C. Irene Pisanty Baruch, Dr. Eduardo Morales Guillaumin, Dr. Horacio Armando Paz Hernández y Biol. Erick García Morales.

A Marco Antonio Romero Romero por el apoyo técnico en relación al equipo de cómputo que me proporcionó.

Agradecimientos personales

Gracias al Dr. Carlos Martorell por su ejemplar dirección de este proyecto. Eres un científico en toda la extensión de la palabra. Tu rigurosidad, creatividad y habilidad crítica me han dado un nuevo entendimiento de la ciencia y la ecología. Concluyo este proyecto contagiado por tu entusiasmo por la investigación científica, convencido de que mi desarrollo no hubiese sido posible sin tu acertada dirección.

Gracias a mis amigos y compañeros que me ayudaron en el trabajo de campo: Alejandra Martínez, Verónica Zepeda, Fernanda Herce, Diego García y Carlos Martorell. Sin su apoyo, enseñanzas, entusiasmo y risas este trabajo no se hubiese podido realizar.

Gracias a las autoridades de Concepción Buenavista por permitirnos realizar este trabajo y por las facilidades que nos proporcionan.

Muchísimas gracias a Nona por hacer nuestras estancias en Concepción infinitamente más placenteras y gratificantes.

Muchas gracias a mis amigos de la facultad por todo su apoyo.

Gracias Claus por tu amor y cariño, nunca habrá palabras suficientes para agradecer todo lo que me has dado.

Gracias a mi familia, Leonor, Gustavo y Joav, por su apoyo y amor. Gracias por enseñarme a siempre dar todo de mi y a afrontar cualquier reto con la determinación necesaria para superarlo. Siempre serán una inspiración para mi.

Índice

1. Abstract.....	6
2. Resumen.....	7
3. Introducción.....	8
3.1 Las estrategias adaptativas de Grime.....	8
3.2 ¿Una cuarta esquina?.....	13
3.3 Objetivos.....	16
3.4 Hipótesis y predicciones.....	17
4. Método.....	18
4.1 Descripción del sitio de estudio.....	18
4.2 Métodos de campo.....	19
4.3 Historia de vida y atributos.....	22
4.4 Análisis estadísticos.....	24
4.4.1 Índice de disturbio.....	24
4.4.2 Relación entre abundancia, estrés y disturbio.....	24
4.4.3 Frontera estocástica, correlación y homogeneidad.....	26
4.4.4 Relación entre estrés, disturbio y atributos funcionales.....	27
5. Resultados.....	28
5.1 Puntos de máxima abundancia por especie.....	28
5.2 La cuarta esquina del triángulo.....	31
5.3 Historia de vida y atributos funcionales.....	32
6. Discusión.....	38
6.1 Métodos para la asignación de las especies a una estrategia.....	38
6.2 La teoría: predicciones y contradicciones.....	41
6.3 Historia de vida y atributos funcionales.....	44
6.4 Las estrategias adaptativas.....	50
7. Conclusiones.....	52
8. Anexos.....	54
8.1 Anexo I.....	54
8.2 Anexo II.....	55
9. Literatura Citada.....	58

1. Abstract

Grime's primary strategies theory states that both stress and disturbance have over the course of time, partitioned world vegetation into three distinct strategies: competitors, ruderals and stress-tolerants. As a result, these strategies have certain physiological and morphological tradeoffs that characterize them. Grime states that a stress-disturbance threshold exists that limits plant distribution. Though widely accepted, Grime's theory has not been sufficiently tested. This study utilized an allocation method based on the direct measurement of stress and disturbance, to infer the conditions that entail the maximum abundances of 50 herbaceous species. At least one species was incompatible with Grime's strategy framework, due to its capability of tolerating maximum intensities of stress and moderate levels of disturbance. Moreover, no stress-disturbance limit was found for the studied species. Some of the theory's predictions were inline with observed patterns for life histories and functional attributes. Annuals tolerated less stressful conditions than perennials, water storage organs had a positive effect on stress tolerance and meristem position had an effect on both stress and disturbance tolerance. Contrary to what was expected, seed mass was negatively affected by stress intensity. Given these findings, Grime's theory cannot be applied to the studied species. In addition, allocation strategies should be reevaluated in order to account for the effect of stress and disturbance *via* their direct measurement.

2. Resumen

La teoría de las estrategias adaptativas de Grime propone que el estrés y el disturbio han provocado la diferenciación de la vegetación en tres estrategias primarias: competidoras, ruderales y tolerantes al estrés. Las estrategias tienen asociadas una serie de disyuntivas fisiológicas y morfológicas. Así mismo, se sostiene que existe un límite de estrés y disturbio que restringe la distribución de las especies. La teoría de Grime ha carecido de estudios empíricos que pongan a prueba sus predicciones. Mediante un método de posicionamiento dentro del triángulo de Grime basado en la cuantificación directa del estrés y el disturbio, se determinaron las condiciones que propician la máxima abundancia de 50 especies de hierbas de un pastizal semiárido. Así mismo, las especies fueron clasificadas de acuerdo a una serie de atributos para poner a prueba las predicciones de las estrategias adaptativas. Se encontró al menos una especie que no puede ser asignada a una estrategia de Grime, debido a su tolerancia de estrés máximo y disturbio moderado. Así mismo, no se encontró un límite de estrés y disturbio que restrinja la distribución de las especies. Con relación a historias de vida y atributos funcionales, algunas predicciones de la teoría se cumplen para las plantas del pastizal. Las anuales toleran menos estrés que las perennes, la presencia de estructuras de almacenamiento de agua confiere mayor tolerancia al estrés y la posición de los meristemos repercute sobre la tolerancia al estrés y al disturbio en conjunto. No se encontró evidencia que apoye la noción de que conforme aumenta el estrés, aumenta el tamaño de la semillas. Dado los resultados, la teoría de Grime no se cumple para las plantas del pastizal. Así mismo, se propone que los métodos de posicionamiento dentro del triángulo de Grime se basen en la cuantificación directa del estrés y el disturbio.

3. Introducción

Durante toda su vida, las plantas se encuentran influenciadas por condiciones ambientales que determinan su supervivencia, crecimiento y reproducción. Por ende, el ambiente es capaz de dictar los sitios donde se distribuirán preferencialmente los individuos, así como los sitios que serán inhóspitos para las plantas. Dos de los factores de mayor importancia son el estrés y el disturbio, los cuales limitan la biomasa y la supervivencia de las plantas, y por lo tanto influyen en el desempeño de los individuos. Grime (1977) propone que, mediante la reducción de la competencia, ambos factores han provocado la diferenciación de las especies en tres estrategias primarias: competidoras, tolerantes al estrés y ruderales.

3.1 Las estrategias adaptativas de Grime

Grime (1977) define al estrés se define como las condiciones que restringen la producción de biomasa de la planta. Por lo tanto, la falta de luz, de agua o de nutrientes, así como las temperaturas inadecuadas son ejemplos de factores estresantes (Haferkamp 1988). Por otra parte, el disturbio lo define como cualquier evento que provoca la destrucción parcial o total de la biomasa de la planta (Grime 1977). De esta manera, eventos como incendios y sequías, así como herbivoría, pastoreo y otros eventos asociados al hombre serían considerados como disturbios (Hobbs y Huenneke 1992). Los factores pueden actuar en combinación para limitar o favorecer la acumulación de biomasa dependiendo de su intensidad. Si bien el disturbio puede propiciar condiciones estresantes, ambos factores son independientes y pueden ser cuantificados por separado (Grime 1977).

Todos los sitios del planeta presentan cierto grado de estrés y de disturbio. Sin embargo, la intensidad de dichos factores puede variar. Si imaginamos que ambos factores se pueden encontrar en sólo dos intensidades, baja y alta, obtendríamos cuatro posibles combinaciones para el tipo de factor y su nivel de intensidad. Por lo tanto podríamos decir que pueden existir hábitats donde hay mucho estrés y mucho disturbio, mucho estrés y poco disturbio, poco estrés y mucho disturbio y finalmente, poco estrés y poco disturbio.

Históricamente (Grime 1977, 2006) se ha propuesto que las plantas únicamente pueden desarrollarse en tres de las cuatro posibles combinaciones de estrés y disturbio. El sitio no apto sería aquél donde hay mucho estrés y mucho disturbio. Esto ha sido atribuido a que en sitios con altos índices de disturbio el efecto del estrés continuo impediría la recuperación rápida de la biomasa (Grime 2006). Las otras tres combinaciones se han asociado con diferentes estrategias adaptativas en las plantas. Grime (1977) propone que las plantas están adaptadas a condiciones de estrés y disturbio y por lo tanto toleran dichos factores. La teoría de las estrategias adaptativas no hace distinciones entre las formas de tolerar y evadir al estrés o al disturbio. El presente trabajo tampoco hace esas distinciones por lo que si una especie alcanza su máxima abundancia bajo ciertas condiciones de estrés o disturbio, se dice que esa especie tolera ese factor. De acuerdo con la teoría de Grime (1977) existen especies de plantas competidoras en sitios con poco estrés y poco disturbio, tolerantes al estrés en sitios con mucho estrés y poco disturbio y ruderales en sitios con poco estrés y mucho disturbio; estas tres estrategias frecuentemente se conocen como competidoras(C), ruderales (R) y tolerantes al estrés (S).

Cada estrategia presentaría características distintivas que permiten a las especies distribuirse preferencialmente en diferentes sitios de acuerdo con su grado de estrés y disturbio (Grime 1977, 2006). Así, las plantas tolerantes al estrés presentan una serie de adaptaciones fisiológicas que les permiten desarrollarse pese a las condiciones estresantes (Grime 1977, 2006). Suelen ser plantas perennes, con hojas longevas pequeñas y por lo general cuentan con estructuras que facilitan la retención de agua u otros recursos que por su escasez son la causa del estrés (Grime 1977, Hanscom & Ting 1978, Hodgson et al. 1999, Stanton et al. 2000, Mustard et al. 2003, Bornhofen et al. 2011). Las especies ruderales son capaces de tolerar el disturbio gracias a sus características distintivas: son de baja estatura, anuales y destinan una gran proporción de su producción anual a sus semillas (Grime 1977, Diaz et al. 2001, Diaz et al. 2007, Pierce et al. 2007, Mustard et al. 2003, Bornhofen et al. 2011). En ambientes con niveles bajos de estrés y disturbio las plantas son capaces de acumular grandes cantidades de biomasa, por lo que su desarrollo continúa hasta que los recursos se vuelven limitantes, es decir, hasta donde lo permite la competencia. Las especies competidoras cuentan con características que les permiten competir de mejor

manera bajo estas condiciones benignas. Suelen tener un dosel de hojas mesomórficas abundante, son plantas perennes que destinan la mayor parte de sus recursos para su crecimiento (Grime 1977). Una forma de esquematizar la teoría de Grime es mediante el uso de un triángulo (Fig. 1), donde se representan los diferentes niveles de estrés, disturbio y competencia con su respectiva estrategia adaptativa. Si bien, la competencia es un componente fundamental de la teoría de Grime, en el presente estudio se analizará exclusivamente el efecto del estrés y el disturbio sobre la distribución de especies, por lo que se modificó el triángulo original (Fig. 2). A pesar de esto, las tres estrategias primarias siguen estando presentes, solo que se definen únicamente por dos factores (estrés y disturbio). Es importante recalcar que el triángulo de Grime excluye a los sitios de elevado estrés y disturbio ya que, como se mencionó previamente, se sostiene que dichos sitios serían incapaces de albergar plantas (Grime 2006).

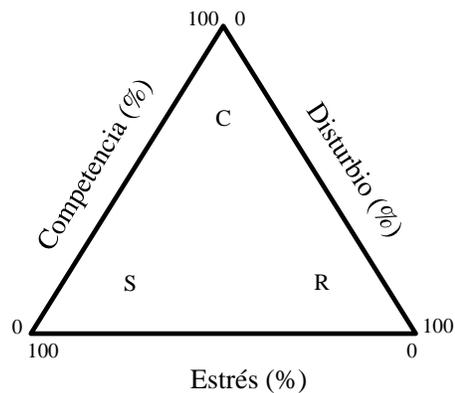


Figura 1. El triángulo de Grime. Representación gráfica de los gradientes de disturbio, estrés y competencia con su respectiva estrategia primaria: competidores (C), ruderales (R) y tolerantes al estrés (S).

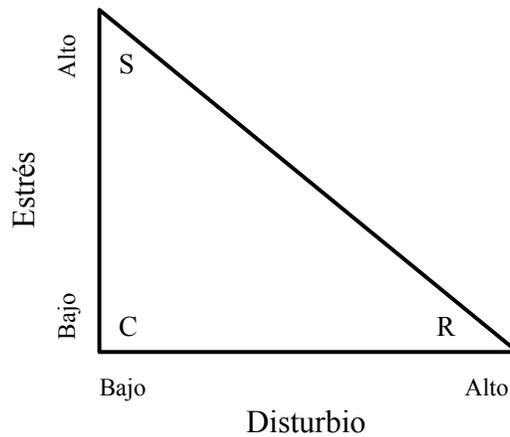


Figura 2. El triángulo de Grime modificado. Representación gráfica de los gradientes de disturbio y estrés en los hábitats con su respectiva estrategia primaria: competidores (C), ruderales (R) y tolerantes al estrés (S). De acuerdo con la teoría la zona superior derecha, con alto estrés y alto disturbio, es incapaz de albergar una estrategia primaria.

Si bien se postula la existencia de estas tres estrategias adaptativas para las plantas, se considera que son el extremo de la especialización evolutiva (Grime 1977). En realidad, en la naturaleza observaríamos especies de plantas adaptadas a intensidades intermedias de estrés y disturbio. Por lo tanto, además de las tres estrategias primarias clásicas (C, S y R), Grime (1977) reconoce la existencia de otras cuatro estrategias secundarias, las cuales son el resultado de la combinación de las primarias. Por ejemplo, una de estas estrategias secundarias es la Competidora-Ruderal (C-R), la cual representa a plantas que están adaptadas a circunstancias donde existe poco estrés y donde la competencia se ve restringida por la presencia de disturbio a una intensidad moderada, o las especies de plantas C-S-R que estarían confinadas a hábitats en donde la competencia se encuentra restringida a intensidades moderadas por los efectos combinados del estrés y el disturbio (Grime 1977). De esta manera las estrategias primarias y secundarias de las especies de plantas hacen al triángulo de Grime un espacio poblado de vértice a vértice (Fig. 3).

