



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISYUNTIVAS EN EL REQUERIMIENTO DE
RECURSOS COMO MECANISMO NECESARIO
PARA LA COEXISTENCIA EN PASTIZALES
SEMIÁRIDOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

FERNANDA ARIZBETH
BORJAS ORDUÑO

TUTOR:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

CIUDAD DE MÉXICO 2021



AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de esta tesis y su extraordinario apoyo durante la realización de la misma.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por el apoyo brindado al proyecto IN212618 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado, con el cual se financió el presente trabajo.

A los técnicos académicos Diego García Meza y Marco Antonio Romero Romero de los laboratorios de Ecología de Ambientes Limitantes y de Ecología y Diversidad Vegetal, por su apoyo técnico en campo y en el laboratorio.

A mis sinodales la M. en C. Irene Pisanty Baruch, el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, la M. en C. Verónica Noemí Zepeda Martínez y la Dra. Silvia Castillo Argüero, por sus valiosas observaciones y mejoras a esta tesis.

A las comunidades de Concepción Buenavista, San Antonio Abad, San Francisco Teopan y Tepelmeme Villa de Morelos, Oaxaca por permitir el trabajo en campo para la obtención de los datos utilizados para realizar esta tesis.

A mis compañeros de trabajo Diego Pérez, Emiliano Romero, Carmen Vázquez, Alejandra Martínez, Diego García, Fernanda Herce e Ian Xul, por su invaluable apoyo en el trabajo de campo.

ÍNDICE

1. RESUMEN	5
2. INTRODUCCIÓN.....	7
2.1. Coexistencia de especies	7
2.2. La competencia en comunidades ecológicas	8
2.3. Modelo de Tilman de competencia por recursos	8
2.4. Disyuntivas como mecanismo de coexistencia	14
2.5. Hipótesis	16
2.6. Objetivos.....	16
2.6.1. General	16
2.6.2. Particulares.....	16
3. MÉTODOS	17
3.1. Obtención de datos	17
3.1.1. Zona de estudio.....	17
3.1.2. Obtención de valores de requerimiento mínimo de recursos (R^*)	18
3.2. Validación de los métodos de estimación de valores de R^*	20
3.2.1. Criterios de estimación de valores de R^* en campo.....	20
3.2.2. Simulaciones computacionales.....	21
3.3. Señal filogenética	22
3.4. Relaciones entre los valores de R^*	23
3.5. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos	24
4. RESULTADOS	27
4.1. Validación de métodos de estimación de R^*	27
4.2. Señal filogenética	28
4.3. Relación entre los valores de R^* de distintos recursos.....	29
4.4. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos	31
5. DISCUSIÓN	33

5.1. Validación de métodos de estimación de R^*	33
5.2. Señal filogenética	35
5.3. Relación entre los valores de R^* de distintos recursos	35
5.4. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos	37
6. CONCLUSIONES	39
7. APÉNDICE A	41
7.1. Generación de parámetros para la resolución de ecuaciones.....	41
7.2. Error asociado a las estimaciones de valores de R_s^*	45
7.3. Disyuntivas entre los valores de R_s^* y \widehat{R}^*	45
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46

1. RESUMEN

La coexistencia de especies que compiten por un mismo recurso es un problema muy estudiado en ecología, ya que los modelos simples y los experimentos bajo condiciones controladas suelen desembocar en la extinción de todas o de muchas de las especies excepto la mejor competidora (Gause, 1934; Levin, 1970). El modelo de Tilman de utilización diferencial de recursos (Tilman, 1982) es un modelo mecanístico de competencia que establece que las especies compiten a través del uso de recursos compartidos. El resultado de la competencia puede ser predicho por el rasgo R^* , el cual representa el valor mínimo de concentración de recurso que una especie requiere para mantener su tasa de crecimiento positiva; aquella especie con el menor requerimiento es considerada la mejor competidora para dicho recurso (Tilman, 2007). Tilman propone la existencia de disyuntivas entre las capacidades competitivas de las especies por recursos, de forma que la coexistencia es posible si cada especie es mejor competidora para un recurso distinto y está limitada por un recurso diferente. Además, Tilman plantea que es necesario que exista heterogeneidad ambiental en la disponibilidad relativa de diferentes recursos que permita la coexistencia de las especies.

El objetivo del presente estudio fue determinar si existen disyuntivas en el requerimiento de recursos y heterogeneidad espacial en la disponibilidad relativa de los mismos que favorezcan la coexistencia de numerosas especies vegetales en dos pastizales semiáridos de suelos contrastantes del norte de Oaxaca: uno calcícola y otro sobre toba ácida. Se estimaron los valores de R^* de 61 especies comunes en los pastizales a partir de las concentraciones de recursos en el suelo donde crecen para evaluar las relaciones entre los requerimientos e identificar las disyuntivas teóricas propuestas por Tilman. Asimismo, se llevaron a cabo simulaciones computacionales con comunidades artificiales utilizando las ecuaciones principales del modelo para validar el método empleado para obtener los valores de R^* . Finalmente, se determinó la existencia de un gradiente en la disponibilidad relativa de recursos en los pastizales de estudio, mediante el cálculo de la desviación estándar y el índice de equitatividad de los cocientes de cada par de recursos en los sitios analizados.

Los resultados obtenidos mostraron una fuerte tendencia colectiva de los requerimientos de recursos a correlacionarse negativamente en ambos tipos de pastizal, lo que es consistente con la disyuntiva esperada de acuerdo con la teoría. Al evaluar individualmente las relaciones entre los R^* de recursos se encontró que únicamente el potasio y el agua disponible presentaron una tendencia negativa en sus correlaciones con otros recursos en pastizales de toba. En pastizales de caliza, la mayoría de los valores de R^* presentó tendencias

negativas en sus correlaciones con otros recursos (exceptuando el cobre y la precipitación). Respecto a la existencia de un gradiente continuo en la disponibilidad relativa de recursos que aloje la posibilidad de diferenciación en el requerimiento, se encontró que aquellos recursos que presentan una variación gradual en su cociente de concentración en el suelo no son los mismos para los cuales se detectó la existencia de disyuntivas en los valores de R^* .

Se concluyó que existen disyuntivas en el requerimiento de recursos entre las especies que habitan los pastizales de toba y de caliza, siendo más contundente la diferenciación en éstos últimos. Esta diferenciación representa una condición necesaria pero no suficiente para la coexistencia de numerosas especies, ya que para que sea posible la coexistencia es también necesario que cada especie consuma más del recurso que más la limita y que exista un hábitat heterogéneo que permita las diferenciaciones en el requerimiento y consumo.

La contribución del presente trabajo no se limita a contextualizar en un sistema natural el modelo de utilización diferencial de recursos, si no que permite vislumbrar que las disyuntivas teóricas propuestas por Tilman pueden observarse también en sistemas vegetales de gran diversidad específica.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Coexistencia de especies

La coexistencia de especies en un área determinada y su presencia a través del tiempo representan preguntas fundamentales en la ecología de comunidades. ¿Cómo es posible que numerosas especies coexistan compitiendo por los mismos recursos? ¿Cómo pueden coexistir especies tan parecidas ecológicamente cuando de acuerdo con el Principio de Gause no hay dos especies que puedan ocupar el mismo nicho? (Gause, 1934) ¿Por qué no ocurre la exclusión competitiva, dejando solo a aquella especie con la mayor capacidad competitiva? Estas son preguntas que han fascinado durante mucho tiempo a los ecólogos y biólogos evolutivos, particularmente debido a la increíble diversidad de especies aparentemente similares en muchos sistemas biológicos (Pinsky, 2019).

Hutchinson (1961) propuso el ejemplo particular del fitoplancton, en el que coexisten un gran número de especies mayoritariamente autótrofas, que requieren luz, CO₂ y un conjunto reducido de elementos minerales, de los cuales no todos son limitantes. En este caso, ¿cómo es posible la coexistencia para todas las especies del fitoplancton que compiten por los mismos recursos? Un fenómeno similar ocurre en comunidades de plantas terrestres, integradas por muchas especies que compiten por unos pocos recursos limitantes, generalmente agua, luz y un conjunto relativamente pequeño de nutrientes (Silvertown, 2004; Tilman, 2007).

La mayoría de los mecanismos ofrecidos como respuesta a la coexistencia de las especies se basan en alguna forma de diferenciación de nicho entre especies, ya que este proceso permite a las especies usar los recursos o las condiciones ambientales de manera distinta y así evitar la competencia (MacArthur, 1972). Hutchinson (1957) define al nicho ecológico como un hipervolumen en el espacio ecológico multidimensional, determinado por los requisitos de una especie para reproducirse y sobrevivir. Cada dimensión del nicho representa una variable ambiental esencial o necesaria para la persistencia de una especie. Estas variables son abióticas y bióticas, y comprenden diferentes elementos como los recursos requeridos por la especie para persistir, y las condiciones físicas (como temperatura, intensidad de luz o humedad; Polechová & Storch, 2005). Esta diferenciación de nicho, por la cual las especies coexistentes difieren en sus rasgos de adquisición de recursos, disminuye la intensidad de la competencia interespecífica y promueve la complementariedad del uso de recursos en el espacio y el tiempo (McKane *et al.*, 2002; Phoenix *et al.*, 2020).

Chesson (2000) propone que los mecanismos de coexistencia funcionan de dos maneras principales: pueden ser igualadores, porque tienden a minimizar las diferencias de adecuación (*fitness*) entre las especies, o estabilizadores, porque tienden a aumentar el efecto o magnitud de las interacciones intraespecíficas negativas en relación con las interacciones interespecíficas negativas (por ejemplo, aumentan la fuerza de la competencia intraespecífica en relación con la interespecífica). Los mecanismos estabilizadores sólo ocurren cuando la densodependencia intraespecífica es más negativa que la interespecífica, lo que hace posible la coexistencia de numerosas especies pese a la competencia interespecífica (Tilman, 1982; Adler *et al.*, 2018). Los mecanismos de estabilización son esenciales para la coexistencia de especies en el largo plazo, e incluyen mecanismos tradicionalmente reconocidos como la partición de recursos, la diferenciación de nicho y la depredación denso-dependiente (Gendron, 1987; Chesson, 1994). Es decir, estos mecanismos requieren de alguna forma de diferenciación entre las especies competidoras.