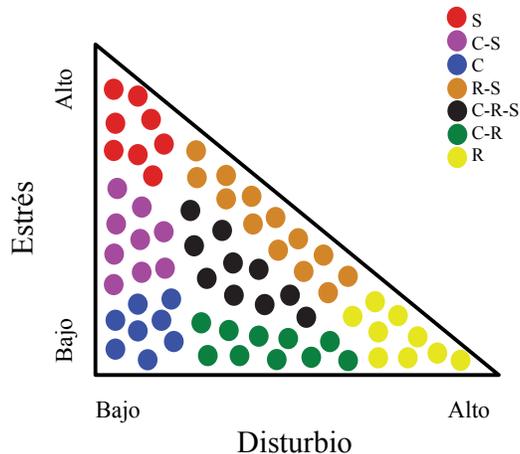


Figura 3. Estrategias primarias y secundarias de las plantas. El triángulo de Grime está ocupado en su totalidad por estrategias primarias y secundarias. Cada círculo de color representa una especie. Las especies se agrupan de acuerdo a su color, el cual indica su estrategia, ya sea primaria o secundaria (C = competidoras, R = ruderales, S = tolerantes al estrés).

Resulta sorprendente que la diversidad vegetal del planeta pueda ser reducida a únicamente tres estrategias; sin embargo, se ha reportado (Stearns 1976, Wedin et al. 1995) que las estrategias observadas en la naturaleza coinciden con las propuestas por Grime. Esto sugiere que tanto el estrés como el disturbio son importantes para limitar la distribución de las especies (Wilson & Keddy 1986, Richardson & Bond 1991, Crain et al. 2004). Se ha propuesto que la adaptación a ambientes con diferentes intensidades de competencia, estrés y el disturbio implica disyuntivas (*trade-offs*), que son dilemas evolutivos que por medio de cambios genéticos provocan un aumento en la adecuación bajo ciertas circunstancias pero la reducen bajo circunstancias diferentes (Grime 2006). De esta manera las disyuntivas de mayor importancia en el contexto de la teoría de Grime serían aquellas que involucren actividades como captura o retención de recursos, crecimiento, reproducción y defensa (Reich et al. 2003). De acuerdo con Grime (1977), el estrés y el disturbio habrían, a lo largo del tiempo, hecho posible la existencia de tres y sólo tres estrategias adaptativas primarias con disyuntivas particulares.

A pesar de su utilidad, la teoría, en términos generales, ha carecido de estudios rigurosos que la pongan a prueba (Campbell & Grime. 1992, Bastow & Lee 2000, Bornhofen et al. 2011). La teoría también ha sufrido fuertes críticas que han cuestionado la veracidad de sus supuestos y conclusiones (Wedin & Tilman 1990, 1993, 1996, Putz & Canham 1992, Peterson & Pickett 1995, Craine 2005). Por otra parte, debido a la ambigüedad de conceptos como estrés y disturbio (Körner 2003, Lortie et al. 2004), la teoría ha generado más debates que análisis empíricos. Al mismo tiempo, los pocos análisis que han puesto a prueba la teoría han utilizado métodos de posicionamiento que no se apegan a las definiciones de Grime (Grime 1974, Hodgson et al. 1999, Pierce et al. 2013). Dichos estudios han empleado atributos funcionales para inferir estrategias, sin embargo una estrategia según Grime está definida por los factores que tolera, no por los atributos que hacen posible esa tolerancia.

Para que realmente sea considerada como una teoría científica, las estrategias primarias de Grime deben de ser capaces de generar una serie de predicciones refutables. Esas predicciones sólo se podrán poner a prueba si se emplean las definiciones propuestas por Grime y se utilizan métodos de inferencia basados en la cuantificación directa de los dos factores ambientales fundamentales en la teoría: el estrés y el disturbio.

3.2 *¿Una cuarta esquina?*

La teoría de las estrategias adaptativas de Grime ha hecho caso omiso de aquellos hábitats donde hay mucho estrés y mucho disturbio bajo la noción de que son inhóspitos para las especies. Sin embargo, se han reportado casos de especies de plantas, principalmente cactus, que se ven beneficiadas por la presencia de ciertos tipos de disturbio y que no poseen atributos pertenecientes a la estrategia adaptativa de las ruderales (Martorell & Peters 2009). Específicamente, se ha encontrado una relación positiva entre niveles de disturbio antropogénico crónico y densidad poblacional de diferentes cactáceas (*Mammillaria pectinifera*, *Mammillaria kraehenbuehlii*, *Mammillaria dixanthocentron*, *Mammillaria napina* y *Mammillaria hernandezii*). Para algunas especies se han ubicado las fronteras de máximo disturbio tolerable, sin embargo para otras este límite aún no ha sido

hallado (Martorell y Peters 2009, 2012, Martorell et al. 2015). Dado que dichos estudios han sido principalmente realizados en hábitats desérticos, se puede pensar que el estrés hídrico experimentado por estas especies de plantas es alto. Esto sugiere que existen especies capaces de tolerar niveles elevados de disturbio y estrés (en el sentido de que su abundancia es máxima a pesar del estrés o el disturbio), y que el límite implícito en el triángulo de Grime no es infranqueable. De existir este tipo de especies, se podría llegar a debatir la existencia de otros tipos de estrategias vegetales. Estas posibles nuevas estrategia poseerían disyuntivas determinadas que habrían permitido a las especies desarrollarse preferencialmente en sitios con mucho estrés y mucho disturbio.

El presente estudio pretende poner a prueba una serie de predicciones hechas por la teoría de las tres estrategias adaptativas de Grime. Para asegurar que los resultados obtenidos sean comparables con las predicciones de la teoría, las definiciones de estrés y disturbio son las propuestas por Grime (tabla 1). Por esta razón, se podrá evaluar si existen especies de plantas capaces de distribuirse preferencialmente en sitios con elevados índices de estrés y disturbio. Al mismo tiempo, se sabrá si la abundancia de las diferentes especies se encuentra limitada por estrés y disturbios máximos. Dado que la teoría estipula que los atributos de las plantas deben variar de acuerdo a su tolerancia al estrés y al disturbio, se evaluarán las características de las especies estudiadas en relación a estas características. Se pondrá especial énfasis en las características relacionadas con su historia de vida, forma de crecimiento y reproducción.

Tabla 1. Definiciones de conceptos clave empleadas en este trabajo.

Concepto	Definición (según Grime 1977)
Estrés	Condiciones que restringen la producción de biomasa de la planta.
Disturbio	Evento que provoca la destrucción parcial o total de biomasa de la planta.
Competidoras	Grupo de especies adaptadas para vivir en condiciones de bajo estrés y bajo disturbio.
Ruderales	Grupo de especies adaptadas para vivir en condiciones de bajo estrés y alto disturbio.
Tolerantes al estrés	Grupo de especies adaptadas para vivir en condiciones de alto estrés y bajo disturbio.

3.3 *Objetivos*

- **Objetivo General**

Determinar si existen especies de plantas que se distribuyen preferencialmente en sitios con elevados índices de estrés y disturbio y si presentan algunos atributos distintivos.

- **Objetivos Particulares**

Determinar la intensidad de estrés y disturbio en las que diferentes especies de plantas alcanzan la máxima abundancia, como un indicador de su posición en el triángulo de Grime.

Determinar si existe un límite impuesto por el estrés y el disturbio por arriba del cual ninguna especie es capaz de alcanzar su abundancia máxima.

Conocer los atributos funcionales que poseen las especies del pastizal en función de su tolerancia al estrés y al disturbio.

3.4 Hipótesis y predicciones

- **Hipótesis**

Existen especies de plantas que son capaces de sobrevivir y distribuirse preferencialmente en sitios con elevado estrés a pesar del disturbio.

- **Predicciones**

Se observarán especies cuya abundancia es mayor en sitios con elevado estrés y disturbio moderado.

No se encontrará un límite impuesto por el estrés y el disturbio que impida que las especies alcancen su máxima abundancia.

Los atributos de las plantas cambiarán de acuerdo a su tolerancia al estrés y al disturbio. En los límites de estrés se ubicarán especies perennes que cuenten con estructuras que les permitan retener agua (*i.e.* tolerantes al estrés). En los límites del disturbio se ubicarán las especies anuales, de baja estatura, que producen muchas semillas (*i.e.* ruderales). La ausencia de estrés y disturbio favorecerá a las plantas perennes de mayor estatura (*i.e.* competidoras).

4. Método

Los datos de estrés, disturbio y abundancia de las especies fueron registrados en el mes de septiembre de 2014 en el municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca. Con estos datos se determinaron las condiciones que propician la máxima abundancia de cada especie estudiada. Posteriormente, se evaluó si la máxima abundancia de las especies se encuentra limitada por el estrés y el disturbio. Finalmente, se evaluó si las características de historia de vida y atributos funcionales de las plantas varían dependiendo del estrés y disturbio en el cual alcanzan su máxima abundancia. Los detalles de estos procedimientos se muestran más adelante, en el apartado 4.2.

4.1 Descripción del sitio de estudio

El trabajo de campo fue realizado en el municipio de Concepción Buenavista en Oaxaca, México (Fig. 4). Dicha localidad se ubica a los 17° 52' N, 97° 24' O a una altitud de 2,150 – 2,320 m s.n.m., en la región de la Mixteca Alta. El clima es semiárido con una precipitación de 578 mm anuales y una temperatura media anual de 16 °C (Villarreal-Barajas & Martorell 2009). Las lluvias se presentan en verano, y pueden llegar a ser torrenciales. Los suelos rara vez sobrepasan los 15 cm de profundidad, y se desarrollan sobre una extensa plancha continua de toba volcánica. La vegetación ha sido clasificada como pastizal de *Bouteloua spp.* Históricamente se ha descrito a la región como una que ha sido sometida a disturbio frecuente, desde la existencia de grandes herbívoros en la zona (Guerrero-Arenas et al. 2010), hasta la introducción de ganado (García 1996). Como resultado, es frecuente observar grandes extensiones de afloramientos de roca madre (Cruz-Cisneros & Rzedowski 1980).



Figura 4. Ubicación del municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca. El trabajo se realizó en el municipio señalado con un asterisco en el mapa.

4.2 Métodos de campo

Los datos fueron recolectados en 25 parcelas de 0.5 ha. Dentro de cada parcela se ubicaron, al azar, 8 cuadros de 1 m². A su vez, cada cuadro de 1 m² se subdividió en 100 cuadritos de 1 dm². Los datos de estrés y abundancia de las especies fueron registrados en 20 de los 100 cuadritos, elegidos al azar, mientras que el disturbio fue cuantificado para cada parcela. De esta manera, para cada parcela se obtuvo un valor de disturbio y 160 registros de estrés y abundancia.

El estrés fue cuantificado mediante la medición de la profundidad de suelo en cada cuadro de 1 dm². La profundidad de suelo es un buen indicador del estrés ya que repercute en la disponibilidad de agua y de nutrientes, así como en el espacio que tiene la planta para crecer (Belcher et al. 1995, Jobbágy & Jackson 2001, Gill & Burke 2002, Villarreal-Barajas & Martorell 2009, Martorell & Martínez-López 2014). Todos estos factores son capaces de restringir la producción de biomasa vegetal y por lo tanto son considerado como estrés, según la definición de Grime. En el sitio de estudio, los suelos someros pierden la humedad rápidamente, por lo que en general presentan niveles de estrés hídrico muy superiores a los que se registran en los suelos profundos (Villarreal-Barajas & Martorell 2009, Martorell &

Martínez-López 2014). Como resultado de estas diferencias en la disponibilidad de agua, las plantas en los suelos someros son mucho más pequeñas y menos abundantes que en los sustratos húmedos y profundos. La escala de medición para este factor es la adecuada ya que en la localidad en cuestión la profundidad de suelo puede variar drásticamente en unos cuantos decímetros, como se observa en la imagen (Fig. 5).

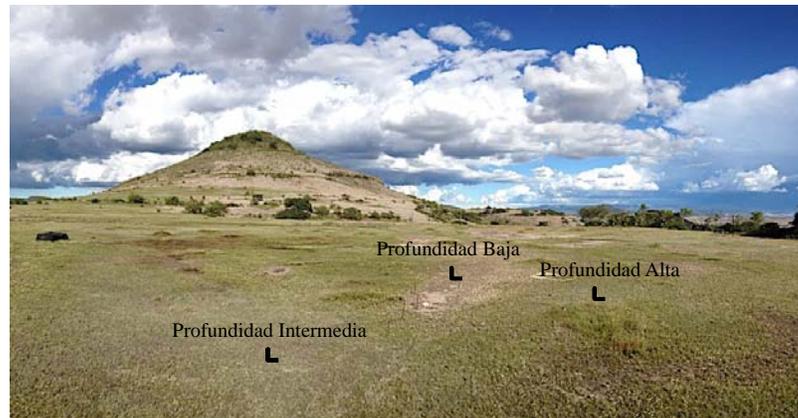


Figura 5. La heterogénea profundidad de suelo de Concepción Buenavista, Oaxaca. Fotografía de una de las localidades del estudio. Se señalan parches de suelo con profundidades contrastantes.

La profundidad de suelo fue medida clavando una varilla de 28 cm de largo en el suelo hasta llegar a la roca madre. Una vez clavada lo más profundo posible, se midió la longitud introducida. En los casos donde no se alcanzaba la roca madre, la profundidad fue registrada como 28 cm. De esta manera se obtuvieron valores que van desde 0 a 28 cm de profundidad de suelo. Una profundidad de cero centímetros sería muy cercana al valor de máximo estrés, ya que la roca madre es incapaz de retener agua más que por unos pocos minutos tras un evento de lluvia. Por esta razón, se puede decir con certeza que en esta condición se evaluará lo que sucede en la esquina de máximo estrés del triángulo de Grime. Una profundidad de 28 cm significaría la condición de mínimo estrés, ya que se ha encontrado que el potencial hídrico del suelo cambia relativamente poco por arriba de los 20 cm de profundidad (Martorell & Martínez-López 2014).

El disturbio puede ser de dos tipos: agudo o crónico, dependiendo de la frecuencia en que se presenta. El agudo es aquel que se presenta con en una alta intensidad y baja frecuencia (Singh 1998). Los huracanes, los derrumbes y los sismos pueden ser agentes de disturbio agudo. Por otra parte, el disturbio crónico es un proceso multivariado, de baja intensidad y alta frecuencia (Singh 1998). Como el periodo entre eventos de disturbio es muy corto, el sistema no tiene la oportunidad de recuperarse plenamente y los efectos de este tipo de disturbio son acumulativos. Por ello, el disturbio crónico debe de ser registrado en una escala continua que sea capaz de integrar diferentes fuentes de disturbio (Watt 1998, Martorell Y Peters 2005). Algunos eventos de disturbio crónico son el ramoneo por herbívoros, la tala y la compactación de suelo.

En el presente trabajo el disturbio a estudiar es de tipo crónico, por lo que se cuantificó haciendo uso de un índice multimétrico. Partiendo del índice propuesto por Martorell Y Peters (2005), se eligieron aquellas fuentes de disturbio que se apegaban a la definición propuesta por Grime. El índice utilizado tomó en cuenta el porcentaje de ramoneo, la frecuencia de excretas de ganado menor —caprino y ovino—, y mayor —equino y bovino— y la cercanía a poblados. Tres de los factores tomados en cuenta (porcentaje de ramoneo, frecuencia de excretas de ganado menor y mayor) son indicativos de la actividad de los herbívoros, que activamente remueven biomasa de la planta (Ramírez-Marcial et al. 2001, Martorell Y Peters 2005). La cercanía a poblados es un indicador de la probabilidad de que ocurra un evento de disturbio, suponiendo que conforme aumenta la distancia de una localidad al próximo poblado disminuye la probabilidad de que sea visitado. En cada una de las 25 parcelas se ubicaron tres transectos de 50×1 m, donde se realizaron las mediciones. El porcentaje de ramoneo se calculó a partir del número de plantas ramoneadas en relación al total de plantas enraizadas en el transecto (sin considerar el grado de ramoneo). El número de excretas de ganado menor se midió evaluando la presencia de excretas en 10 cuadros de 1 m^2 ubicados al azar, a lo largo del transecto. La frecuencia se definió como la fracción de los cuadros que contaban con excretas de ganado menor (sin considerar la abundancia de las excretas). La frecuencia de excretas de ganado mayor fue cuantificada siguiendo el mismo procedimiento. La cercanía a poblados se definió como el inverso multiplicativo de la distancia al poblado mas cercano

(i.e. si la distancia medida es x , entonces la cercanía al poblado registrado fue $1/x$), medida en kilómetros (Martorell & Peters 2005). A diferencia de lo que sucede en el eje de estrés, donde se registraron cuadros con una disponibilidad de agua cercana a cero, no se observaron sitios cercanos al máximo disturbio posible, que sería alcanzable únicamente si se removiese la biomasa vegetal inmediatamente después de que es producida. Por esta razón, únicamente se puede analizar el efecto del disturbio bajo a moderado.

La abundancia de las especies fue registrada en cada cuadro de 1 dm^2 . La unidad de muestreo es adecuada para el sitio de estudio ya que la mayoría de las especies son hierbas pequeñas, de tal manera que podemos ubicar hasta 22 especies diferentes en un área de 1 dm^2 (Martorell & Freckleton 2014). En total se registraron 130 especies de plantas vasculares, de las cuales se eligieron 50 (Anexo II) para el estudio ya que estaban representadas en al menos cinco sitios.

4.3 Historia de vida y atributos

Las especies estudiadas fueron clasificadas de acuerdo a su historia de vida y a una serie de atributos fisiológicos y morfológicos (Anexo II). Estas características son relevantes para el estudio ya que se ha postulado que varían de acuerdo a la tolerancia del estrés y el disturbio de las especies (Grime 2006). Como un indicador de la historia de vida, las especies fueron clasificadas en anuales y perennes. Estos caracteres de historia de vida se han asociado a las estrategias primarias propuestas por Grime, se ha propuesto que las plantas competidoras y las tolerantes al estrés suelen ser perennes, mientras que las ruderales generalmente son anuales (Grime 1977).

Dado que el sitio de estudio es semiárido y que la humedad del suelo se pierde rápidamente, se evaluaron dos atributos relacionados con el estrés hídrico: el metabolismo fotosintético C4 y la presencia de estructuras de almacenamiento de agua. El metabolismo C4 implica un uso eficiente del agua, razón por la cual este atributo ha sido señalado como importante para las plantas tolerantes al estrés (Mulroy & Rundel 1977). La presencia de

estructuras de almacenamiento de agua puede sugerir una mayor capacidad para tolerar el estrés hídrico (Chapin et al. 1990).

En lo que se refiere a los atributos morfológicos y fisiológicos asociados con la tolerancia al disturbio, la disposición de los meristemos es una característica importante (McIntyre et al. 1999). Intuitivamente, aquellas especies que cuentan con meristemos más protegidos de los herbívoros podrían tolerar mayores intensidades de disturbio. En términos del disturbio causado por el ganado, se ha encontrado que las plantas de porte pequeño también son más tolerantes puesto que difícilmente son dañadas o consumidas por los ungulados (Díaz 2007). Consecuentemente, las especies fueron clasificadas de acuerdo con las formas de crecimiento de Raunkiaer (1934), que se basan en la posición de los meristemos que permiten la persistencia de los individuos (brotes de perennación) y en la talla de las plantas. Las especies terofitas son anuales y la estructura de perennación es la semilla, las hemicriptofitas son aquellas que disponen sus meristemos cerca del suelo o en contacto directo con éste, las geofitas son las que cuentan con meristemos subterráneos y las camefitas son aquellas especies que tienen meristemos en tallos persistentes cercanos al suelo (Raunkiaer 1934). Dentro de estas categorías se reconocen subdivisiones. Las geofitas, hemicriptofitas y terofitas se dividen en especies escaposas (con roseta, sin roseta y con semiroseta), reptantes y cespitosas (chicas y grandes) (Raunkiaer 1934). Así mismo, las camefitas se dividen en suculentas y no suculentas (Raunkiaer 1934). Esta subclasificación permite evaluar el efecto que tiene la talla y la posición de los meristemos de la planta sobre su tolerancia al estrés y al disturbio.

Finalmente, el tamaño de la semilla se ha relacionado con las tres estrategias reconocidas por Grime. Esta característica es relevante puesto que se ha propuesto que un mayor peso de semilla conlleva una mayor capacidad para tolerar condiciones estresantes (Grime 1977, Lönnberg y Eriksson 2013). También se ha encontrado que las semillas de mayor tamaño tienen ventajas competitivas sobre las pequeñas (Geritz et al. 1999). Las especies ruderales tienen semillas pequeñas, que tienen la capacidad de dispersarse y encontrar nuevos sitios que puedan colonizar (Coomes & Grubb 2003). Para evaluar este rasgo, se pesaron 50 semillas de cada especie para obtener un peso promedio por especie.

4.4 Análisis estadísticos

4.4.1 Índice de disturbio

Para contar con una medida única de la intensidad de disturbio que sintetice la información capturada por las cuatro variables cuantificadas (porcentaje de ramoneo, frecuencia de excretas de ganado menor y mayor y cercanía a poblados) se realizó un análisis de componentes principales (PCA). Este análisis permite construir un índice capaz de explicar la mayor cantidad de la información contenida en las variables medidas en el campo (Jolliffe 2014). El primer componente principal fue capaz de explicar el 70% de la varianza inicial. Se utilizó la coordenada (*score*) de cada sitio sobre el primer componente principal como una medida de la intensidad del disturbio para cada parcela (Jolliffe 2014). Una vez obtenidos, los valores de disturbio fueron estandarizados en una escala del 1 al 10. Éste, y todos los demás análisis, se realizaron con el programa estadístico R versión 3.0.2 y 3.1.3 (R Core Team 2015), el PCA se realizó con el paquete “*stats*” (R Core Team 2015).

4.4.2 Relación entre abundancia, estrés y disturbio

Para cada especie, se ajustó un modelo aditivo generalizado (GAM) con el cual se modeló el efecto del estrés, el disturbio y su interacción, sobre la abundancia de cada especie. En términos generales, los GAMs son un método de regresión en el cual los datos son divididos en segmentos dentro de los cuales se ajustan funciones polinomiales (James et al. 2013). El número de segmentos está determinado por el número de nodos (k), un nodo hace referencia al punto donde se unen dos segmentos (James et al. 2013). Una ventaja de este tipo de modelos es que las funciones polinomiales que se ajustan en los $k + 1$ segmentos no están predeterminadas, por lo que el modelo tiene la libertad de elegir la función que mejor representa los datos (Guisan et al. 2002). La libertad de los modelos puede contrarrestarse restringiendo k (James et al. 2013); entre menor sea k , menos sinuosa es la función ajustada a los datos (James et al. 2013). Para este tipo de modelos la clave reside en reconocer cuándo darle libertad al modelo y cuándo restringirlo, lo cual dependerá de los datos en cuestión.

La elección de modelos consistió en comparar los valores del criterio de información de Akaike (AIC) para modelos con diferentes distribuciones de error. Así, se encontró que la distribución binomial negativa era la más adecuada para los datos. Para las especies en las cuales el procedimiento lo permitió, se ajustó un modelo mixto aditivo generalizado (GAMM) donde se incluyó a la localidad y el cuadro como factor aleatorio. Los modelos mixtos tienen la ventaja de poder estimar los efectos fijos (variables dependientes) aún teniendo errores correlacionados como resultado de la jerarquización de los datos (en este caso la jerarquización se debe a la escala de medición: cuadrito, cuadro y parcela). La capacidad de poder ajustar un GAMM depende de la dificultad del problema en cuestión, por lo que no hay una manera *a priori* de saber si el procedimiento fracasará o no. Una posible razón por la que para algunas especies no se pudo ajustar un GAMM es la falta de datos, sin embargo no se puede saber con certeza. Así mismo, en algunos casos se excluyó la interacción del disturbio y estrés del modelo cuando ésta no era informativa de acuerdo con el AIC o cuando el procedimiento era incapaz de ajustar una función que la incluyera.

Para evitar que la curva ajustada fuera demasiado sinuosa, se procuró que k se mantuviera debajo de 5. Así obtenemos curvas que no son demasiado sinuosas y que tienen sentido biológico, pero que al mismo tiempo capturan la relación de las variables de manera adecuada. La selección del modelo para cada especie se realizó en primera instancia comparando los valores de AIC para cada modelo ajustado. Así mismo, se verificó que las proyecciones hechas por el modelo concordaran con las tendencias observadas en los datos crudos. En todos los casos se procuró que el modelo ajustara curvas simples, con sentido biológico y que tuvieran los valores más bajos de AIC. Los modelos aditivos generalizados fueron construidos mediante el paquete “*mgcv*” (Wood 2004).

A partir de los modelos generados, se graficaron las superficies tridimensionales que relacionan la abundancia de cada especie con valores de estrés y el disturbio mediante el paquete “*rgl*” (Adler et al. 2014). Dicha superficie presentaba siempre un punto máximo, correspondiente a ciertas condiciones de estrés y disturbio, es decir, la

combinación de estrés y disturbio en la cual una especie en particular alcanzaba su máxima abundancia (Fig. 6a).

4.4.3 Frontera estocástica, correlación y de homogeneidad

Una vez determinados los puntos de abundancia máxima para todas las especies, se realizó una prueba de regresión de frontera estocástica (Kumbhakar & Knox 2000) para determinar si, como lo estipula la teoría de Grime, existe un límite superior por arriba del cual no se encontrarán especies debido a que el estrés y el disturbio son demasiado intensos (Fig. 6b). En términos generales, la prueba de frontera estocástica nos permite discernir si se justifica ajustar una frontera o límite a una nube de puntos (Kumbhakar & Knox 2000). La frontera fue ajustada evaluando el efecto del estrés en función del disturbio, así como el efecto del disturbio en función del estrés. De esta manera la frontera fue capaz de explorar cualquier relación entre las dos variables. Por otra parte se realizó una prueba de correlación entre el estrés y el disturbio para probar si la tolerancia al estrés estaba correlacionada con la tolerancia al disturbio. Así mismo, se realizó una prueba de homogeneidad para determinar si las especies estaban distribuidas de manera aleatoria sobre los ejes de estrés y disturbio. El análisis de frontera estocástica fue realizado con el paquete “*frontier*” (Coelli & Henningsen 2013).

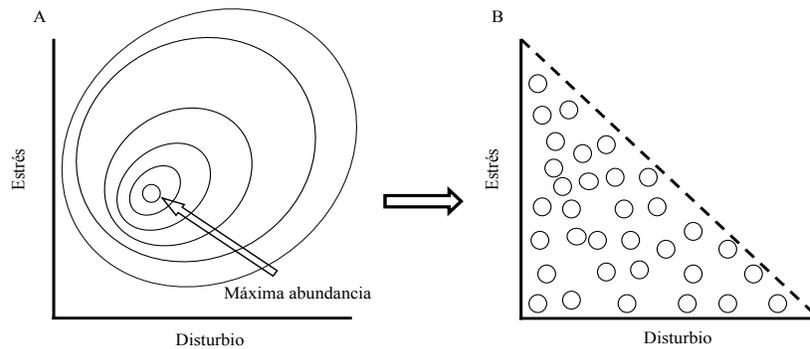


Figura 6. Representación del análisis de los datos. 4A) Se señala el punto de máxima abundancia para una especie en particular, el cual se obtiene a partir del modelo aditivo generalizado ajustado. 4B) Se muestran los puntos de máxima abundancia para varias especies en un gradiente de estrés y disturbio. Mediante el análisis de regresión de frontera estocástica se determinará si existe un límite (línea punteada) que restringe la distribución de las especies.

4.4.4 Relación entre estrés, disturbio y atributos funcionales

Con excepción de los pesos de las semillas, todos los atributos funcionales evaluados corresponden a variables categóricas. Por esta razón, se realizaron análisis multivariados de varianza (MANOVA) para determinar si los grupos respondían de manera diferente al efecto conjunto del estrés y el disturbio (Hair et al. 2006). Para todos los MANOVAs se revisó si el efecto conjunto de las variables era estadísticamente significativo. En caso de que lo fuese, se evaluó el efecto que tenían los grupos sobre cada variable por separado. Para los pesos, dado que se trataba de una variable continua, se ajustó un GAM para evaluar el efecto que tienen el estrés y el disturbio sobre el peso de las semillas.

5. Resultados

Se obtuvo un modelo para cada una de las 50 especies estudiadas, con el que se evaluó el efecto del estrés y el disturbio sobre la abundancia de cada una. Diez modelos fueron modelos mixtos (GAMM), 40 fueron GAMs y 16 de los 50 excluyeron a la interacción disturbio-estrés. A partir de cada modelo, se construyó una gráfica de distribución que permite observar cómo fluctuó la abundancia de cada especie en las diferentes condiciones de estrés y disturbio.

5.1 Puntos de máxima abundancia por especie

Cada especie modelada presentó una respuesta diferente en su abundancia en función del estrés y disturbio. Por ejemplo, se observaron especies que serían clasificadas como competidoras y ruderales según Grime, ya que alcanzaron su máxima densidad en intensidades bajas de estrés y disturbio, como en el caso de *Stenandrium ducele*, (Fig. 7c), o con bajo estrés pero alto disturbio, como *Aristida divaricata* (Fig. 7a). En otros casos el modelo estadístico ajustado tuvo más de un máximo, como se observó para *Bouteloua repens* y *Sedum oteroi* (Fig. 7b y 7d, respectivamente). En estas situaciones, en primer lugar se revisó que hubiese datos suficientes para justificar cada máximo. Por ejemplo, para *Bouteloua repens* (Fig. 7b), no había datos en condiciones de disturbio = 10 y estrés = 0, por lo que el procedimiento estadístico tiene la libertad de ajustar una función que tome cualquier valor en las inmediaciones de dicha esquina de la gráfica y el máximo que se observa en dicha región pudiera ser un artefacto. En consecuencia, se tomó la combinación de disturbio = 10 y estrés = 8.1, donde se encuentra el otro máximo, como las condiciones donde hay la mejor evidencia de que se alcanza la mayor densidad. En otros casos había datos que justificaban que la función ajustase dos máximos, y en ese caso se utilizaba el máximo global como el indicador de las condiciones más favorables para la especie (Fig. 7d, donde el máximo seleccionado corresponde a disturbio = 4.5 y estrés = 10).