2.2. La competencia en comunidades ecológicas

La competencia es una de las interacciones más estudiadas en ecología, ya que se ha planteado como una importante fuerza motriz de la estructuración de las comunidades y de la evolución (Grace, 2012). La competencia por recursos puede definirse de diferentes formas. Grime (1973) propuso que la competencia por recursos es "la tendencia de las plantas vecinas a utilizar el mismo fotón de luz, ión de nutriente mineral, molécula de agua o volumen de espacio". Craine (2006) la definió como "el proceso por el cual dos o más individuos capturan de manera diferencial un suministro de recursos potencialmente común y limitante". En estas definiciones es importante destacar que los organismos compiten por recursos, es decir, por aquellos factores que son consumidos por los individuos de la población y que conducen a tasas de crecimiento poblacional más altas a medida que aumenta su disponibilidad. Un recurso esencial es aquel sin el cual el crecimiento es imposible y no puede ser sustituido por otros (Tilman, 1980). En condiciones de competencia, el desempeño de un individuo se ve afectado negativamente por otros individuos de la misma o diferentes especies. La competencia intraespecífica se da entre individuos de la misma especie, mientras que la competencia interespecífica involucra individuos de diferentes especies. En esta última, una especie inhibe a otra de forma que un incremento en la abundancia de una especie provoca que disminuya la tasa de crecimiento poblacional de la otra (Tilman, 2007).

La intensidad de la competencia entre especies depende de muchos factores, entre ellos la filogenia. Las especies cercanamente emparentadas tienden a ser semejantes en términos de las condiciones o recursos que requieren (conservadurismo de nicho; Losos, 2008), o a compartir los mismos enemigos naturales (Gilbert & Webb, 2008). Esto implicaría una competencia particularmente fuerte entre parientes cercanos, y dificultaría su coexistencia estable debido a la existencia de señal filogenética, es decir, a la tendencia de los organismos emparentados a parecerse entre sí en diversos aspectos de su fenotipo (Blomberg *et al.*, 2003).

Se han desarrollado varios modelos para explicar la dinámica de la competencia de especies y los escenarios donde la coexistencia es posible, como el clásico enfoque fenomenológico Lotka-Volterra. Sin embargo, este modelo no toma en cuenta el mecanismo involucrado en el proceso de competencia. Otros modelos tienen un enfoque mecanístico, como el desarrollado por Tilman (1982), el cual hace explícito el mecanismo por el cual las especies compiten, que es a través del uso de recursos compartidos. En él, las tasas de crecimiento de las especies dependen del recurso por el que compiten (la tasa de natalidad de la especie aumenta a medida que lo hace la concentración de los recursos disponibles y la población tiene pérdidas de mortalidad). Este modelo predice que las especies que pueden reducir la concentración de un recurso limitante a un nivel más bajo de concentración desplazarían competitivamente a otras especies. El nivel mínimo de concentración de recursos que requiere una especie para sobrevivir se conoce como R^* y representa la concentración requerida para que el crecimiento de una especie equilibre sus fuentes de pérdida de individuos. El valor de R^* es un "rasgo" de cada especie que resume muchos de sus procesos fisiológicos y morfológicos y es suficiente para predecir el resultado de la competencia por un solo recurso limitante (Tilman, 2007).

2.3. Modelo de Tilman de competencia por recursos

En el trabajo desarrollado por Tilman (1982), las tasas de crecimiento de las especies dependen del recurso por el cual compiten. En su formulación más simple, la natalidad de las especies aumenta conforme lo hace la concentración de recurso disponible, y la población tiene pérdidas por mortalidad, lo que puede expresarse en la siguiente relación:

$$\frac{dN}{Ndt} = f(R) - D \quad (1)$$

en la que $f(R)$ es una función que describe la tasa de natalidad o producción de biomasa de una especie en función de la concentración R de un recurso, y D representa todas las fuentes posibles de pérdida de individuos. Cuando dN/Ndt es igual a cero, la abundancia de la especie no cambia, y por ende está en equilibrio. Cuando esto sucede, $f(R)$ debe ser igual a D ; el valor de R en el que esto ocurre es conocido como R^* , y representa la concentración de recurso limitante requerida para que el crecimiento de una especie equilibre sus fuentes de pérdida de individuos (Figura 2.1a). En otras palabras, el valor de R^* para una especie i puede entenderse como el valor al que la especie i reduce la concentración de recurso R en el equilibrio.

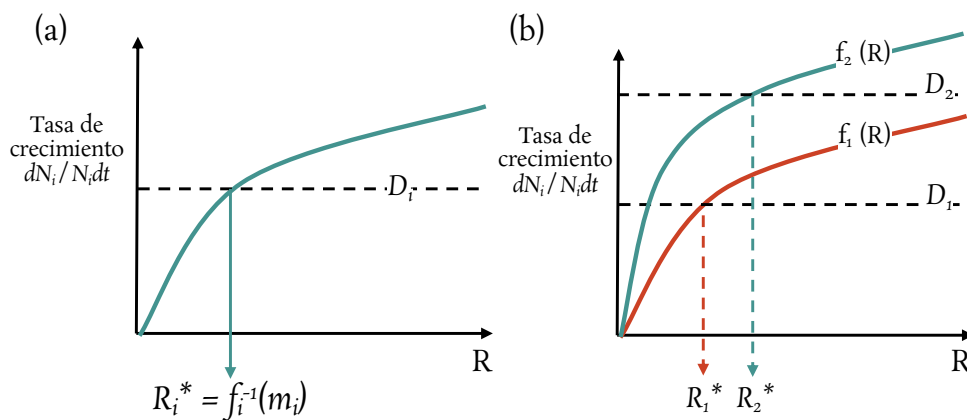


Figura 2.1. (a) Crecimiento dependiente de los recursos, $f_i(R)$ y pérdida, D_i , se equilibran entre sí a una concentración de recursos de R_i^* , que es la concentración que la especie i requiere para que su crecimiento equilibre sus fuentes de pérdida de individuos. (b) Cuando dos especies compiten por un solo recurso, la especie con el R_i^* más bajo, representada por la especie 1, gana en competencia. A la concentración R_1^* , la tasa de crecimiento de la especie 2 es menor que su tasa de pérdida, lo que resulta en una disminución exponencial negativa hacia la extinción local. Elaboración propia a partir de Tilman (2007).

De dicho modelo se desprende la predicción de que las plantas terrestres que pueden reducir la concentración de un nutriente limitante a un nivel más bajo en el suelo desplazarán competitivamente a las demás especies. Esto se debe a que una especie dada puede mantener su población y sobrevivir en un lugar dado sólo si éste tiene una concentración igual o mayor de recursos que el valor de su R_i^* , es decir, mientras $R > R_i^*$. Bajo estas condiciones, la población puede crecer, lo que a su vez reduce la disponibilidad del recurso hasta que ésta es igual a R^* . En un escenario con dos especies competidoras (especie 1 y especie 2), en el que $R_1^* > R_2^*$, una población de la especie 1 podría crecer aún cuando R es igual o menor a R_2^* . Dicho crecimiento continuaría hasta reducir R a R_1^* . A dicha concentración de recurso, la especie 2 no puede mantenerse, lo que hace que sea desplazada competitivamente (Figura 2.1b). Así, el valor de R^* es un “rasgo” de cada especie que resume muchos de sus procesos

fisiológicos y morfológicos, y es suficiente para predecir el resultado de la competencia por un solo recurso limitante (Tilman, 2007).

Ya que en la naturaleza es común que las especies compitan por varios recursos limitantes, Tilman (1982) también desarrolló un modelo para estudiar la competencia por más de un recurso limitante, el cual presenta un enfoque mecanístico para abordar la competencia. Éste considera explícitamente la dinámica de los recursos, exponiendo así el mecanismo a través del cual las especies están compitiendo. La formulación más estudiada del modelo de Tilman es de la siguiente forma:

$$\frac{dN_i}{N_i dt} = \min_{j=1,m} (r_i R_j / (k_{ij} + R_j) - D_i) \quad (2)$$

$$\frac{dR_j}{dt} = F_j(S_j - R_j) - \sum_{i=1}^n (N_i r_i R_j / (k_{ij} + R_j) Y_{ij}) \quad (3)$$

donde el subíndice i varía de 1 a n , siendo n el número total de especies; el subíndice j varía de 1 a m , siendo m el número total de recursos limitantes. N_i es la densidad poblacional, r_i representa la tasa intrínseca de crecimiento y D_i la tasa de mortalidad para la especie i . k_{ij} es la constante de saturación media (la concentración de recurso necesaria para alcanzar la mitad de la tasa intrínseca de crecimiento), Y_{ij} es la cantidad de recurso j requerida para producir un individuo de la especie i . S_j es el punto de suministro del recurso j (es decir, la concentración en el equilibrio que alcanza dicho recurso en ausencia de competencia), R_j es la concentración de recursos y F_j es la tasa de suministro del recurso j . La dinámica de las densidad poblacional descrita por la ecuación (2) hace explícito que las especies están compitiendo por m recursos limitantes. Esta formulación del modelo es para recursos esenciales donde sólo uno es limitante en un momento dado, tal como lo plantea la llamada ley del mínimo de Liebig. De ahí el uso del mínimo en la ecuación (2). El cambio en la disponibilidad de recursos se modela explícitamente mediante la ecuación (3), donde las tasas de consumo de recursos son proporcionales a la tasa de consumo de las poblaciones y al contenido per cápita del recurso j por la especie i , es decir, hay un acoplamiento entre el crecimiento y el consumo. En ausencia de los consumidores, la dinámica de los recursos, descrita por las tasas de suministro de recursos F_j , llevan al sistema a un punto de equilibrio en el cual todos los recursos adquieren su respectivo valor S_j . Este punto se conoce como “punto de suministro” (Tilman, 1982). El suministro de recursos se define como la producción

de un recurso por unidad de área o volumen y por unidad de tiempo que una especie puede adquirir potencialmente (Tilman, 1982).