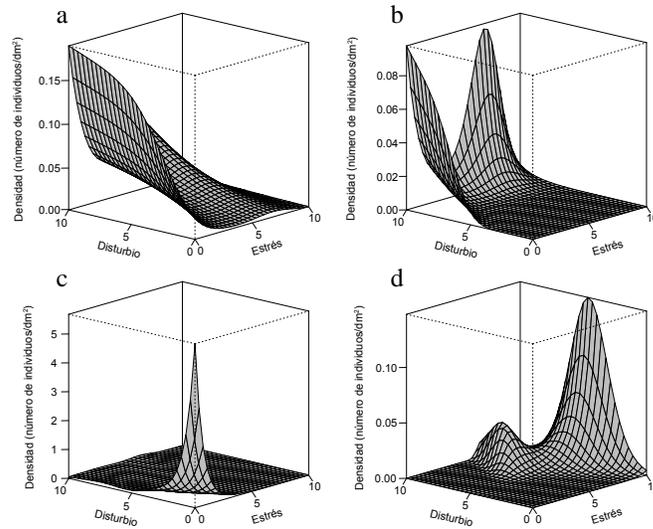


Figura 7. Abundancia de cuatro especies en función del estrés y el disturbio. La respuesta de cada especie fue diferente. Dos especies corresponden a una estrategia primaria de Grime: a) *Aristida divaricata* es una especie ruderal y c) *Stenandrium duclé* una competidora. *Bouteloua repens* b) y *Sedum oteroi* d) mostraron dos máximos. Ninguna de estas últimas dos especies parece encajar en la teoría de Grime.

Los puntos de máxima abundancia para las 50 especies (Anexo I) fueron ubicados en un gradiente de estrés y disturbio (Fig. 8). Como se puede observar, la mayoría de las especies alcanzaron su máxima abundancia en sitios con disturbio moderado, lo que difirió de lo que se esperaría si las especies estuvieran distribuidas homogéneamente sobre el eje de disturbio (prueba de homogeneidad: $\chi^2 = 18.0$, $p = 0.0012$, Fig. 9). Asimismo, la mayoría de las especies tuvieron su máxima abundancia con poco estrés ($\chi^2 = 12.8$, $p = 0.0123$, Fig. 9). Cabe destacar que no se observaron especies que mostraran la estrategia primaria de ser tolerantes al estrés (es decir, que alcanzaran su máxima abundancia en el estrés máximo y nulo disturbio), mientras que las otras dos estrategias adaptativas primarias sí están representadas.

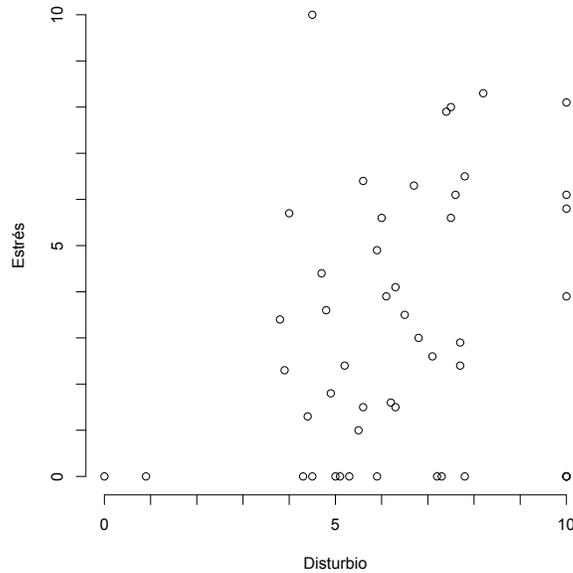


Figura 8. Puntos de máxima abundancia de las 50 especies estudiadas en relación al gradiente de disturbio y estrés. Cada punto representa una especie diferente. 5 especies alcanzaron su máxima abundancia en la condición de estrés 0 y disturbio 10.

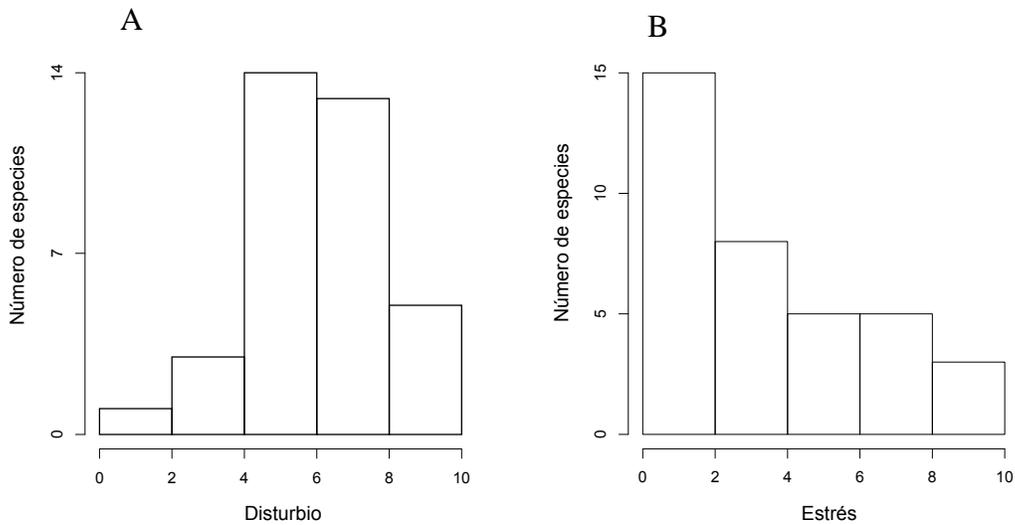


Figura 9. Frecuencia de puntos de máxima abundancia en relación a los factores de disturbio (A) y estrés (B). La distribución observada de las especies difiere de lo que se esperaría si se distribuyesen aleatoriamente en los ejes de disturbio y estrés. Hay una mayor cantidad de especies que alcanzan su máxima abundancia en valores de disturbio de moderado a alto (prueba de

homogeneidad: $\chi^2 = 18.0$, $p = 0.0012$). La mayoría de las especies alcanzan su máxima abundancia en condiciones de estrés bajo ($\chi^2 = 12.8$, $p = 0.0123$).

La disposición de las abundancias máximas de las especies se contrapone a una de las predicciones de la teoría de Grime, que postula que las especies pueden ser tolerantes al estrés o al disturbio, pero serían incapaces de tolerar al otro factor en cualquier intensidad; esto quiere decir que si una especie es tolerante al estrés no puede ser tolerante al disturbio y viceversa. En cambio, los modelos generados sugieren dos tipos de especies con respuestas inesperadas: aquellas que toleran estrés máximo y disturbio moderado y aquellas que toleran disturbio máximo y estrés elevado.

5.2 La cuarta esquina del triángulo

La regresión de frontera estocástica no fue estadísticamente significativa ($\Gamma = 2.78 \times 10^{-5}$, $p = 0.9989$). Esto sugiere que no está justificado trazar una frontera o límite a los datos, por lo que son en realidad una nube de puntos que no muestra un límite superior (Fig. 8). Sin embargo, cabe resaltar que el límite superior descrito excluye la condición de disturbio máximo posible ya que no está contemplada en este estudio. Se observa una cantidad considerable de especies que alcanzan su máxima abundancia cerca de la esquina superior derecha de la figura 8. Así mismo, una prueba de correlación indicó que las condiciones de estrés y disturbio en las cuales se encontraron las máximas abundancias no estaban correlacionadas ($\rho = 0.1562$). En resumen, la prueba de frontera estocástica sugiere que el estrés y el disturbio son incapaces de limitar la distribución de las especies estudiadas del pastizal. Por otra parte, al no estar correlacionados el efecto del estrés y el disturbio, el efecto que tienen sobre la distribución de las especies es independiente, por lo que para tolerar alguno de estos factores se requieren de atributos diferentes y no excluyentes.

5.3 Historia de vida y atributos funcionales

El análisis de todos los atributos (Anexo II) muestra que éstos afectaron las condiciones de estrés y disturbio bajo las cuales las diferentes especies alcanzan su máxima densidad, con la excepción del metabolismo fotosintético, como se constató mediante un MANOVA ($F = 0.0160, p = 0.9840$).

El MANOVA indica que las plantas anuales ($n = 20$) tuvieron una respuesta ligeramente diferente de las perennes ($n = 30$) con respecto al estrés y disturbio ($F = 3.1964, p = 0.0499$). Al descomponer el análisis en dos partes, para estudiar el efecto del estrés y el disturbio por separado, se observó que los dos grupos de plantas difieren en su respuesta al estrés ($F = 4.0682, p = 0.0493$) pero no al disturbio ($F = 1.1834, p = 0.2821$). En promedio, las especies anuales (estrés = 2.07) lograron su máxima abundancia en condiciones de estrés menores que las especies perennes (estrés = 3.69; Fig. 10).

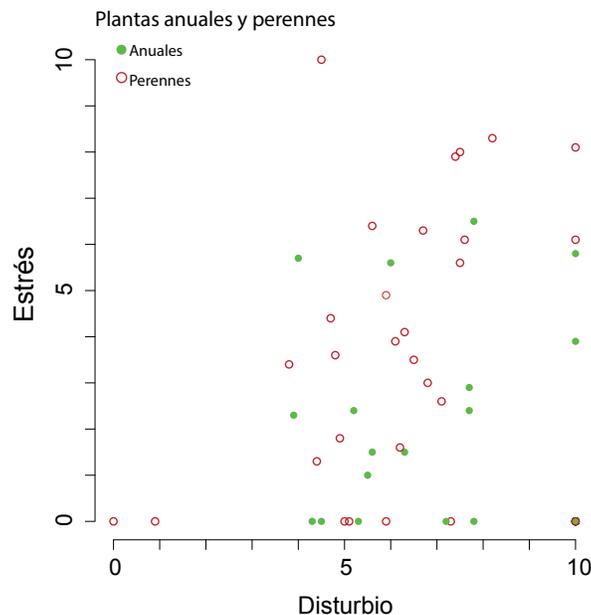


Figura 10. Respuesta de las plantas anuales y perennes al estrés y el disturbio. En promedio las especies anuales alcanzaron su máxima abundancia en condiciones de estrés de 2.07 mientras que las perennes lo hicieron en condiciones de estrés de 3.69.

Las respuestas al estrés y al disturbio, en conjunto, dependieron de la capacidad de almacenamiento de agua (con estructuras de almacenamiento $n = 11$ y sin estructuras $n = 39$; $F = 6.2073$, $p = 0.0040$). En promedio, las especies con estructuras de almacenamiento de agua alcanzaron su máxima abundancia en condiciones de mayor estrés (Estrés = 5.08) que las especies que no cuentan con dichas estructuras (Estrés = 2.47; $F = 8.1026$, $p = 0.0064$; Fig. 11), aunque no difirieron en su tolerancia al disturbio, por sí solo ($F = 1.7573$, $p = 0.1912$).

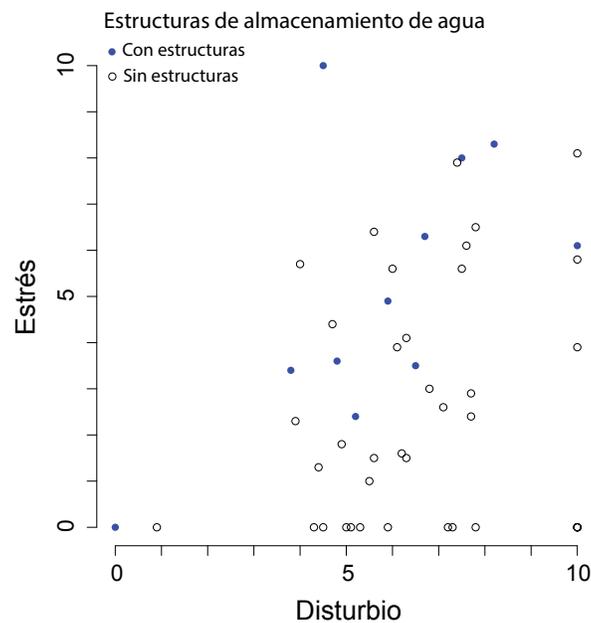


Figura 11. Efecto de la presencia de o ausencia de estructuras de almacenamiento de agua sobre la tolerancia al estrés y al disturbio. En promedio, las especies que cuentan con estructuras de almacenamiento de agua toleran condiciones más estresantes que las que carecen de ellas.

En este estudio se observaron siete camefitas, siete geofitas, 16 hemicriptofitas y 20 terofitas. Un análisis de MANOVA indicó que los cuatro grupos de plantas difieren en su respuesta al estrés y al disturbio ($F = 0.0361$, $p = 0.0361$). Sin embargo, al descomponer el análisis para observar el efecto de las variables por separado, se determinó que los grupos no responden de manera diferente ni al estrés ($F = 2.6142$, $p = 0.0624$) ni al disturbio ($F =$

1.8785, $p = 0.1464$), lo que indica que no hay diferencias en cada una de estas variables por separado, pero sí cuando se toman en consideración en combinación (*i.e.* estrés + disturbio). En promedio, las camefitas alcanzan su máxima abundancia en condiciones con mayor intensidad de estrés y disturbio (Estrés = 5.43 y Disturbio = 6.79) que cualquier otro grupo. Las geofitas toleran menos estrés y disturbio que cualquier otro grupo (Estrés = 3.34 y Disturbio = 4.66). Las hemicriptofitas y terofitas toleran condiciones bajas de estrés (3.09 y 2.07 respectivamente) y altas de disturbio (6.83 y 6.81 respectivamente, Fig. 12).

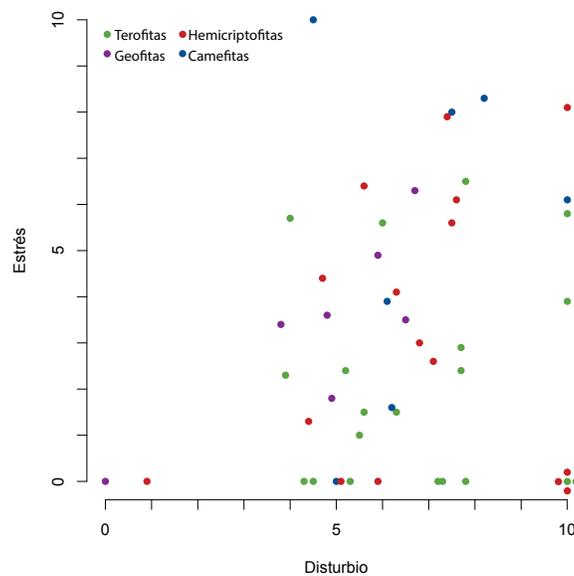


Figura 12. Formas de vida y su tolerancia al estrés y al disturbio. Los cuatro grupos de especies difieren en su respuesta al efecto combinado del estrés y del disturbio. Las camefitas son el grupo que toleran mas estrés y disturbio, mientras que las geofitas son el grupo que menos los tolera. Las terofitas y hemicriptofitas toleran poco estrés y disturbio elevado.

Siguiendo la clasificación de Raunkiaer, los cuatro grupos de plantas fueron subdivididos de acuerdo a su forma de crecimiento. Así se obtuvieron 11 grupos diferentes, los cuales difieren únicamente en su respuesta al efecto combinado del estrés y el disturbio ($F = 2.7316$, $p = 0.0008$). En promedio, las especies de tallas pequeñas y con los

meristemas en o cerca de la superficie del suelo (las cespitosas chicas y las reptantes) son las que más toleran el estrés y el disturbio (cespitosas chicas: estrés = 5.42 y disturbio = 7.09, reptantes: disturbio = 8.10). En términos de tamaño, las cespitosas chicas (estrés = 5.42 y disturbio = 8.10) toleran mas estrés y disturbio que las grandes (estrés = 0 y disturbio = 5.6). Las plantas suculentas (estrés = 8.12) son capaces de tolerar condiciones mucho mas estresantes que las no suculentas (estrés = 1.85) y al mismo tiempo alcanzan su máxima abundancia en condiciones de disturbio más alto (suculentas: disturbio = 7.55, no suculentas: disturbio = 5.77, Fig. 13).

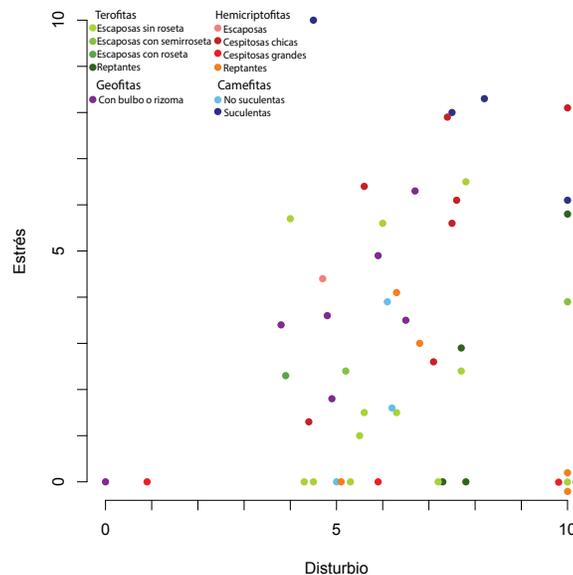


Figura 13. Formas de vida y crecimiento y su tolerancia al estrés y al disturbio. Los diferentes grupos de plantas difieren en su respuesta al efecto conjunto del estrés y el disturbio. Las reptantes toleran condiciones de disturbio alto pero estrés bajo. Las plantas cespitosas chicas toleran condiciones más estresantes y con mayor disturbio que las cespitosas grandes. Las suculentas toleran condiciones más estresantes que las no suculentas.

Los pesos de las semillas de 36 especies se ubicaron en función de su tolerancia al estrés y al disturbio (Fig. 14).

El modelo ajustado a los pesos excluyó el efecto del disturbio dado que no fue estadísticamente significativo ($F = 1.610$, $p = 0.2010$). Por esta razón solo se incorporó el efecto del estrés sobre el peso de la semilla ($F = 3.1$, $p = 0.0165$). En términos generales, para intensidades de estrés bajas a intermedias el peso de la semilla aumenta. Mientras que para intensidades de intermedias a altas el peso disminuye. Al mismo tiempo, las semillas alcanzan su peso máximo cerca de un valor de estrés de 4 (Fig. 15).

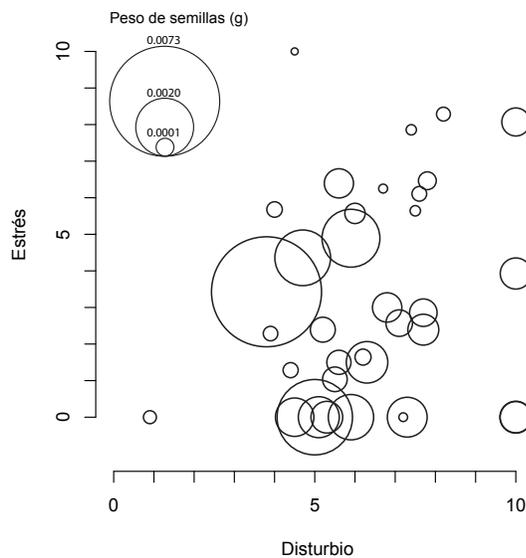


Figura 14. Peso de las semillas en función de la tolerancia al estrés y al disturbio. Cada círculo representa una especie y el tamaño de los círculos es proporcional al peso de su semilla.

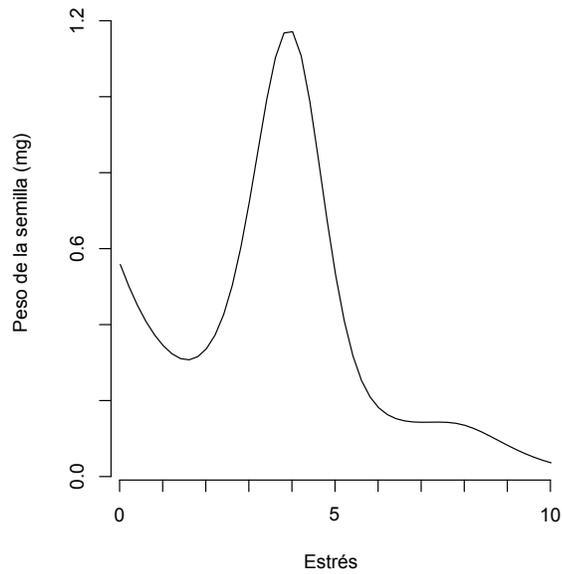


Figura 15. Efecto del estrés sobre el peso de las semillas. Efecto del tiene el estrés sobre el peso de la semilla. El modelo sugiere que bajo una tolerancia de estrés intermedio, las semillas alcanzan su peso máximo. Además, conforme aumenta la tolerancia al estrés, disminuye el peso de la semilla.

6. Discusión

El presente estudio propone una nueva forma de posicionar a las especies dentro del triángulo de Grime mediante la cuantificación de los dos factores esenciales de la teoría de Grime: el estrés y el disturbio, a diferencia de otros métodos que emplean atributos funcionales para inferir estrategias. Este método fue capaz de separar adecuadamente las dos variables. A partir de la cuantificación directa del estrés y del disturbio se pudieron poner a prueba algunas predicciones de la teoría de las estrategias primarias de Grime. Los datos sugieren que no existen condiciones de estrés y disturbio que limiten la distribución de las especies estudiadas. Así mismo, se observaron especies que, debido a su tolerancia tanto al estrés como al disturbio elevados, no encajan en la teoría de Grime. El análisis de atributos sugiere que el ciclo de vida, la presencia de estructuras de almacenamiento de agua, la forma de vida y el peso de las semillas están relacionados con la tolerancia al estrés y al disturbio. Para algunos casos, las tendencias observadas en torno a los atributos y a la tolerancia al estrés y al disturbio concuerda con lo propuesto con Grime, pero en otros no. En resumen, se demostró que hay especies capaces de tolerar condiciones elevadas de ambos factores y que no todas las predicciones de Grime en torno a los atributos funcionales se cumplen para las especies evaluadas.

6.1 Métodos para la asignación de las especies a una estrategia

Este estudio no es el primer intento para ubicar a un conjunto de especies en el triángulo de Grime. Se han propuesto otros métodos para ubicar a las especies de acuerdo con sus estrategias basados en los atributos funcionales de cada especie (Grime 1974, Hodgson et al. 1999, Pierce et al. 2013). Por ejemplo, Hodgson et al. (1999) proponen un método en el cual, dado una serie de mediciones de atributos, se obtiene para cada especie una coordenada de cada estrategia primaria. A partir de esa coordenada se puede conocer la posición de cualquier especie en el triángulo de Grime. Cerabolini et al. (2010) proponen utilizar una mayor cantidad de especies de diferentes floras para lograr una mejor calibración de los métodos de posicionamiento mediante atributos. Bajo la noción de que si evaluamos especies que viven en condiciones más estresantes o de mayor disturbio

podemos tener un mejor entendimiento de las limitaciones que tienen los métodos de posicionamiento por atributos. Esto es una sugerencia razonable. Si evaluamos la cantidad de especies que se ubican en los límites del triángulo podemos tener una mejor idea sobre si los métodos de ubicación vía atributos funcionales generan resultados compatibles con la teoría de Grime.

Un problema de los métodos de posicionamiento basados en atributos (previamente descritos) es que no permiten poner a prueba la teoría. Dichos estudios se basan en la idea de que los atributos definen a las estrategias primarias, por lo que siempre es posible determinar a cuál estrategia predeterminada pertenece cada especie, sin que puedan emerger en el análisis estrategias nuevas. Al mismo tiempo, métodos como el de Hodgson et al. (1999) utilizan mecanismos de estandarización para que cada especie tenga coordenadas que la ubiquen necesariamente dentro del triángulo: así las especies capaces de tolerar estrés y disturbio elevado serían reducidas a ser ya sea tolerantes al estrés o ruderales. En consecuencia, estos autores no han reportado contradicciones con las predicciones hechas por la teoría mediante estos métodos.

Sin embargo, los procedimientos basados en atributos no se apegan estrictamente a la teoría de Grime, la cual señala que una estrategia está definida por la intensidad de estrés y disturbio que un grupo de especies puede tolerar, no por las características que posee. Por ejemplo, Grime define a las especies ruderales como aquellas capaces de tolerar el disturbio, por lo tanto dicha tolerancia es esencial para pertenecer a la condición “ruderal”. Las ruderales no son esencialmente plantas anuales, que producen una gran cantidad de semillas o que poseen una baja estatura, estas son características contingentes de la condición “ruderal”, mas no esenciales. Las características contingentes nos pueden dar información valiosa sobre las estrategias, pero solo las características esenciales las definen. Por lo tanto, si deseamos apegarnos a la teoría de Grime, no se deberían utilizar atributos funcionales para conocer las estrategias de las especies, ya que no se definen en función de atributos. Solo mediante la cuantificación del estrés y el disturbio, que definen a los grupos, se pueden inferir estrategias.

Un procedimiento alternativo para distinguir estrategias primarias es el utilizado en este estudio, que se basa en la cuantificación directa del estrés y el disturbio para inferir las condiciones que propician la máxima abundancia de las especies. Al cuantificar las dos variables importantes en la teoría de Grime podemos estar seguros de poner a prueba dicha teoría. Al mismo tiempo, este método no parte de suposiciones en torno a atributos funcionales. De esta manera no solo permitimos que cualquier especie se distribuya libremente en el gradiente de estrés y disturbio, sino podemos evaluar si en realidad ocurren grupos discretos en los gradientes de acuerdo a sus atributos. Sin embargo, debido a que el presente trabajo no incorporó el papel de la competencia, los grupos observados pudieran diferir de los esperados.

Un procedimiento como el propuesto aquí requiere de la medición directa del estrés y el disturbio. Para cuantificar este último se pueden utilizar índices multimétricos. Sin embargo existen algunas dificultades para cuantificar esta variable. Por una parte, será difícil calibrar un eje de disturbio para que considere la condición de disturbio máximo. Por otra parte, se requiere determinar cuáles son los agentes de disturbio relevantes para cada sistema estudiado y adecuar la medición a su importancia relativa. Finalmente, es muy probable que el disturbio no afecte de la misma manera a las especies estudiadas. Por esta razón se requeriría de un índice que cuantificara el disturbio para cada especie. De esta manera, se podría tener un idea más realista del efecto que tiene el disturbio sobre las especies. Para la cuantificación del estrés nos enfrentamos a un problema conceptual. De acuerdo a Grime el estrés son aquellas condiciones que impiden la producción de biomasa, de modo que se podrían considerar a una gran cantidad de factores como estresantes. Si bien muchas condiciones pueden serlo, requerimos encontrar las más importantes. En este estudio se utilizó la profundidad de suelo como indicador de estrés. Esta variable engloba dos condiciones estresantes al mismo tiempo: la disponibilidad de agua y la cantidad de espacio apto para el desarrollo de las raíces (Belcher, et al. 1995). Dependiendo del sistema de estudio, se requiere encontrar otros indicadores de estrés que engloben otros factores estresantes para así solidificar la cuantificación del estrés.

A pesar de sus limitaciones, el método de asignación de especies fue capaz de identificar dos factores que afectan de manera independiente a las especies, como se constató mediante un análisis de correlación.

Sería interesante comparar los resultados que se obtienen a partir de un método de ubicación basado en atributos funcionales y un método que cuantifica el estrés y el disturbio. En caso de que las especies estudiadas se ubicaran en las mismas estrategias para ambos métodos, estaríamos seguros que los atributos funcionales son buenos indicadores de estrategias primarias. Esto sería beneficioso ya que la idea central de los atributos funcionales es buscar las características que nos den la mayor cantidad de información de las plantas y que la medición de dichas características sea sencilla (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Al tener la certeza de que estos atributos representan fielmente las estrategias primarias, dichas medidas pueden ser utilizadas para hacer predicciones en torno a cómo responderán grupos de especies a fenómenos como el cambio climático (Grime et al. 2000, Suding et al. 2008) o cómo es que se construyen las comunidades ecológicas (McGill et al. 2006). En caso de que los resultados fuesen diferentes, se tendrían que reconsiderar los métodos de ubicación por atributos funcionales. Si bien existen una gran cantidad de trabajos que sustentan la relación de ciertos atributos con la tolerancia al estrés o al disturbio (Stanton et al. 2000, Díaz et al. 2001, 2007, Bilton et al. 2010), se deben de realizar estudios que se apeguen a las definiciones de Grime para determinar si existe un vínculo entre una estrategia primaria y un conjunto de atributos funcionales. Esto solo se puede lograr mediante la cuantificación de los gradientes ambientales.

6.2 La teoría: predicciones y contradicciones

La teoría de Grime supone que una especie puede tolerar o mucho estrés o mucho disturbio pero no ambos, bajo la noción de que la combinación de ambos factores impide el establecimiento de una estrategia primaria (Grime 1977). Los datos de máxima abundancia por especie, obtenidos en este trabajo poseen una distribución en el gradiente de estrés y disturbio que difiere del patrón esperado. Es decir, no existe una combinación de estrés y

disturbio elevados que impida que las especies del pastizal alcancen su máxima abundancia. Esto se debe a que algunas especies toleran intensidades elevadas de ambos factores, como en el caso de *Sedum oteroi*, *Bouteloua repens* y *Talinum napiforme*. La nube de puntos (Fig. 8) pareciera estar desplazada hacia intensidades intermedias y altas de disturbio, algo que podría ser explicado por la historia del pastizal. En el sitio de estudio, al ser una localidad con disturbio antropogénico documentado históricamente (Rincón-Mautner 1999), las especies de plantas que viven ahí pueden estar adaptadas para los eventos recurrentes de disturbio. Al mismo tiempo, al tratarse de un pastizal semiárido, se ven obligadas a tolerar las condiciones estresantes a las que se ven expuestas. Estos factores externos habrían, a lo largo del tiempo, obligado a las especies a ser capaces de tolerar tanto el estrés como el disturbio en intensidades altas.