En este modelo, hay diferentes condiciones que deben cumplirse para que sea posible la coexistencia estable de diferentes especies que compiten por recursos (Figura 2.2). Cuando dos especies compiten por recursos, sus isoclinas de crecimiento neto cero (ZNGI por sus siglas en inglés) se cruzan. Las ZNGI representan las concentraciones de recursos a las cuales la abundancia de una especie no cambia, es decir, en las que la reproducción de una especie es igual a su mortalidad (Tilman, 1985). El primer requisito importante en el modelo de Tilman es que cada especie esté más limitada por un recurso distinto. En este caso, se define a un recurso más limitante para una especie como aquel para el cual dicha especie tiene una mayor R^* en comparación con las demás. Para el caso de dos recursos, esto implica que las ZNGI se cruzan, como se muestra en la Figura 2.2. Por lo tanto, debe existir una disyuntiva en las capacidades competitivas de las dos especies para los dos recursos, es decir, en el consumo de recursos.

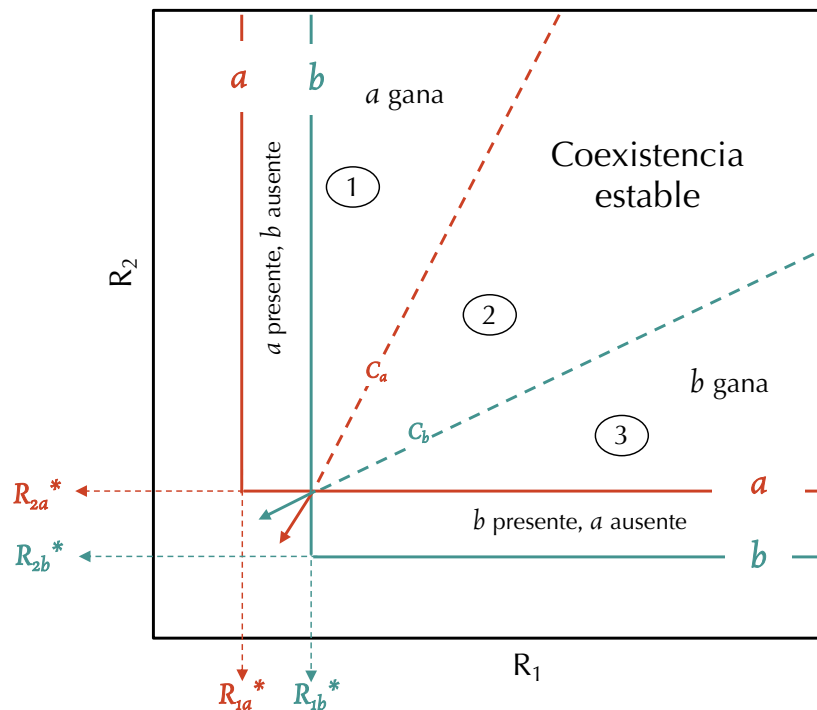


Figura 2.2. Isoclinas de crecimiento neto cero (ZNGI) dependientes de los recursos para las especies a y b . Los vectores de consumo de ambas especies (C_a y C_b) y las ZNGI determinan las regiones de coexistencia y de predominio para ambas especies. En el punto 1, la especie a excluye competitivamente a la especie b . En el punto 2 ambas especies coexisten establemente al encontrarse en una zona de concentración de ambos recursos que permite a ambas especies mantener su tasa de crecimiento positiva. En el punto 3, la especie b excluye competitivamente a la especie a . Elaboración propia a partir de Tilman (1985).

El segundo requisito para que la coexistencia sea posible es que cada especie consuma más del recurso que más la limita. Gráficamente, esto representa los vectores de consumo C_a y C_b , los cuales están dados por las cantidades de R_1 y R_2 consumidas por cada especie por unidad de tiempo (Tilman, 1985).

El tercer requisito se refiere a los puntos de suministro de recursos del ambiente. Para que la coexistencia sea posible, el punto de suministro de los recursos debe localizarse en la zona definida por las ZNGI y los vectores de consumo (Figura 2.3a).

Los vectores de consumo y las ZNGI de las especies definen las características de los ambientes, definidas en términos del punto de suministro, en que ambas especies pueden coexistir. Bajo este criterio, numerosas especies pueden coexistir si sus isoclinas están ordenadas de manera inversa en el requerimiento de recursos y hay heterogeneidad ambiental en cuanto al punto de suministro de recursos. La existencia de las disyuntivas ocasiona que las especies involucradas se separen competitivamente a lo largo de un gradiente de suministro de recursos (Figura 2.3a). Diferentes especies se podrían observar a lo largo de este gradiente de suministro de recursos, progresivamente más bajas en R_1 y más altas en R_2 (Figura 2.3b).

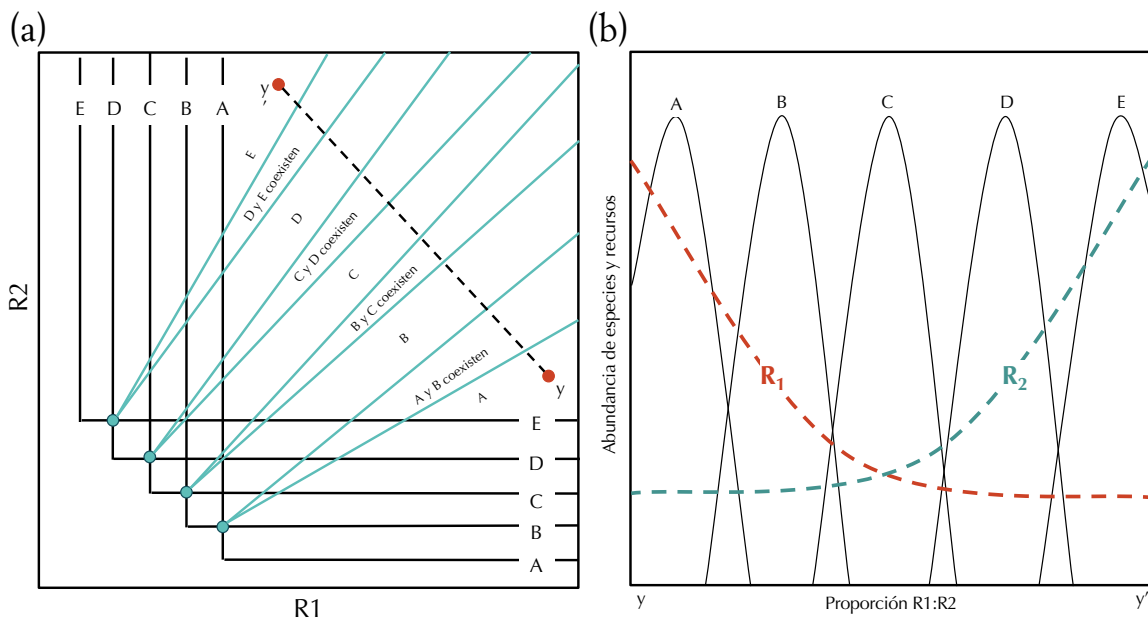


Figura 2.3. (a) Los requisitos de equilibrio de cinco especies (A–E) para dos recursos esenciales. La ZNGI para la especie A muestra que tiene el requisito más bajo para R_2 de las cinco especies, pero el requisito más alto para R_1 . Existe una disyuntiva interespecífica que hace que las especies B–E sean cada vez mejores competidoras para R_1 y competidoras cada vez peores para R_2 . La línea desde y hasta y' representa un gradiente en la disponibilidad relativa de recursos, y la elipse representa un hábitat que tiene una heterogeneidad espacial en el punto de suministro. R_1 . (b) La competencia por recursos hace que las cinco especies se separen competitivamente a lo largo del gradiente de y a y' de una manera determinada por sus disyuntivas de requerimiento de recursos. Elaboración propia a partir de Tilman (2007).

La principal ventaja de la teoría de los recursos de consumo en el modelado de la coexistencia ecológica es el tratamiento mecanicista explícito de la competencia basada en los recursos, es decir, que expone directamente el mecanismo a partir del cual las especies compiten (Tilman, 1982; Gordon, 2000). En su forma más general, el modelo formulado por Tilman establece que las especies de plantas se diferencian en cuanto a la proporción en que requieren diferentes recursos limitantes y que la composición de una comunidad vegetal debe cambiar siempre que cambie la disponibilidad relativa de dichos recursos (Tilman, 1985). La existencia de disyuntivas interespecíficas en los requerimientos y consumo de diferentes nutrientes, así como la heterogeneidad espacial en las tasas de suministro de dos o más recursos limitantes, puede llevar a la coexistencia de numerosas especies.

2.4. Disyuntivas como mecanismo de coexistencia

Las disyuntivas ocurren cuando el desarrollo de ciertas funciones implica un deterioro en el desempeño de otras (Rosenzweig, 1995). El resultado es que la disyuntiva funciona como un mecanismo de coexistencia que presenta oportunidades para la partición de recursos entre los competidores, de modo que cada especie puede asegurar su persistencia en una comunidad al ser una competidora superior por un recurso pero inferior por el resto (Tilman, 1982). En ausencia de disyuntivas, las comunidades estarían dominadas por súper especies únicas (Tilman, 1994).

Por ejemplo, las especies vegetales que son exitosas en ambientes pobres en nutrientes tienen rasgos adaptativos o estrategias distintas a las de sus competidores exitosos en ambientes fértiles (Grime & Hodgson, 1987; Aerts, 1999). Las estrategias de las primeras comprenden rasgos como la retención de los nutrientes, mientras que las estrategias de las especies exitosas en ambientes ricos en nutrientes incluyen rasgos como el crecimiento rápido o la captura de recursos provenientes tanto del suelo como de otras fuentes (por ejemplo, de la atmósfera; Schläpfer & Ryser, 1996; Aerts, 1999).