De acuerdo a las definiciones de Grime, se ubicaron 5 especies estrictamente ruderales (*Euphorbia indivisa*, *Dyssodia papposa*, *Evolvulus sericeus*, *Heliotropium foliosissimum*, *Aristida divaricata*), 1 especie competidora (*Stenandrium ducle*) y ninguna especie estrictamente tolerante al estrés. Algunas de las especies restantes podrían ser asignadas a estrategias secundarias, sin embargo hay otras que no pueden ser asignadas ni a una estrategia primaria ni a una secundaria ya que se encontraron en condiciones de alto estrés y disturbio. Estas especies son ejemplos que cuestionan las predicciones hechas por la teoría de las estrategias vegetales.

Sedum oteroi alcanzó su máxima abundancia bajo las condiciones de 4.5 de disturbio y 10 de estrés, es decir, a pesar de alcanzar su máxima abundancia en la condición mas estresante posible (cerca de los 0 cm de profundidad de suelo) es capaz de tolerar un disturbio moderado. Dada su capacidad de tolerar el estrés máximo, *S. oteroi* es una especie tolerante al estrés (según la teoría de Grime). Sin embargo, ya que al mismo tiempo tolera un disturbio intermedio (disturbio = 4.5), esta especie pone en entredicho la noción de que si se tolera el máximo estrés no se puede tolerar disturbio en cualquier intensidad. Por lo tanto, no existe una estrategia primaria o secundaria a la cual se pudiera asignar esta especie.

Debido a la dificultad conceptual que implica la medición del disturbio, no se puede asegurar que el disturbio máximo medido en el estudio sea en realidad el máximo posible. Por esta razón, no se pueden poner a prueba las predicciones de Grime en torno a la tolerancia al disturbio. A pesar de esto, se ubicaron especies capaces de tolerar el estrés y el disturbio en altas intensidades. Por ejemplo, *Bouteloua repens* alcanzó su máxima abundancia bajo las condiciones de 10 de disturbio y 8.1 de estrés. Por otra parte, *Talinum napiforme* alcanzó su máxima abundancia bajo las condiciones de 8.2 disturbio y 8.3 estrés. Estas especies son capaces de tolerar condiciones considerables de estrés (cerca de 5 cm de profundidad de suelo) y al mismo tiempo toleran alto disturbio. Si bien, estas especies no son evidencia de que una predicción de la teoría de Grime no se cumpla (ya que no se sabe qué tan lejos están los valores de disturbio que toleran del máximo disturbio teórico), sí resaltan la capacidad que tienen las especies de tolerar ambos factores en intensidades considerables. Se requeriría de un índice que tomara en cuenta la condición de máximo disturbio posible para poder decir con certeza que *B. repens* o *T. napiforme* dan evidencia en contra de la teoría de Grime en relación a la condición ruderal.

Una teoría debe de ser capaz de generar una serie de predicciones que se deben de cumplir para que sea válida. Una característica esencial de una teoría es que sea refutable. En este estudio se puso a prueba la teoría de Grime y se observó que dos de sus predicciones no se cumplieron: (1) Una especie tolerante al estrés máximo es incapaz de tolerar disturbio. (2) Existe un límite impuesto por el estrés y el disturbio que limita la distribución de las especies. Una tercera predicción, que una especie tolerante al disturbio máximo es incapaz de tolerar estrés, podría parecer dudosa, pero los datos no fueron concluyentes. Sí se observaron especies como *B. repens* o *T. napiforme* que toleran cantidades sustanciales de estrés a pesar de alcanzar sus máximas densidades cerca del mayor disturbio observado. Sin embargo, es difícil establecer qué tan lejos están los datos más grandes de disturbio medidos en este trabajo del máximo posible, que sería donde se ubicaría la esquina del triángulo de Grime.

Se tendrá que reevaluar el estado de la teoría, sobre todo en torno a las especies que habitan los límites del triángulo, donde la tolerancia conjunta del estrés y disturbio elevado

puede ser posible. Cabe destacar que no se propone que las plantas son capaces de distribuirse preferencialmente en cualquier sitio. Es evidente que existen lugares donde las condiciones son tan precarias que no se encontrarán plantas. Sin embargo, este estudio da evidencia de la gran capacidad de las plantas para adaptarse a condiciones que son realmente desfavorables.

6.3 Historia de vida y atributos funcionales

Una de los supuestos de los que parte la teoría de Grime es que cada estrategia presenta disyuntivas fisiológicas y morfológicas específicas. A partir de este supuesto, se espera que las plantas tengan atributos diferentes dependiendo de la estrategia a la que pertenecen. En el estudio se analizaron algunas características de las plantas estudiadas para determinar si existían grupos definidos por su tolerancia al estrés o al disturbio. Sin embargo, se observó que, para casi todas las características (ciclo de vida, estructuras de almacenamiento de agua, peso de la semillas), el disturbio no fue un factor significativo. Esto puede tener dos explicaciones. Una posibilidad es que la forma en la que se cuantificó el disturbio no fue precisa, razón por la cual esta variable al parecer no tiene efecto sobre los atributos medidos. Otra posibilidad es que no se analizaron los atributos adecuados para observar un efecto del disturbio. Por otra parte, el estrés sí fue un factor significativo para casi todas las características analizadas. Esto nos indica que la profundidad de suelo es un buen indicador de estrés y que se analizaron atributos relacionados con dicho factor.

La tolerancia al estrés

En hábitats deficientes en nutrientes o en ambientes áridos, hay pulsos de alta disponibilidad de recursos separados por periodos largos durante los cuales los recursos son escasos (Schwinning & Sala 2004). De acuerdo con la teoría de las estrategias primarias, las especies tolerantes al estrés poseen características que les permiten sobrellevar dichas fluctuaciones en la disponibilidad de recursos (Grime 1977). Dentro de estas adaptaciones se encuentran bajas tasas de crecimiento y mecanismos que permiten la explotación oportunista de las condiciones temporalmente favorables (Grime 1977, 2006). Por esta

razón se podría pensar que las plantas perennes podrían tolerar condiciones más estresantes que las anuales: al tener ciclos de vida largos, las perennes sobreviven durante los periodos adversos que median entre los pulsos favorables, de modo que la especie puede persistir (Grime 1977, Chaves et al. 2002).

Los datos confirmaron las predicciones de que las especies perennes toleran, en promedio, más estrés que las anuales. En el pastizal, algunas especies tolerantes al estrés se ubican en sitios con profundidades de suelo cercanas a cero, como en el caso de *Sedum oteroi*, *Portulaca pilosa* y *Talinum napiforme*. Bajo condiciones normales, la cantidad de agua que tienen disponible es mínima, sin embargo, cuando llueve, los sitios donde viven estas plantas suelen inundarse. Así, de un día para otro las condiciones de vida de estas plantas cambian radicalmente. Por esta razón, las especies que se distribuyen en estos sitios deben de mantener ciclos de vida más largos para poder mantenerse vivas hasta el siguiente pulso de recursos. Estos resultados dan evidencia que apoya a la teoría de Grime en relación a la tolerancia de estrés y el ciclo de vida, es decir especies con ciclos de vida largos suelen tolerar condiciones más estresantes que especies con ciclos de vida cortos. .

Otra predicción de la teoría de las estrategias adaptativas se relaciona con la presencia de órganos de almacenamiento de agua y la tolerancia al estrés. Según Grime (1977), bajo las condiciones de estrés máximo, se encontrarán principalmente especies capaces de retener los recursos. En un sitio semiárido, como el pastizal donde se llevó a cabo el estudio, tales plantas serían aquellas capaces de almacenar agua en hojas, tallos y raíces. Los resultados obtenidos confirman lo esperados: las especies (Anexo II) que cuentan con estas estructuras toleraron, en promedio, condiciones más estresantes que las especies que no las tienen. Al mismo tiempo, cuando se comparó la respuesta al estrés de las especies camefitas suculentas y no suculentas, se observaron los mismos patrones. Al tener reservorios de agua, las especies tolerantes al estrés pueden pasar más tiempo sin recibir este vital recurso, ya que retardan los efectos de la sequía (Hanscom & Ting 1977). Estos resultados dan evidencia a favor de una predicción de Grime: que los almacenes de agua son adaptaciones para vivir en suelos muy someros (es decir, en condiciones altamente estresantes). La relación positiva entre la presencia de estructuras de

almacenamiento de agua y la tolerancia al estrés también ha sido reportada por otros autores (Osmond et al. 1987, Ogburn & Edwards 2010).

Grime (1977) propone que una adaptación de las especies tolerantes al estrés es la reducción de la estatura. Esta predicción hace referencia a las plantas que toleran estrés principalmente asociado a la falta de nutrientes. Sin embargo, el estrés hídrico también ha sido asociado a la reducción de tamaño de las plantas (Baher et al. 2002). Este patrón fue observado para las especies hemicriptofitas, dentro de las cuales las plantas cespitosas pequeñas toleraron más estrés que las grandes. Para poder tener mayor biomasa se requiere una mayor cantidad de agua, nutrientes y espacio, condiciones que solo se pueden lograr si aumenta la profundidad de suelo y por lo tanto, disminuye el estrés. Los datos dan evidencia a favor de que una manera de tolerar el estrés es mediante la reducción de la estatura.

Si bien Grime no hace una predicción que relacione el peso o tamaño de las semillas con la tolerancia al estrés, otros estudios sí han encontrado tendencias en este sentido (Wulff 1986, Hendrix & Trapp 1992, Westoby et al. 2002, Khurana & Singh 2004, Moles & Westoby 2006, Lönnberg & Eriksson 2013). Algunos trabajos han encontrado que existe una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico (Wulff 1986, Westoby et al. 2002, Moles & Westoby 2006, Lönnberg & Eriksson 2013). Pero, también se ha reportado la tendencia opuesta (Hendrix & Trapp 1992, Khurana & Singh 2004). A partir de estos resultados se han propuesto disyuntivas contradictorias que relacionan el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés. Algunos sugieren que las semillas pequeñas se ven desplazadas hacia los sitios más estresantes puesto que las más grandes tienen una ventaja competitiva (Hastings 1980, Tilman 1994). Por otra parte, se ha propuesto una disyuntiva entre fecundación y tolerancia al estrés, donde las especies que producen más semillas (pero más pequeñas) son capaces de colonizar sitios con poco estrés puesto que se encuentran en mayor cantidad, mientras que las especies que producen menos semillas (pero más grandes) colonizan los sitios con mucho estrés (Muller-Landau 2010). Estas disyuntivas contradictorias muestran que aún no se ha encontrado una respuesta clara sobre la relación entre el tamaño de las semillas y la tolerancia al estrés (Eriksson 2005).

El modelo ajustado, para las 36 especies con las que se contó con su peso de semilla, sugiere que para intensidades bajas de estrés las semillas aumentan su peso. Este incremento de peso alcanzó un máximo alrededor de un valor de estrés 4, para intensidades mayores de estrés, se observó una disminución en el peso de las semillas. El hecho de que haya un aumento y luego una disminución en el peso de la semilla en relación a la tolerancia al estrés puede ser la explicación de las tendencias contradictorias que se han reportado en trabajos previos (Wulff 1986, Hendrix & Trapp 1992, Westoby et al. 2002, Khurana & Singh 2004). Es probable que dichos estudios hayan explorado ya sea intensidades bajas de estrés (donde hay un aumento en el tamaño de la semilla) o intensidades altas de estrés (donde hay una disminución en el tamaño de la semilla) pero no ambas al mismo tiempo. El presente estudio al evaluar con mayor detalle las posibles intensidades del estrés nos permite apreciar la gama de respuestas de las semillas en relación a la tolerancia al estrés. Otro resultado importante es que el modelo sugiere que el peso de las semillas alcanza un máximo a alrededor de 11 cm de profundidad. Esto indica que podría existir un peso o un rango de pesos óptimos para vivir bajo esas condiciones particulares de estrés. Este resultado apoya a algunos modelos postulados que sugieren que existe un tamaño óptimo para cualquier condición ambiental dada (Smith & Fretwell 1974, Levin & Muller-Landau 2000).

Al igual que en otras comunidades altamente diversas (Harper et al. 1970, Leishman et al. 2000, Rees & Venable 2007), los pesos de las semillas de las especies del pastizal varían mucho (dos órdenes de magnitud entre las especies estudiadas). Esta variación en tamaño de semillas dentro de las comunidades probablemente facilita la coexistencia de especies y por lo tanto el mantenimiento de comunidades diversas (Muller-Landau 2010). Los resultados obtenidos sugieren que el estrés es un factor que influye sobre el peso de las semillas. Sería interesante evaluar con mayor detenimiento el papel que juega el estrés sobre el mantenimiento de la diversidad de pesos de semillas en la comunidad y por lo tanto su papel en el mantenimiento de la diversidad.

El estudio apoya la mayor parte de las predicciones hechas por Grime en relación a la tolerancia al estrés hídrico. Se observó que conforme aumentó la tolerancia al estrés, las plantas suelen ser suculentas, poseer estructuras de almacenamiento de agua, ser perennes y reducir su tamaño. Los resultados de los pesos de las semillas, por el contrario, se oponen a lo esperado con base en otros datos reportados (Wulff 1986, Hendrix & Trapp 1992, Westoby et al. 2002, Khurana & Singh 2004). Sin embargo, el peso máximo encontrado sugiere que se requieren más estudios para conocer el efecto del peso de las semillas sobre la tolerancia al estrés; ya que el espectro de posibles respuestas parece ser más amplio de lo esperado.

La tolerancia al disturbio

Grime (1977) define el disturbio como aquellas condiciones que propician la destrucción parcial o total de la biomasa. Así mismo, propone que las especies ruderales poseen atributos compartidos que las caracterizan. Una de estas predicciones es que las especies ruderales tendrán bajas estaturas y hojas pequeñas, lo que se debe a que de esta manera se reduce la probabilidad de que se vean afectadas por un evento de disturbio. Al mismo tiempo, puesto que estas especies asignan una gran parte de sus recursos a la producción de semillas, su crecimiento se ve mermado. Otros estudios (Lavorel et al. 1999, Louault et al. 2005) han dado evidencia a favor de una disyuntiva entre la tolerancia al disturbio y el tamaño de la planta y la ubicación de sus meristemas. A pesar de que el disturbio por sí solo no afectó significativamente a los atributos medidos, sí lo hizo en conjunto con el estrés, lo que permitió poner a prueba algunas predicciones hechas por Grime.