Un tipo de disyuntiva a una escala local es el uso diferencial de recursos (MacArthur, 1972; Tilman, 1982). Por ejemplo, tomemos el caso de una especie que se ve favorecida en un sitio donde el cociente entre dos recursos limitantes es bajo mientras que otra se ve favorecida en sitios donde este cociente es mayor. Ambas especies podrían coexistir en un ambiente heterogéneo donde la proporción de ambos recursos varíe, gracias a la disyuntiva entre su uso diferencial de recursos (Kneitel & Chase, 2004). De manera similar, diversos autores han discutido otros tipos de disyuntivas en las que las especies vegetales compensan

su capacidad para competir por los nutrientes y competir por la luz, colonizar nuevos hábitats (Tilman 1994), o su susceptibilidad a los herbívoros (Tilman, 1982; Wedin & Tilman, 1993; Olff & Ritchie, 1998).

Típicamente se aborda a las disyuntivas como una relación entre dos características, pero existen potencialmente numerosas condiciones ambientales a lo largo de las cuales las especies pueden segregarse (Schläpfer & Ryser, 1996; Kneitel & Chase, 2004). En sistemas ecológicos de mayor complejidad estructural y de composición, se complica la determinación de las disyuntivas teóricas propuestas por Tilman. Sin embargo, este modelo podría ofrecer el mecanismo a través del cual coexisten numerosas especies en comunidades vegetales de gran diversidad.

Para poder distinguir disyuntivas en el uso o requerimiento de las especies, es importante tomar en cuenta la relación filogenética que éstas presentan, ya que ignorarla puede conducir a encontrar relaciones espurias entre los rasgos analizados. Esto se debe a que las especies no son independientes a los efectos del análisis estadístico debido a su historia evolutiva común (Revell, 2010). Una diferencia en la forma en que dos especies utilizan un recurso puede, por ejemplo, representar una divergencia en el pasado evolutivo de estas especies y no una disyuntiva en el uso del recurso. Por ello, es importante tomar en cuenta la filogenia al momento de determinar disyuntivas potenciales entre rasgos de las especies, ya que esto permite la detección de relaciones de rasgos no sesgadas por la falta de independencia filogenética entre las especies (Blomberg *et al.*, 2003).

El presente estudio se desarrolló en dos tipos de pastizales semiáridos con suelos que contrastan en cuanto a concentración y tipo de recursos, uno calcícola y otro asentado sobre toba volcánica, que se caracterizan por una muy alta diversidad de especies, lo que los hace interesantes para el estudio de la coexistencia (Martorell *et al.*, 2017). Se ha encontrado que entre las especies de plantas operan mecanismos estabilizadores importantes, lo que sugiere una fuerte diferenciación de nicho (Zepeda & Martorell, 2019). No obstante, no se han determinado los procesos que dan lugar a esta diferenciación. En este trabajo se examinará la posibilidad de que las disyuntivas en el uso de los recursos edáficos e hídricos permitan la coexistencia de numerosas especies de plantas.

Determinar los mecanismos que permiten la coexistencia de numerosas especies en estos pastizales, así como su mantenimiento en la comunidad a lo largo del tiempo, podría resultar de gran importancia para la conservación de dichos sistemas naturales y de los

servicios ecosistémicos que proveen, dentro de los cuales destaca la retención de agua y suelo en un ambiente árido y fácilmente erosionable.

2.5. Hipótesis

La coexistencia entre especies en los pastizales semiáridos del norte de Oaxaca debido a que: i) existen disyuntivas entre las especies en el requerimiento de diferentes recursos, de forma que la especie que es mejor competidora por un recurso (lo requiere en menor abundancia) es competitivamente inferior que las demás especies por el resto de los recursos; y ii) en los pastizales existe heterogeneidad espacial en la disponibilidad relativa de distintos recursos, es decir, diferentes áreas presentan distintas proporciones en las que está disponible cada recurso.

2.6. Objetivos

2.6.1. General

Determinar si existen disyuntivas en el requerimiento de recursos y heterogeneidad espacial en la disponibilidad relativa de los mismos que permitan la coexistencia de numerosas especies vegetales en los pastizales del norte de Oaxaca.

2.6.2. Particulares

- φ Evaluar mediante simulaciones computacionales si es fiable determinar, a partir de datos empíricos de distribución de especies y disponibilidad de recursos, los valores de requerimiento mínimo de recursos (R^*) de las especies y las disyuntivas entre dichos valores.
- φ Determinar si existe señal filogenética en los valores de requerimiento de recursos (R^*) de diferentes especies que genere patrones espurios en las relaciones entre dichos rasgos.
- φ Determinar la naturaleza de la relación existente entre los requerimientos mínimos de recursos (R^*) en especies de dos pastizales semiáridos contrastantes.
- φ Determinar la existencia de un gradiente en la disponibilidad relativa de recursos en los pastizales de estudio.

3. MÉTODOS

Para determinar la existencia de disyuntivas entre el requerimiento de recursos en las especies que conforman los pastizales de estudio es necesario estimar requerimientos mínimo de recursos (R^*) de cada par de especie-recurso. Los datos de R^* se obtuvieron a partir de las concentraciones de nutrientes en el suelo, datos hidrológicos y la densidad poblacional por especie en 40 sitios con suelos contrastantes. Para validar el método de estimación utilizado, se realizó una simulación computacional del modelo de Tilman (1982) con comunidades artificiales. Debido a que en el análisis de muchas especies la señal filogenética puede generar patrones espurios, se calculó la lambda de Pagel (λ) de los valores de R^* de cada especie para cada recurso para descartar la influencia de las relaciones evolutivas en las relaciones observadas entre los valores de R^* . Se procedió a analizar las relaciones existentes entre los requerimientos por recurso a partir de la correlación entre los valores de R^* . Finalmente, se evaluó la heterogeneidad espacial en la disponibilidad relativa de recursos.

3.1. Obtención de datos

3.1.1. Zona de estudio

La zona de estudio se encuentra en el norte de Oaxaca, en los municipios de Concepción Buenavista, Tepelmeme, San Francisco Teopan e Ihuitlán Plumas (Figura 3.1).

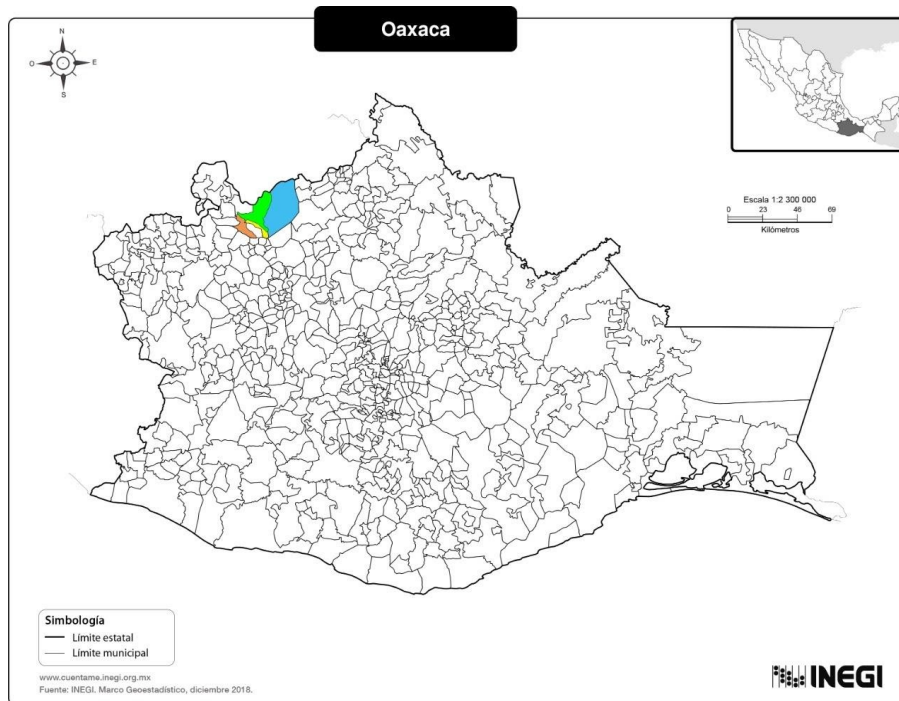


Figura 3.1. Municipios en los que se ubican los pastizales de la región del norte de Oaxaca: Concepción Buenavista (verde), Tepelmeme (azul), San Francisco Teopan (naranja) e Ihuitlán Plumas (amarillo).

Los pastizales presentan un clima semiárido (BS_1), una temperatura media anual de 16 °C, una precipitación promedio de 530.3 mm anuales y se encuentran a una altitud de entre 2170 y 2290 m s.n.m. En verano se presenta la época de lluvias, las cuales pueden llegar a ser torrenciales. Los suelos son poco profundos en algunas áreas y se han erosionado gravemente, por lo que la roca madre se expone con frecuencia (Villarreal-Barajas & Martorell, 2009). Una característica importante de estos pastizales es que cuentan con el récord de diversidad mundial, dado que pueden hallarse hasta 25 especies de plantas vasculares en un área de 1 dm^2 (Martorell *et al.*, 2017).

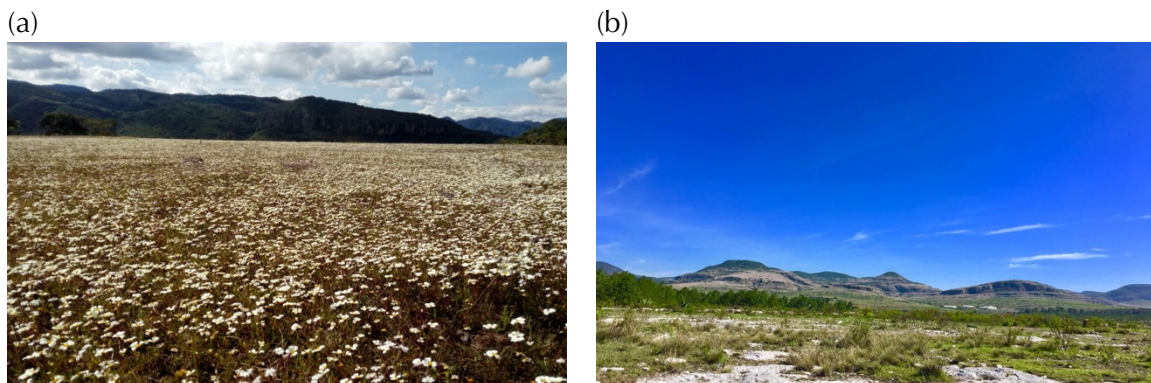


Figura 3.2. Pastizales semiáridos del norte de Oaxaca. **(a)** Pastizales asentados sobre toba volcánica, vegetación dominada por especies del género *Bouteloua*. **(b)** Pastizales asentados sobre roca caliza, vegetación dominada por especies del género *Aristida*.

Los pastizales pueden dividirse en dos tipos principales por sus características edafológicas y la vegetación que albergan. El primer tipo de pastizal se distribuye sobre una plancha de toba volcánica y el tipo de vegetación que lo caracteriza es un pastizal de *Bouteloua* sp. (Cruz-Cisneros & Rzedowski, 1980; Figura 3.2a). El segundo tipo de pastizal se encuentra asentado sobre roca caliza, por lo que el suelo es calcáreo, y su vegetación está dominada principalmente por especies del género *Aristida* (Figura 3.2b).

3.1.2. Obtención de datos para el cálculo de requerimientos mínimos de recursos (R^*)

Para estimar los valores de R^* de cada especie para cada recurso del suelo se midió la densidad de las especies presentes por metro cuadrado en 40 sitios de 0.5 ha en la zona de estudio. Para tener la mayor variación posible en las concentraciones de nutrientes, los sitios se seleccionaron de modo que estuvieran en distintos tipos de roca madre: toba volcánica (29 sitios), caliza (9 sitios) y combinaciones (2 sitios). En cada uno de los 40 sitios se dispusieron ocho cuadros de 1 m^2 al azar; en cada cuadro, se eligieron aleatoriamente 20 cuadros de 1 dm^2 , y se registró la abundancia de cada especie presente en cada uno de ellos.

Junto a cada cuadro de 1 m² se tomó una muestra de suelo con un nucleador de 6.2 cm de diámetro hasta una profundidad del suelo de 3 cm. La profundidad se seleccionó de esa manera ya que en ese intervalo se concentra la gran mayoría de las raíces de las plantas (Hernández, 2016). Las ocho muestras de suelo correspondientes a cada sitio fueron homogeneizadas, para finalmente tener una muestra por cada uno de los sitios analizados.

Posteriormente se tamizó el suelo de cada muestra usando una malla de 2 mm. Las muestras fueron enviadas a analizar al Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Postgraduados (COLPOS). Los métodos utilizados para determinar la concentración de nutrientes en las muestras de suelo se describen en la tabla 3.1.

Tabla 3.1. Métodos utilizados para la determinación de contenido de recursos en suelo.

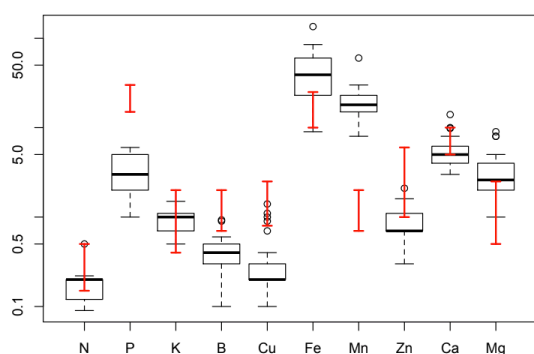
Recurso	Símbolo	Método	Unidades
Nitrógeno total	N	Kjeldahl	%
Fósforo lábil	P	Bray	ppm
Potasio intercambiable	K	Emisión atómica	meq/100 g
Calcio	Ca	Absorción atómica	meq/100 g
Magnesio	Mg	Absorción atómica	meq/100 g
Sodio total	Na	Emisión atómica	meq/100 g
Hierro	Fe	Absorción atómica	ppm
Cobre	Cu	Absorción atómica	ppm
Zinc	Zn	Absorción atómica	ppm
Manganeso	Mn	Absorción atómica	ppm
Boro total	B	Azometine H	ppm
Agua disponible	AD	SPAW Hidrology	in/ft
Precipitación	PP	Atlas Climático Digital de México	mm

Utilizando las concentraciones de nutrientes en suelo y datos teóricos sobre la concentración idónea de nutrientes en los tipos de suelos estudiados, se comparó el contenido observado de nutrientes en suelo y la concentración idónea de dichos nutrientes para los suelos de toba y los de caliza. Para determinar la concentración idónea de nutrientes disponibles en el suelo, se utilizaron los intervalos publicados para B, Cu, Fe, Mn, P y Zn en Jones Jr. (2001), para K y Mg en Hornek *et al.* (2011) y N total en APAL (2015).

El suelo en el sitio de estudio es en general pobre en nutrientes en los pastizales de toba; en particular, el P, B y Cu son los nutrientes más deficientes, seguidos del Zn. El Ca y el N se encuentran disponibles en concentraciones bajas, aunque aún dentro del rango adecuado

para el crecimiento de las plantas. Por otro lado, el Fe y el Mn se encuentran por encima de dicho rango, así como en menor grado el Mg (Figura 3.3a). Para los suelos de caliza hay un notable déficit de P, y en menor medida de B, Cu, Zn y Fe; mientras que el Mn y el Ca se encuentran en niveles de concentración tan altos que incluso podrían llegar a ser tóxicos para el crecimiento de las plantas. El N, K y Mg se encuentran en concentraciones adecuadas para el desarrollo de las plantas (Figura 3.3b).

(a) Toba



(b) Caliza

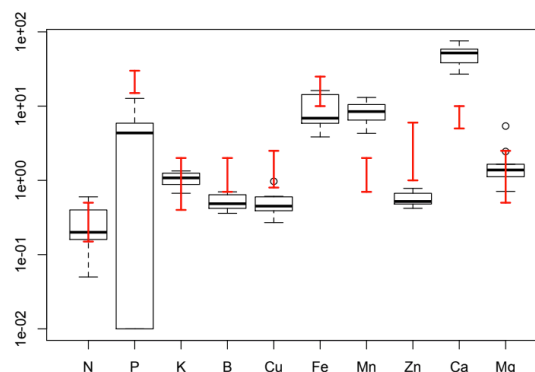


Figura 3.3. Concentración de nutrientes en suelo de pastizales de (a) toba y (b) caliza. Los intervalos en rojo indican concentraciones apropiadas de acuerdo con la literatura. Los valores por encima de las barras rojas se consideran excesivos mientras que los valores inferiores indican una deficiencia de nutrientes. Las unidades para cada concentración de nutrientes son % (N), ppm (B, Cu, Fe, Mn, P, Zn) y meq/100 g (Ca, K, Mg).

Además de los nutrientes determinados a partir de los análisis de suelos, se determinó también el valor de R^* para el agua disponible (in/ft) y la precipitación anual (mm). Para el agua disponible, se utilizó el programa SPAW Hydrology (Saxton & Rawls, 2006), en el cual se introducen los valores de arena, limos, arcillas y materia orgánica correspondientes a cada sitio. A partir de estos datos, el programa calcula la capacidad de campo y el punto de marchitamiento, cuya diferencia es el agua disponible. Los datos para la precipitación se obtuvieron del Atlas Climático Digital de México (Fernández *et al.*, 2013).

3.2. Validación de los métodos de estimación de valores de R^*

3.2.1. Criterios de estimación de valores de R^* en campo

Para determinar los valores de R^* se eligieron las 61 especies presentes en al menos 10 sitios. En principio, podría utilizarse la concentración mínima de un recurso en la cual una especie fue observada para estimar su valores de R^* bajo la lógica de que dicha concentración es la mínima de recurso necesaria para mantener una población. No obstante, los valores

mínimos de concentración de recursos a los que las especies fueron observadas pueden corresponder a observaciones fortuitas y no ser suficientes para que las especies mantengan una tasa positiva de crecimiento, y por ende, una población viable. En estos casos se esperaría, sin embargo, que la densidad poblacional fuera baja. Por ello, para determinar la R^* se utilizó el valor mínimo de concentración de recurso al que la densidad de la especie era mayor o igual al 2.5 % de la densidad máxima. Otro problema que puede surgir al determinar la R^* por este método es que la concentración mínima en la que se observa una especie no es la que dicha especie requiere, sino resultado de un muestreo insuficiente. Por ejemplo, una especie podría tener una $R^* = 1$, pero si la concentración mínima observada de dicho recurso en los sitios estudiados es de cinco, se estimaría que $R^* = 5$. Para evitar esta situación, sólo se consideró que la estimación de R^* era confiable si en la muestra existían sitios con concentraciones de recursos menores a la R^* estimada y donde la especie estaba presente sólo en densidades muy bajas (menores al 2.5 % de la densidad máxima). En caso contrario se consideró que el valor de R^* para ese par de especie-recurso no podía ser estimado y no se tomó en cuenta en el análisis. Las $R^* = 0$ se consideraron siempre como confiables (Figura 3.4) ya que el valor real para la especie nunca podría ser menor que éste.