Las hemicriptofitas, aquellas especies que poseen meristemas sobre o cerca del suelo, se ubicaron en valores de disturbio de 6 en adelante. Esta tendencia concuerda con lo predicho por Grime en cuanto a que el disturbio rara vez daña los meristemas de estas especies, pues están cercanos al suelo. Sin embargo, los resultados obtenidos para las geofitas no concuerda con lo esperado. Estas especies poseen meristemas subterráneos bien protegidos, por lo que se podría pensar que tolerarían altas intensidades de disturbio. Sin embargo, este grupo se ubicó en condiciones de estrés bajo y disturbio intermedio. Este

resultado da evidencia en contra de una predicción de la teoría de las estrategias adaptativas (Grime 1977) y de otros estudios que han encontrado una relación positiva entre la abundancia de geofitas y la intensidad del disturbio (Gómez-García et al. 2009), sin embargo, dichas tendencias pueden ser exclusivas del sistema de estudio analizado. Las camefitas, aquellas especies que poseen meristemos en tallos persistentes ≥ 1 cm y entre 20 y 30 cm por encima del suelo, se disponen en condiciones de disturbio de intermedio a alto y estrés variable. Nuevamente, esta distribución se contrapone a lo propuesto por Grime (y confirmado en otros estudios; Dale et al. 2002), ya que al tener tallos más altos que las otras plantas, estas especies serían las más afectadas por algunos tipos de disturbio.

Grime no hace una predicción que relacione directamente la presencia de rosetas y la tolerancia al disturbio, pero se esperaría que estas toleraran mejor el disturbio debido a la posición basal de sus meristemos. Esto ha sido confirmado en otros estudios (McIntyre et al. 1995, Lavorel et al. 1999, Fidelis et al. 2008), donde, además, las plantas escaposas generalmente se ven fuertemente perjudicadas por el disturbio. Los resultados obtenidos en este trabajo no dan evidencia que apoye lo previamente reportado. Sorprendentemente, las plantas con roseta toleraron condiciones de menor disturbio que las que poseen semirrosetas y que las que carecen de ellas. Como se observó en los casos de *Muhlenbergia peruviana* (con roseta) que toleró disturbio = 3.9, *Aristida adscensionis* (con semirroseta) que toleró disturbio = 5.2 y *Digitaria bicornis* (sin roseta) que toleró disturbio = 7.7. Sin embargo, cuando se compararon las especies escaposas con las reptantes, sí se observaron resultados esperados: las reptantes toleraron condiciones de mayor disturbio que las escaposas.

Otra predicción que Grime hace en torno a la tolerancia al disturbio se refiere al ciclo de vida. Se propone que las especies ruderales son, en su mayoría, especies anuales. Al tener ciclos de vida rápidos, estas especies reducen la probabilidad de que durante su vida experimenten un evento de disturbio (Grime 1977). Las terofitas, plantas con ciclo de vida anual, se ubicaron en condiciones de disturbio de intermedias a elevadas (disturbio = 3.9 – 10) y de estrés bajas a intermedias (estrés = 0 – 6.4). Este tendencia concuerda con lo propuesto por Grime, así como con otros estudios (McIntyre et al. 1995) que han

encontrado una relación positiva entre la abundancia de especies terofitas y la intensidad del disturbio a la que se ven sometidas. Al mismo tiempo, dado que son especies anuales, se esperaría que su tolerancia al estrés fuera baja (Grime 1977). Los datos apoyan esta hipótesis, ya que se encuentran desplazadas hacia intensidades de estrés bajo. Cabe destacar que el efecto que tiene el disturbio sobre las anuales únicamente se observó con la clasificación de Raunkiaer (1934), ya que una simple distinción entre anuales y perennes fue incapaz de encontrar diferencias significativas.

Uno de los atributos que ha sido relacionado con la tolerancia al disturbio es el tamaño de las semillas producidas (Grime 1977, Boutin y Keddy 1993, Bullock et al. 1995, Hammond Y Brown 1995, Eriksson Y Erksson 1997, Lavorel et al. 1997). Para esta variable, se esperaría que conforme aumenta en intensidad, el peso de las semillas disminuyera (Grime 1977, Jakobsson & Eriksson 2000). Quizá se podría medir el número de semillas producidas según la especie o cuantificar la inversión reproductiva por especie. Estas mediciones podrían darnos un mejor entendimiento sobre el papel que juega el disturbio sobre la reproducción.

Este estudio apoya algunas de las predicciones hechas por Grime en relación a la tolerancia al disturbio. En términos generales, conforme aumentó la tolerancia al disturbio, el tamaño de las plantas se redujo, los meristemas se encontraron cercanos al suelo, y el ciclo de vida de las plantas se aceleró. Sin embargo, no se observaron patrones que concuerden con lo predicho por Grime en torno a la presencia de rosetas y a la presencia de meristemas subterráneos. Las predicciones en torno al tamaño de las semillas tampoco correspondieron con lo esperado.

6.4 Las estrategias adaptativas

La teoría de Grime clasifica a las plantas en tres grandes estrategias. Esta clasificación ha sido útil para estudiar el efecto del cambio climático sobre la vegetación (Grime et al. 2000, Grime et al. 2008, Fridley et al. 2011), así como para entender cómo se ensamblan las comunidades de acuerdo a la tolerancia al estrés y al disturbio (Loreau et al. 2001). El

trabajo de Grime tiene un gran valor para la ecología en general. No solo se identificaron tres factores que afectan de manera directa a la vegetación (estrés, disturbio y competencia), sino se postuló el uso de atributos fáciles de medir para predecir la respuesta de las plantas a ambas variables. El resultado es una teoría elegante y simple. A pesar de esto, es una teoría que ha sido muchas veces criticada por su falta de evidencia cuantitativa, así como por su carencia de un método práctico de aplicación (Pierce et al. 2013).

Se requiere una revisión de la teoría donde se pongan a prueba sus predicciones. Dichas pruebas sólo se podrán lograr mediante la cuantificación de los factores esenciales de la teoría: el estrés y el disturbio. El uso de atributos funcionales es sumamente atractivo; sin embargo, su utilidad dentro de la teoría debe de estar justificada. Así mismo, es muy probable que los indicadores utilizados por Grime no sean suficientes para explicar la variación de la vegetación (Laughlin 2014).

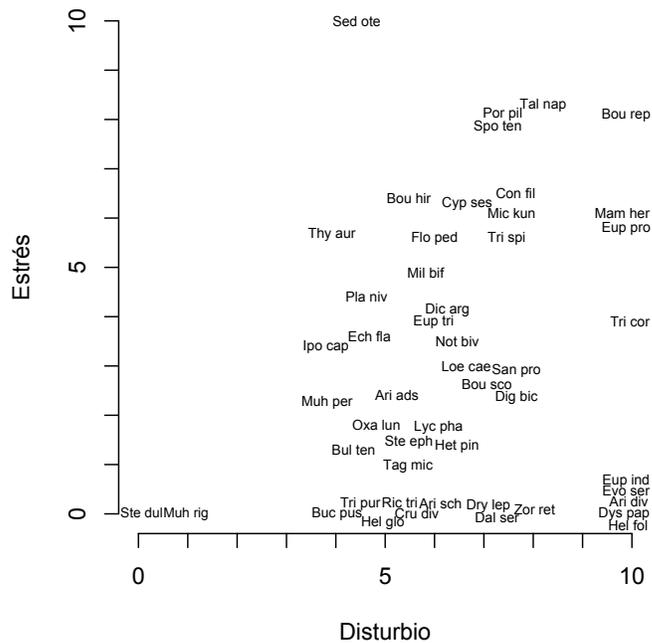
La ecología necesita teorías sólidas que nos permitan identificar las variables realmente importantes. Dichas teorías deben de ser refutables y en caso de que sus predicciones no se cumplan, debe reevaluarse de su veracidad o bien determinar bajo qué condiciones mantienen su validez. Solo mediante la implementación de teorías consistentes podremos avanzar nuestro poder predictivo y por ende nuestro entendimiento de los fenómenos que estudiamos.

7. Conclusiones

Las conclusiones principales del trabajo son:

- No existen condiciones de estrés y disturbio que limiten la distribución de 50 especies herbáceas en el pastizal estudiado, por lo que el límite implícito en el triángulo de Grime no se observó para esta comunidad. Así mismo, se observó en al menos una especie, una respuesta no predicha por la teoría de las estrategias primarias.
- Se pueden utilizar cuantificaciones directas de estrés y disturbio para posicionar las especies dentro del triángulo de Grime. Se propone reevaluar los métodos actuales que utilizan atributos funcionales para llevar a cabo la clasificación.
- La posición de las especies en los gradientes de estrés y disturbio estuvo determinada por una serie de características relacionadas a sus historia de vida y atributos funcionales. Sin embargo para otros atributos no se encontró ninguna relación.
- Conforme aumenta la tolerancia al estrés, las plantas suelen ser suculentas, poseer estructuras de almacenamiento de agua, ser perennes y reducir su tamaño.
- Conforme aumenta la tolerancia al disturbio, las plantas reducen su tamaño, disponen sus meristemas cerca del suelo y aceleran su ciclo de vida.
- El peso de las semillas disminuye conforme aumenta el nivel de estrés tolerado. Así mismo, se ubicó un punto máximo de tamaño de semilla a los 11 cm de profundidad de suelo, después del cual su tamaño comienza a disminuir.
- Existe evidencia para pensar que el estrés y disturbio son factores importantes que pueden afectar el camino evolutivo que una especie seguirá. Sin embargo, se

demuestra que hay especies capaces de tolerar condiciones elevadas de ambos factores y que no todas las predicciones entorno a los atributos funcionales se cumplen para las especies evaluadas.



Anexo I. Condiciones de estrés y disturbio que propician la máxima abundancia de las 50 especies de hierbas estudiadas. Los nombres de las especies se abrevian utilizando las tres primeras letras del género seguidas por las tres primeras letras de la especie. La condición de máxima abundancia se ubica en el espacio que separa las dos palabras. Cabe destacar que las cinco especies que se ubican en la esquina inferior derecha, alcanzan su máxima abundancia en la condición de estrés 0 y disturbio 10.. Las abreviaturas significan: Ari ads = *Aristida adscensionis*, Ari div = *Aristida divaricata*, Ari sch = *Aristida schiedeana*, Bou hir = *Bouteloua hirsuta*, Bou rep = *Bouteloua repens*, Bou sco = *Bouteloua scorpioides*, Buc pus = *Buchnera pusilla*, Bul ten = *Bulbostylis tenuifolia*, Con fil = *Conyza filaginoides*, Cru div = *Crusea diversifolia*, Cyp ses = *Cyperus seslerioides*, Dal ser = *Dalea sericea*, Dic arg = *Dichondra argentea*, Dig bic = *Digitaria bicornis*, Dry lep = *Drymaria leptophylla*, Dys pap = *Dyssodia papposa*, Ech fla = *Echeandia flavescens*, Eup ind = *Euphorbia indivisa*, Eup pro = *Euphorbia prostrata*, Eup tri = *Euphorbia tricolor*, Evo ser = *Evolvulus sericeus*, Flo ped = *Florestina pedata*, Hel fol = *Heliotropium foliosissimum*, Hel glo = *Helianthemum glomeratum*, Het pin = *Heterosperma pinnatum*, Ipo cap = *Ipomoea capillacea*, Loe cae = *Loeselia caerulea*, Lyc pha = *Lycurus phalaroides*, Mam her = *Mammillaria hernandezzi*, Mic kun = *Microchloa kunthii*, Mil bif = *Milla biflora*, Muh per = *Muhlenbergia peruviana*, Muh rig = *Muhlenbergia rigida*, Not biv = *Nothoscordum bivalve*, Oxa lun = *Oxalis lunulata*, Pla niv = *Plantago nivea*, Por pil = *Portulaca pilosa*, Ric tri = *Richardia tricocca*, San pro = *Sanvitalia procumbens*, Sed ote = *Sedum oteroi*, Spo ten = *Sporobolus tenuissimus*, Ste dul = *Stenandrium ducele*, Ste eph = *Stevia ephemera*, Tag mic = *Tagetes micrantha*, Tal nap = *Talinum napiforme*, Thy aur = *Thymophylla aurantiaca*, Tri cor = *Tridax coronopifolia*, Tri pur = *Tripogandra purpurascens*, Tri spi = *Tripogon spicatus*, Zor ret = *Zornia reticulata*.

Anexo II. Base de datos del estudio. Para cada especie se especifica el tipo de modelo que se ajustó (* = Modelo aditivo generalizado † = Modelo mixto aditivo generalizado Δ = con interacciones disturbio-estrés), las condiciones de disturbio y estrés que propician su máxima abundancia, el ciclo de vida que poseen (A = Anuales y P = Perennes), si cuentan con estructuras de almacenamiento (sin y con), si cuentan con metabolismo C4 (sin y con), la forma de vida a la que pertenecen (según Raunkiear 1934) así como su subclasificación (E s/R = Escaposa sin roseta, ESR = Escaposa con semirroseta, ER = Escaposa con roseta, R = Reptante, B= Con bulbo o rizoma, E = Escaposa, CC = Cespitosa chica, CG = Cespitosa grande, NS = No suculenta, S = Suculenta) y el peso de sus semillas (g).

Especie	Disturbio	Estrés	Ciclo de Vida	Estructuras de almacenamiento de agua	Metabolismo C4	Forma de Vida	Forma de Vida (subclasificación)	Peso de semilla (g)
<i>Aristida adscensionis</i> *	5.2	2.4	A	Sin	Con	Terofita	ESR	0.000375
<i>Aristida divaricata</i> *Δ	10	0.0	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CG	0.000592
<i>Aristida schiedeana</i> *	5.9	0.0	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CG	0.001244
<i>Bouteloua hirsuta</i> *Δ	5.6	6.4	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000516
<i>Bouteloua repens</i> *Δ	10	8.1	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000476
<i>Bouteloua scorpioides</i> †Δ	7.1	2.6	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000426
<i>Buchnera pusilla</i> *Δ	4.3	0.0	A	Sin	Con	Terofita	E s/R	-
<i>Bulbostylis tenuifolia</i> *	4.4	1.3	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000138
<i>Conyza filaginoides</i> †Δ	7.8	6.5	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000192
<i>Crusea diversifolia</i> *Δ	5.3	0.0	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000609
<i>Cyperus seslerioides</i> *Δ	6.7	6.3	P	Con	Con	Geofita	B	0.000048
<i>Dalea sericea</i> *Δ	7.3	0.0	P	Sin	Sin	Terofita	R	0.000960
<i>Dichondra argentea</i> †Δ	6.3	4.1	P	Sin	Sin	Hemicriptofita	R	-
<i>Digitaria bicornis</i> *Δ	7.7	2.4	A	Sin	Con	Terofita	E s/R	0.000578
<i>Drymaria leptophylla</i> *	7.2	0.0	A	Sin	Con	Terofita	E s/R	0.000046
<i>Dyssodia papposa</i> †	10	0.0	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000616
<i>Echeandia flavescens</i> *Δ	4.8	3.6	P	Sin	Sin	Geofita	B	-