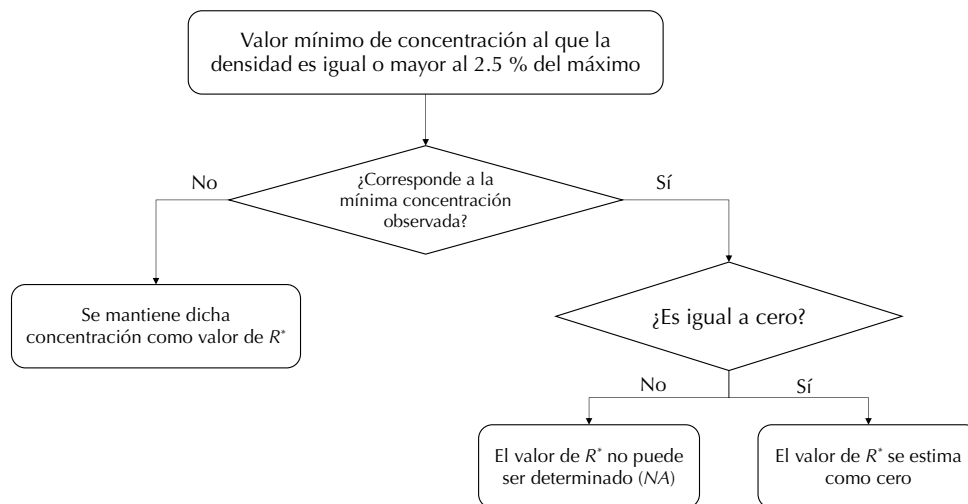


Figura 3.4. Diagrama de flujo de la lógica utilizada para la elección del valor de R^* .

3.2.2. Simulaciones computacionales

Con la finalidad de validar los métodos de obtención de valores de R^* a partir de los datos de concentración de recursos en suelo y densidad de especies en los pastizales de estudio, se realizó una simulación computacional del modelo de Tilman utilizando las

ecuaciones (2) y (3) en el lenguaje de programación R. Además, es necesario evaluar el uso de densidades de 2.5 % del máximo para determinar R^* . Este es un valor arbitrario y puede causar una sobreestimación de R^* (ya que R^* podría estar muy por debajo del valor estimado si la especie puede persistir en densidades bajas). La simulación se llevó a cabo utilizando tres especies y dos recursos, para los cuales se generaron valores aleatorios para todos los parámetros del modelo. En lo subsecuente llamaré a estos valores “parámetros simulados” y los identificaré con el subíndice s . Estos valores corresponderían a los procesos que ocurren en la naturaleza, y que son lo que se desea estimar. La única restricción para los valores simulados de R_s^* de cada especie para cada recurso fue que cada especie estuviese limitada por recursos distintos (es decir, que ninguna de las especies tuviese los valores de R_s^* más bajos para todos los recursos), lo cual es un requisito indispensable para la coexistencia en el modelo de Tilman. Una vez generados los valores de los parámetros del modelo para cada especie, se generaron las dinámicas de éstas y de los recursos a través del tiempo hasta que las densidades y las concentraciones de los recursos llegaran al equilibrio. El procedimiento se repitió cambiando el punto de suministro, tal como sucede en la Figura 2.3a. Posteriormente, utilizando los datos de densidad y concentración de nutrientes en el equilibrio para diferentes puntos de suministro, se estimaron los requerimientos mínimos para cada par de especie-recurso siguiendo el método descrito para los datos de campo, pero utilizando diferentes valores umbrales (es decir, diferentes valores de porcentaje de la densidad máxima) además de 2.5 %: 0.001%, 0.1% y 1 %. Los valores estimados se denotarán como \widehat{R}^* . Se calculó el porcentaje error de cada una de las estimaciones respecto a los valores de R_s^* como $(R_s^* - \widehat{R}^* \times 100)/R_s^*$. Por último, se evaluó la capacidad de los valores estimados \widehat{R}^* para reflejar las disyuntivas en el requerimiento de recursos que existen entre diferentes especies comparando las correlaciones entre los valores de \widehat{R}^* y las correlaciones entre los valores de R_s^* . El procedimiento anterior, desde la generación de los valores simulados hasta la evaluación de los valores de \widehat{R}^* se repitió 100 veces. Los detalles metodológicos de la simulación se describen en el Apéndice A.

3.3. Señal filogenética

Para evaluar la influencia de las relaciones filogenéticas en los valores de R^* de cada especie para cada recurso, se determinó la señal filogenética para dicho rasgo. Este análisis se calculó la λ de Pagel con el paquete phytools (Revell, 2012). La λ de Pagel mide la señal filogenética en un atributo, en este caso en los valores de R^* (Pagel, 1999), que es un indicador

que toma normalmente valores entre 0 y 1, considerando que $\lambda = 0$ indica una evolución de rasgos independiente de la filogenia, mientras que $\lambda = 1$ indica que los rasgos están evolucionando de acuerdo con el movimiento browniano en la filogenia dada. Los valores intermedios de λ indican que los rasgos han evolucionado según un proceso en el que el efecto de la filogenia es más débil que en el modelo browniano (Freckleton *et al.*, 2002). Debido a que se utilizó la filogenia de las especies de los pastizales de estudio descrita en Martínez-Blancas y colaboradores (2018), sólo pudieron utilizarse 54 de las 61 especies seleccionadas para el análisis filogenético.

3.4. Relaciones entre los valores de R^*

Como se mencionó con anterioridad, los pastizales de estudio se dividen principalmente en dos grupos que difieren en especies y características abióticas: los pastizales que se encuentran sobre toba volcánica y los pastizales que se encuentran sobre caliza. Ambos tipos de pastizal presentan especies que sólo viven en ellos y especies compartidos, por lo que no todas las especies seleccionadas coexisten entre sí. Debido a que la existencia de disyuntivas entre el requerimiento de recursos de las especies sólo puede determinarse entre especies que coexisten en el mismo hábitat, se dividió a las especies en dos grupos de especies coexistentes: (i) Toba: generalistas y especialistas de toba volcánica, y (ii) Caliza: generalistas y especialistas de caliza, utilizando el paquete estadístico CLAM en R para clasificar a las especies generalistas y especialistas en los hábitats mencionados (Chazdon *et al.*, 2011). Una vez determinadas las especies correspondientes a cada grupo de especies coexistentes, se procedió a calcular el coeficiente de correlación de Pearson (r) entre los valores de R^* de cada par de recursos, para cada grupo de especies coexistentes. Se encontró que las concentraciones de los diferentes recursos estaban fuertemente correlacionadas entre sí (Figura 4.4a,b). En consecuencia, las correlaciones entre los valores de R^* podrían reflejar las correlaciones en el ambiente y no las disyuntivas entre los requerimientos de diferentes especies.

Para evaluar la significancia de los coeficientes de correlación observados entre los valores de R^* se realizó un remuestreo con reemplazo (*bootstrap*) para obtener la distribución muestral del estimador r entre cada par de recursos, para posteriormente calcular los intervalos de confianza (95 %) de dicha distribución. Para hacer el *bootstrap*, (i) se determinó en cuantos sitios se observó cada especie; (ii) se simuló un escenario en el cual cada especie estaba distribuida al azar, colocándola en tantos sitios como había sido observada; (iii) se calcularon

los valores de R^* para cada especie utilizando los datos aleatorizados; (iv) se calcularon las correlaciones entre dichos valores. Los pasos i a iv se repitieron 1000 veces. Como no se aleatorizaron las concentraciones entre sitios, este procedimiento preserva las correlaciones entre los recursos del suelo y por ende los efectos que éstas tendrían en las correlaciones entre R^* . Una vez obtenida la distribución muestral, se obtuvo el umbral correspondiente al 2.5 % de la distribución (cola inferior) y el correspondiente al 97.5 % de la distribución (cola superior) y se compararon los valores observados de p con los umbrales obtenidos de la distribución para evaluar su significancia. Una vez obtenida la distribución del modelo nulo, se calculó el Δr restando los valores obtenidos del modelo nulo a los valores de correlación observados. Esta diferencia permitió observar cuáles de las correlaciones observadas eran más negativas y positivas de lo esperado por azar dadas las características del sitio de estudio.

Para analizar la tendencia global de los coeficientes de correlación entre los valores de R^* de los recursos estudiados, se realizó una prueba de probabilidad combinada de Fisher (Shipley, 2016). Para ello se calcularon los valores de p de la correlación observada a partir de las simulaciones de bootstrap para una sola cola (la correlación observada es más negativa de lo esperado por azar, tal como lo requiere el modelo de Tilman para que haya coexistencia entre especies). Asimismo, se realizó la misma prueba para cada uno de los recursos individualmente, con el fin de evaluar la significancia de las correlaciones negativas de cada uno de ellos con el resto de los recursos.

3.5. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos

Otro supuesto importante del modelo de Tilman es que, dadas las disyuntivas en el uso y requerimiento de recursos entre las especies, es necesario que haya heterogeneidad en el ambiente que permita la coexistencia de numerosas especies en un área dada. Es decir, debe existir un gradiente en la proporción de recursos que aloje la posibilidad de que las especies se diferencien en su uso y requerimiento.

Para determinar dicho gradiente, se calcularon dos medidas de dispersión de los cocientes de concentración de recursos para cada uno de los pastizales. La primera fue la desviación estándar del logaritmo natural del cociente de cada par de recursos, la cual nos indica qué tanto varían los cocientes con respecto a la media de las proporciones de recursos en el suelo en los sitios de estudio. El uso del logaritmo natural hace comparables los datos independientemente de las unidades en las que se miden los recursos, e indica diferencias de magnitud idéntica sin importar qué recurso se pone en el numerador o el denominador.

No obstante, la existencia de variabilidad medida como desviación estándar no implica la existencia de una variación gradual que permita la coexistencia de muchas especies (Figura 2.3b). En ese sentido, se utilizó la teoría de la información para calcular el índice de equitatividad entre los cocientes de los recursos (Whittaker, 1970). Para ello, se calculó el logaritmo natural del cociente entre todos los pares de recursos estudiados para cada sitio del grupo de toba y del grupo de caliza, siendo N_{toba} y N_{cal} el número de sitios de pastizales de toba y de caliza, respectivamente. Posteriormente, se escaló el vector resultante de cocientes entre cero y uno, siendo el valor correspondiente a 0 el sitio con el menor cociente, y 1 el sitio con el cociente más grande. Una vez normalizado el vector de cocientes, se procedió a calcular la diferencia entre cada uno de ellos de la siguiente forma:

$$p_i = s_{i+1} - s_i \quad (4)$$

donde s_i corresponde al logaritmo natural del cociente de recursos del sitio i . Una vez obtenida la diferencia p_i entre los cocientes de cada sitio, se calculó el índice de Shannon (H') para cada par de recursos:

$$H' = - \sum_1^{N-1} p_i \ln p_i \quad (5)$$

El valor máximo de H' es $\ln(N - 1)$, y se alcanza únicamente cuando los valores de p_i son todos idénticos. A partir de este valor, se calculó el índice de equitatividad (J') para cada par de recursos:

$$J' = \frac{H'}{\ln(N - 1)} \quad (6)$$

El índice de equitatividad toma valores entre 0 y 1; en el que 0 representa una distribución sesgada (es decir, todos los cocientes se encuentran en un extremo del gradiente) y 1 representa una distribución uniforme de los cocientes entre recursos (los valores de p_i son iguales independientemente del número de sitios estudiados).

El valor de J' para cada par de recursos nos indica aquellos para los cuales existe un gradiente ambiental que permite la diferenciación de las especies en el requerimiento de dichos recursos. En aquellos casos en los que el índice de equitatividad es bajo, se podría tener un gradiente muy grande de cocientes pero muy poca posibilidad para la diferenciación en

los valores de R^* , contrariamente a los recursos cuyos cocientes presentan un índice de equitatividad más alto.

La existencia de gradientes de disponibilidad relativa que permitan la coexistencia podría actuar como un filtro que permita la incorporación de especies a la comunidad sólo cuando muestran disyuntivas en el uso de recursos. De ser así, la desviación estándar y el índice de equitatividad para el cociente de cada par de recursos estarían relacionadas negativamente con los Δr . Para probar lo anterior, se realizó una prueba de Mantel entre las matrices de Δr , desviación estándar y J' por par de recursos (Mantel, 1967). Para describir gráficamente la relación entre dichas variables se ajustaron modelos aditivos generalizados de cuartiles (qgam) a la relación entre las medidas de dispersión y el Δr para evaluar la tendencia de los datos en pastizales de toba y caliza. Los cuartiles utilizados fueron 0.10, 0.25, 0.5, 0.75 y 0.90

4. RESULTADOS

4.1. Validación de métodos de estimación de R^*

De acuerdo con los resultados obtenidos de la simulación computacional, se encontró que los porcentajes de error calculados para las estimaciones de los valores de \widehat{R}^* respecto a los valores de R_s^* generados aleatoriamente fueron en su mayoría menores al 5 % (Figura 4.1). La estimación que tuvo menor porcentaje de error con respecto a los valores de R_s^* fue la del umbral de 0.001 %. No obstante, las estimaciones realizadas con el resto de los valores umbrales también tuvieron porcentajes de error muy bajos, y mostraron que no hay una diferencia importante en el error obtenido al variar este parámetro (0.1 %, 1 % y 2.5 %). Además, se observó que los escenarios en los que los errores asociados a las estimaciones son más altos corresponden a aquellos en los cuales las densidades de las especies son muy bajas (Figura 4.2).

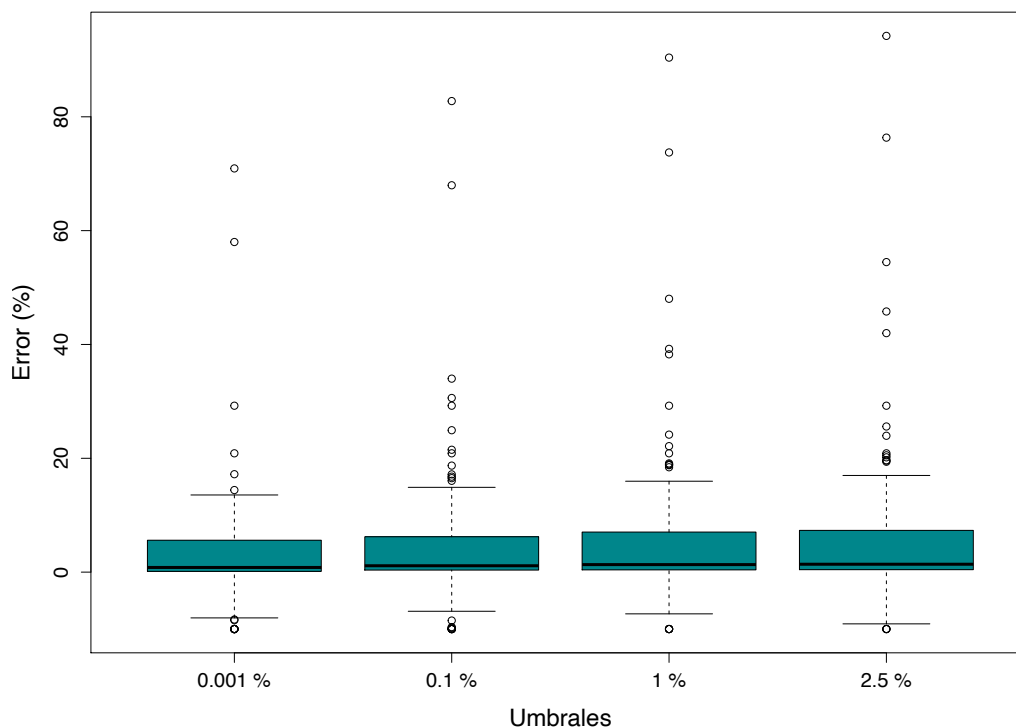
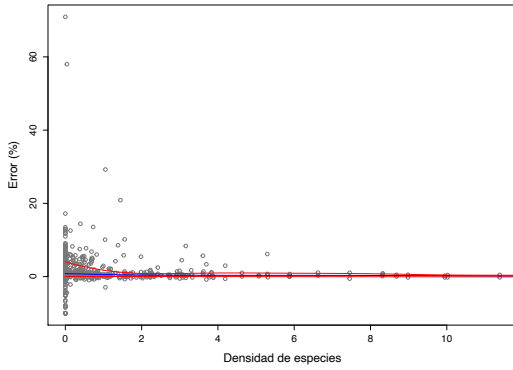


Figura 4.1. Boxplot de los porcentajes de error de los valores de \widehat{R}^* estimados con diferentes umbrales respecto a los valores de R_s^* generados aleatoriamente en la simulación. La línea gruesa representa el cuartil 0.5, mientras que el intervalo del boxplot abarca del cuartil 0.25 al 0.75.

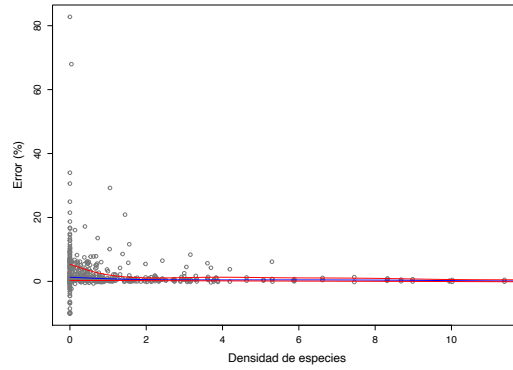
Debido a que las diferencias en los porcentajes de error de los métodos de estimación con diferentes valores umbrales fueron mínimas, se eligió hacer la estimación de los valores de R^* obtenidos de datos empíricos utilizando el umbral del 2.5 %. Se eligió este criterio

debido a que tuvo un porcentaje de error bajo en la estimación en las simulaciones y permite hacer una aproximación más realista de aquellos valores de concentración de recursos a los que las especies pueden mantener una población viable.

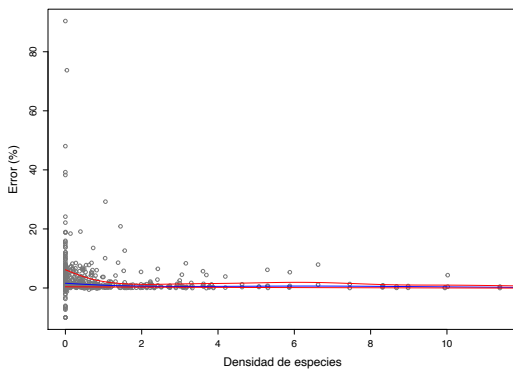
(a) CI: mínimo



(b) CII: umbral 0.001



(c) CII: umbral 0.01



(d) CII: umbral 0.025

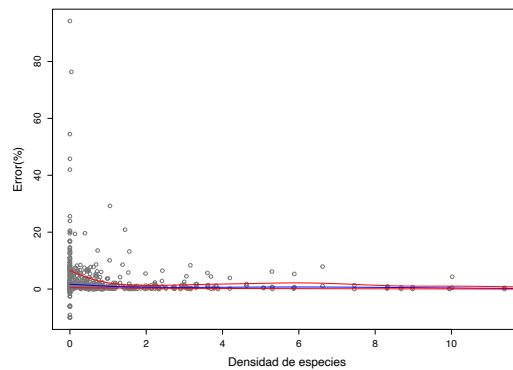


Figura 4.2. Relación entre la densidad y el porcentaje de error con diferentes umbrales: **(a)** umbral = 0.001 %, **(b)** umbral = 0.1 %, **(c)** umbral = 1 % y **(d)** umbral = 2.5 %. Se indican los cuartiles estimados por el análisis qgam, en rojo cuartiles superior (0.75) e inferior (0.25) y en azul cuartil medio (0.5).

Por último, se encontró que la tendencia negativa de las correlaciones entre los valores de los requerimientos estimados se mantiene para los valores de R_s^* generados aleatoriamente en la simulación y también para los valores estimados \widehat{R}^* utilizando el umbral del 2.5 % del máximo (Figura 4.3).

4.2. Señal filogenética

Los resultados obtenidos de los análisis de señal filogenética para los valores de R^* señalaron que la lambda de Pagel fue menor a 0.05 para todos los recursos. Esto nos permitió realizar los análisis estadísticos subsecuentes sin tomar en cuenta la filogenia.