<i>Euphorbia indivisa</i> †	10	0.0	A	Sin	Con	Terofita	R	-
<i>Euphorbia prostrata</i> †Δ	10	5.8	A	Sin	Con	Terofita	R	-
<i>Euphorbia tricolor</i> *Δ	6.1	3.9	P	Sin	Con	Camefita	NS	-
<i>Evolvulus sericeus</i> *Δ	10	0.0	A	Sin	Sin	Hemicriptofita	R	-
<i>Florestina pedata</i> *Δ	6.0	5.6	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000249
<i>Heliotropium foliosissimum</i> †Δ	10	0.0	P	Sin	Con	Hemicriptofita	R	-
<i>Helianthemum glomeratum</i> *	5.0	0.0	P	Sin	Con	Camefita	NS	0.003440
<i>Heterosperma pinnatum</i> *	6.3	1.5	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.001042
<i>Ipomoea capillacea</i> *	3.8	3.4	P	Con	Sin	Geofita	B	0.007326
<i>Loeselia caerulea</i> *Δ	6.8	3.0	P	Sin	Sin	Hemicriptofita	R	0.000521
<i>Lycurus phalaroides</i> †Δ	6.2	1.6	P	Sin	Sin	Camefita	NS	0.000156
<i>Mammillaria hernandezzi</i> *Δ	10	6.1	P	Con	Sin	Camefita	S	-
<i>Microchloa kunthii</i> †Δ	7.6	6.1	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000130
<i>Milla biflora</i> *Δ	5.9	4.9	P	Con	Sin	Geofita	B	0.002026
<i>Muhlenbergia peruviana</i> *	3.9	2.3	A	Sin	Con	Terofita	ER	0.000127
<i>Muhlenbergia rigida</i> *Δ	0.9	0.0	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CG	0.000102
<i>Nothoscordum bivalve</i> *	6.5	3.5	P	Con	Sin	Geofita	B	-
<i>Oxalis lunulata</i> *Δ	4.9	1.8	P	Con	Sin	Geofita	B	-
<i>Plantago nivea</i> *Δ	4.7	4.4	P	Sin	Sin	Hemicriptofita	E	0.001878
<i>Portulaca pilosa</i> *	7.5	8.0	P	Con	Con	Camefita	S	-
<i>Richardia tricocca</i> *Δ	5.1	0.0	P	Sin	Sin	Hemicriptofita	R	0.001015
<i>Sanvitalia procumbens</i> *Δ	7.7	2.9	A	Sin	Sin	Terofita	R	0.000458
<i>Sedum oteroi</i> *Δ	4.5	10	P	Con	Sin	Camefita	S	0.000030
<i>Sporobolus tenuissimus</i> *Δ	7.4	7.9	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000064

<i>Stenandrium ducle</i> * Δ	0.0	0.0	P	Con	Sin	Geofita	B	-
<i>Stevia ephemera</i> * Δ	5.6	1.5	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000352
<i>Tagetes micrantha</i> *	5.5	10	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000366
<i>Talinum napiforme</i> *	8.2	8.3	P	Con	Sin	Camefita	S	0.000116
<i>Thymophylla aurantiaca</i> *	4.0	5.7	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000145
<i>Tridax coronopifolia</i> * Δ	10	3.9	A	Sin	Sin	Terofita	ESR	0.000586
<i>Tripogandra purpurascens</i> †	4.5	0.0	A	Sin	Sin	Terofita	E s/R	0.000894
<i>Tripogon spicatus</i> * Δ	7.5	5.6	P	Sin	Con	Hemicriptofita	CC	0.000065
<i>Zornia reticulata</i> * Δ	7.8	0.0	A	Sin	Sin	Terofita	R	-

9. Literatura Citada

- Adler, D., Murdoch, D, Nenadic, O., Urbanek, S., Chen, M., Gebhardt, A., Bolker, B., Csardi, G., Strzelecki, A & A. Senger. 2014. rgl: 3D visualization device system (OpenGL). R package version 0.93.1098. <http://CRAN.R-project.org/package=rgl>
- Baher, Z.F., Mirza, M., Ghorbanli, M. & M. Bagher Rezaii. 2002. The influence of water stress on plant height, heral and essential oil yield and composition in *Satureja hortensis* L. *Flavour and Fragrance Journal* 17: 275–277.
- Bastow, J. & W. Lee. 2000. C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticism, and relation to other theories. *OIKOS* 91: 77–96.
- Belcher, J.W., Keddy, P.A. & L. Twolan-Strutt. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83: 673–682.
- Bilton, M.C., Whitlock, R., Grime, J.P., Marion, G. & R.J. Pakeman. 2010. Intraspecific trait variation in grassland plant species reveals fine-scale strategy trade-offs and size differentiation that underpins performance in ecological communities. *Botany* 88: 939–952.
- Bornhofen, S., Barot, S. & C. Lattud. 2011. The evolution of CSR life-history strategies in a plant model with explicit physiology and architecture. *Ecological Modelling* 222: 1–10.
- Boutin, C. Y P.A. Keddy. 1993. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science* 4: 591–600.
- Bullock, J.M., Clear Hill, B., Silvertown, J. Y M. Sutton. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *OIKOS* 72: 273–282.
- Campbell, D & J. Grime. 1992. An Experimental Test of Plant Strategy Theory. *Ecology* 73: 15–29.
- Cerbolini, B.E.L., Brusa, G., Ceriani, R.M., De Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. 2010. Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology* 210(2): 253–261.
- Chapin, F.S., Schulze, E.D. & H.A. Mooney. 1990. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423–447.

- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P, Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T. & C. Pinheiro. 2002. How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany* 89(7): 907–916.
- Coelli, C. & A. Henningsen. 2013. frontier: Stochastic Frontier Analysis. R package version 1.1-0. <http://CRAN.R-Project.org/package=frontier>.
- Coomes, D.A. & P.J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18: 283–291.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Crain, C.M., Silliman, B.R, Bertness, S.L. & M.D. Bertness. 2004. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology* 85(9): 2539–2549.
- Craine, J.M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93: 1041–1052.
- Cruz-Cisneros, R. & J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México* 22: 19–84.
- Dale, V.H., Beyeler, S.C. & B. Jackson. 2002. Understory vegetation indicators of anthropogenic disturbance in longleaf pine forests at Fort Benning, Georgia, USA. *Ecological Indicators* 1: 155–170.
- Diaz, S., Noy-Mier, I. & M. Cabido. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497–508.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Flaczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & B. Campbell. 2007. Plant trait responses to grazing — a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Eriksson, Å Y O. Eriksson. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany* 17: 469–482.
- Eriksson, O. 2005. Game theory provides no explanation for seed size variation in grasslands. *Oecologia* 144: 98–105.

- Fidelis, A., Overbeck, G., DePatta Pillar, V. & J. Pfadenhauer. 2007. Effects of disturbance on population biology of the rosette species *Eryngium horridum* Malme in grasslands in southern Brazil. *Plant Ecology* 195(1): 55–67.
- Fridley, J.D., Grime, J.P., Askew, A.P., Moser, B. & C.J. Stevens. 2011. Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland. *Global Change Biology* 17 (5): 2002–2011.
- García, H. 1996. La carpinocultura en la mixteca oaxaqueña: Orígenes. *Ciencias* 44: 28–31.
- Geritz, S.A.H., Meijden, E.V.D. & J.A.J. Metz. 1999. Evolutionary Dynamics of Seed Size and Seedling Competitive Ability. *Theoretical Population Biology* 55: 324–343.
- Gill, R.A. & I.C. Burke. 2002. Influence of soil depth on the decomposition of *Bouteloua gracilis* roots in the shortgrass steppe. *Plant and Soil* 241(2): 233–242.
- Gómez-García, D., Azorín, J. & A.J. Aguirre. 2009. Effects of small-scale disturbances and elevation on the morphology, phenology and reproduction of a successful geophyte. *Journal of Plant Ecology* 2: 13–20.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250 (5461): 26–31.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime, J.P. 2006. Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. Segunda Edición. Wiley: EUA. pp. 456.
- Grime, J.P., Brown, V.K., Thompson, K., Masters, G.J., Hillier, S.H., Clarke, I.P., Askew, A.P., Corker, D. & J.P. KIELTY. 2000. The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science* 289: 762–764.
- Grime, J.P., Fridley, J.D., Askew, A.P., Thompson, K., Hodgson, J.G. & C.R. Bennett. 2008. Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(29): 10028–10032.
- Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E. & H. Santiago-Romero. 2010. La transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta oaxaqueña desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar* 14: 61–68.

- Guisan, A., Edwards T. & T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157: 89–100.
- Haferkamp, M. 1987. Environmental Factors Affecting Plant Productivity. En: Achieving Efficient Use of Rangeland Resources. R.S. White & R.E. Short (Eds). Montana Agr. Exp. Sta. pp 27–36.
- Hair, J.F., Babin, B.J., Anderson, R.E. & R.L. Tatham. 2006. Multivariate data analysis. Vol 6. Upper Saddle River, NJ. Pearson Prentice Hall. pp 816.
- Hammond, D.S. & V.K. Brown. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76(8): 2544–2561.
- Hanscom, Z. & I.P. Ting. 1977. Responses of Succulents to Plant Water Stress. *Plant Physiology* 61: 327–330.
- Harper, J.L., Lovell, P.H., & K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327–356.
- Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18: 363–373.
- Hendrix, S.D. & E.J. Trapp. 1992. Population demography of *Pastinaca sativa* (Apiaceae): effects of seed mass on emergence, survival and recruitment. *American Journal of Botany* 79: 365–375.
- Hobbs, R & L. Huenneke. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology* 6: 324–337.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & K. Thompson. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *OIKOS* 85: 282–294.
- Jakobsson, A. & O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling scale and recruitment in grassland plants. *OIKOS* 88: 494–502.
- James, G., Witten, D., Hastie, T. & R. Tibshirani. 2013. An introduction to statistical learning. Vol 112. *New York: Springer*.
- Jobbágy, E.G. & R.B. Jackson. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53: 51–77.
- Jolliffe, I. 2014. Principal Component Analysis. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*.

- Khurana, E. & J.S. Singh. 2004. Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology* 20(4): 385–396.
- Körner, C. 2003. Limitation and stress – always or never? *Journal of Vegetation Science* 14: 141–143.
- Kumbhakar S & C. Knox. 2000. Stochastic Frontier Analysis. *Cambridge University Press*. pp 8–11.
- Laughlin, D.C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology* 102: 186–193.
- Lavorel, S., McIntyre, S. & K. Grigulis. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10: 661–672.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. Y T.D.A Forbes. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12(12): 474–478.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & M. Westoby. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. En: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International. 2da edición. pp. 31–57.
- Levin, S.A. & H.C. Muller-Landau. 2000. The evolution of dispersal and seed size in plant communities. *Evolutionary Ecology Research* 2: 409–435.
- Lönnberg, K. & O. Eriksson. 2013. Rules of the seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *OIKOS* 122: 1080–1084.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & D.A. Wardle. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804–808.
- Lortie, C., Brooker, R., Kikvidze, Z., & M. Callaway. 2004. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science* 15: 577–580.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E. & J.F. Soussana. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151–160.

- Martorell, C. & E. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199-207.
- Martorell, C. & E. Peters. 2009. Disturbance-Response Analysis: a Method for Rapid Assessment of the Threat to Species in Disturbed Areas. *Conservation Biology* 23: 377–387.
- Martorell, C. & M. Martínez-López. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos* 123(2): 225–231.
- Martorell, C. & R. Freckleton. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102: 74–85.
- Martorell, C., Garcillán, P. & F. Casillas. 2012. Ruderality in extreme-desert cacti? Population effects of anthropogenic disturbance on *Echinocereus lindsayi*. *Population Ecology* 54: 335–346.
- Martorell, C. Montañana, D. Ureta, C. & M. Mandujano. 2015. Assessing the importance of multiple threats to an endangered globose cactus in Mexico: Cattle grazing, looting and climate change. *Biological Conservation* 181: 73–81.
- McIntyre, S., Lavorel, S., & R.M. Tremont. 1995. Plant Life-History Attributes: Their Relationship to Disturbance Response in Herbaceous Vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31–44.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & T.D.A Forbes. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621–630.
- Moles, A.T. & M. Westoby. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113: 91–105.
- Muller-Landau, H. 2010. The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *PNAS* 107: 4242–4247.
- Mulroy, T.W. & P.W. Rundel. 1977. Annual Plants: Adaptations to Desert Environments. *BioScience* 27: 109–114.
- Ogburn, R.M. & E.J. Edwards. 2010. The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants En: *Advances in Botanical Research* 55: 180–219.

- Osmond, C.B., Austin, M.P., Berry, J.A., Billings, W.D., Boyer, J.S., Dacey, J.W.H., Nobel, P.S., Smith, S.D. & W.E. Winner. 1987. Stress Physiology and the Distribution of Plants. *BioScience* 37: 38–48.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & J.H.C. Cornelissen. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3): 167-234.
- Peterson, C.J. & S.T.A. Pickett. 1995. Forest reorganization – a case-study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology* 76: 763–774.
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I. & B. Cerabolini. 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27: 1002–1010.
- Putz, F.E. & C.D. Canham. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands – root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* 49: 267–275.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., & G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311–326.
- Raunkiaer, C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. *London: Clarendon*. 632 pp.
- Rees, M. & D.L. Venable. 2007. Why do big plants make big seeds? *Journal of Ecology* 95: 926–936.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J.M., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M.B., Walters. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*. 164: 143–164.
- Richardson, D.M. & Bond, W.J. 1991. Determinants of Plant Distribution: Evidence from Pine Invasions. *The American Naturalist* 137(5): 639–668.

- Rincón-Mautner, C. 1999. Man and the environment in the Coixtlahuaca Basin of Northwestern Oaxaca, Mexico: two thousand years of historical ecology. Ph.D. thesis. University of Texas, Austin.
- Schwinning, S. & O.E. Sala. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 211–220.
- Singh, S.P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* 25(1): 1–2
- Smith, C. & S. Fretwell. 1974. The Optimal Balance between Size and Number of Offspring. *The American Naturalist* 108: 499–506.
- Stanton, M.L., Roy, B.A. & D.A. Thiede. 2000. Evolution in stressful environments. Phenotypic variability, phenotypic selection and response to selection in five distinct environmental stresses. *Evolution* 54: 93–111.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51(1): 3–47.
- Suding, K., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Golberg, D., Hooper, D. Jackson, S.T. & M.L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14: 1125–1140.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- Villareal-Barajas, T. & C. Martorell. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science* 20: 1027–1040.
- Watt, A.D. 1998. Measuring disturbance in tropical forests: A critique of the use of species-abundance models and indicator measures in general. *Journal of Applied Ecology* 35(3): 467–469.
- Wedin, D.A., Tieszen, L.L., Dewey, B. & J. Pastor. 1995. Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. *Ecology* 76(5): 1383–1392.
- Wedin, D.A. & D. Tilman. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84: 433–441.

- Wedin, D.A. & D.G. Tilman. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* 63: 199–229.
- Wedin, D.A. & D. Tilman. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274: 1720–1723.
- Westoby M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Wilson, S.D. & P.A. Keddy. 1986. Species Competitive Ability and Position Along a Natural Stress/Disturbance Gradient. *Ecology* 67(5): 1236–1242.
- Wood, S.N. 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association* 99: 673–686.
- Wulff, R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium Paniculatum*; II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74(1): 99–114.