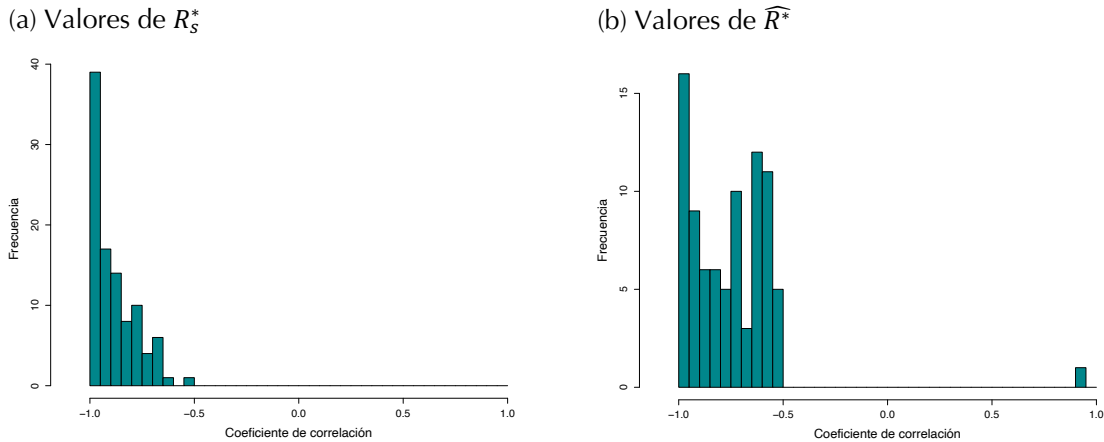


Figura 4.3. Histograma de coeficientes de correlación entre los requerimientos de recursos con: **(a)** valores de R_s^* simulados; **(b)** valores de \widehat{R}^* estimados con el umbral del 2.5 % de la densidad máxima.

4.3. Relación entre los valores de R^* de distintos recursos

El análisis en suelos de toba mostró la presencia de correlaciones en su mayoría positivas (Figura 4.4a). Especialmente, recursos como el N, Fe, Cu, Zn y AD mostraron coeficientes de correlación positivos con el resto de los recursos. Por otro lado, el K presentó correlaciones en su mayoría negativas con el resto de los recursos. Para los suelos de caliza, las correlaciones entre recursos fueron más heterogéneas (Figura 4.4b). Contrariamente a los suelos de toba, el N mostró correlaciones mayormente negativas, al igual que el agua disponible. Por otra parte, el Mg y el Mn presentaron correlaciones principalmente positivas con el resto de los recursos.

Las correlaciones de los valores de R^* para las especies de toba fueron en su mayoría positivas, aunque en el 96 % de los casos no fueron diferentes de lo esperado al azar al considerar que en este suelo los recursos se correlacionaron positivamente. De acuerdo con los intervalos de confianza del 95 % obtenidos a partir del *bootstrap*, únicamente se encontraron dos correlaciones significativamente menores a lo esperado por azar (es decir tuvieron Δr negativas) entre el par K/Mg y entre el B y AD, pero también dos correlaciones mayores que las esperadas (Figura 4.4c). Para el grupo de especies de caliza, 10 (que representa el 11 % del total) de las correlaciones fueron significativas, y siempre fueron menores a lo esperado por azar. En particular, hubo numerosas correlaciones negativas significativas relacionadas con Mg, Zn y el AD.

Los resultados derivados de la prueba de probabilidad combinada de Fisher indicaron que existe una tendencia negativa global en los coeficientes de correlación entre los valores

de R^* analizados para las especies de toba ($p = 0.03$) y para las especies de caliza ($p < 0.01$). En el análisis de probabilidad combinada de Fisher para recursos individuales se encontró que únicamente el K ($p < 0.01$) y el AD ($p < 0.01$) presentaron una tendencia negativa en sus correlaciones con otros recursos en pastizales de toba. En pastizales de caliza, la mayoría de los valores de R^* presentaron tendencias negativas en sus correlaciones con otros recursos ($p < 0.01$ para todos los recursos exceptuando el Cu y la PP) (Tabla 4.1).

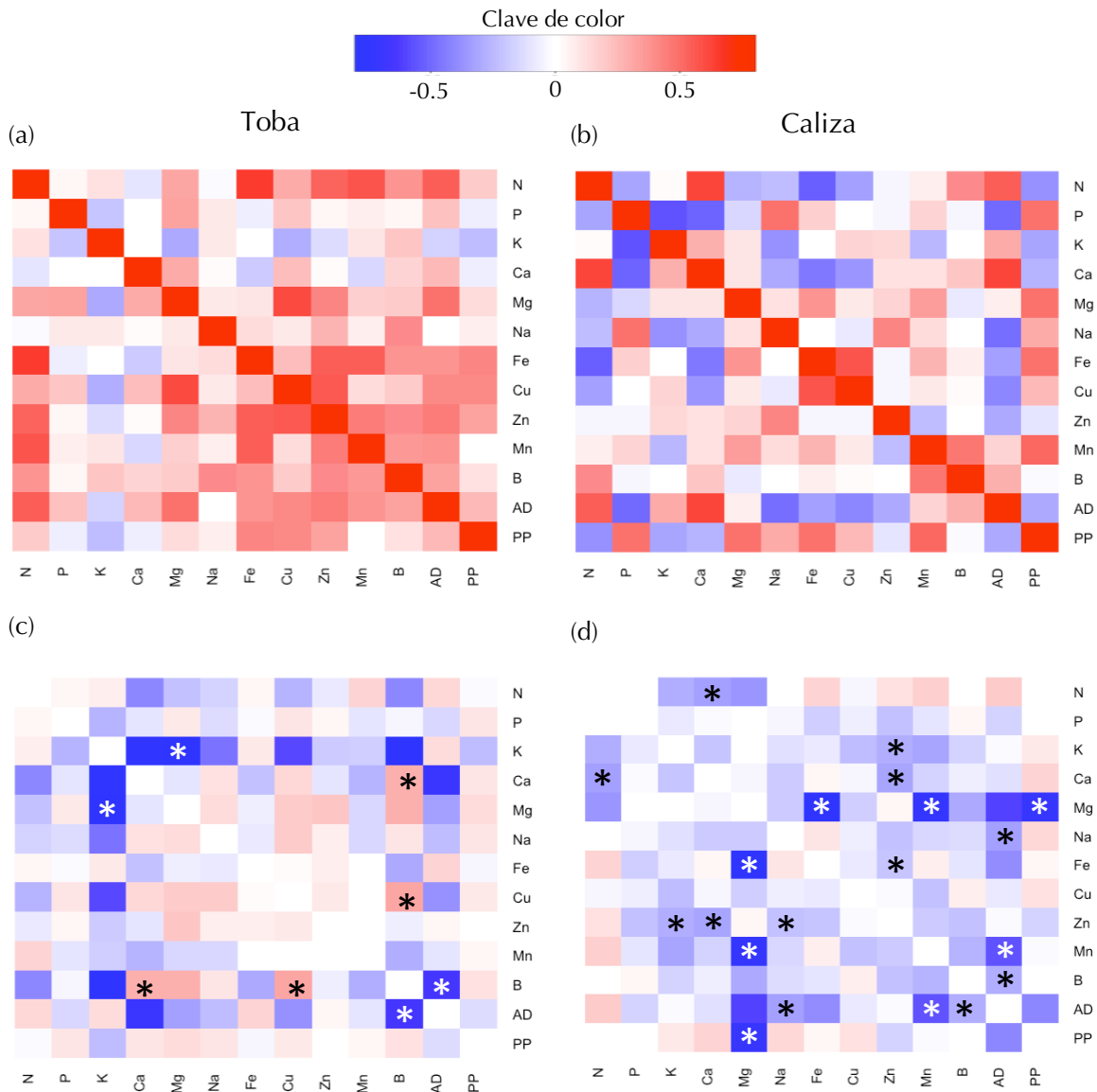


Figura 4.4. (a) Correlación de nutrientes en campo en pastizales de toba. (b) Correlación de nutrientes en campo en pastizales de caliza. (c) Δr de los requerimientos de recursos de las especies en pastizales de toba. (d) Δr de los requerimientos de recursos de las especies en pastizales de caliza. Los valores menores o mayores a los intervalos de confianza se indican con asteriscos.

Tabla 4.1. Valores de p obtenidos de la prueba de probabilidad combinada de toba con los recursos individuales y valores promedio de los *effect size* para cada recurso en pastizales de toba y de caliza. En negritas se muestran los valores de p significativos y su Δr asociado.

	N	P	K	Ca	Mg	Na	Fe	Cu	Zn	Mn	B	AD	PP
Toba													
Valor de p	0.15	0.56	<0.01	0.11	0.16	0.37	0.52	0.69	0.85	0.31	0.07	0.01	0.77
Δr	-0.08	-0.03	-0.29	-0.14	-0.04	-0.04	-0.02	-0.01	0.04	-0.07	-0.11	-0.16	0.01
Caliza													
Valor de p	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.18	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	0.27
Δr	-0.07	-0.14	-0.28	-0.19	-0.71	-0.19	-0.22	-0.12	-0.26	-0.37	-0.21	-0.42	-0.12

4.4. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos

La desviación estándar del cociente de concentración de recursos fue muy heterogénea, tanto en pastizales de toba como en caliza (valores de 0.1 a 1.2, media = 0.54, desviación estándar = 0.19). Dichas desviaciones fueron mayores en los pastizales de toba que en los de caliza (prueba de t pareada $t = -5.16$, $p < 0.01$). Por otro lado, el índice de equitatividad fue muy alto en ambos pastizales, entre 0.6 y 1 en el caso de toba (Figura 4.5a) y con la mayoría de los valores por encima de 0.5 en caliza (Figura 4.5b). No hubo diferencias en la equitatividad entre ambos tipos de pastizal ($t = -0.02$, $p = 0.98$). Además, no hubo una correlación entre ambas medidas de dispersión: los recursos cuyos cocientes tienen una desviación estándar alta no necesariamente son aquellos para los cuales existe un gradiente de disponibilidad relativa uniformemente distribuido a lo largo de todo su intervalo, es decir, no presentan un índice de equitatividad alto.

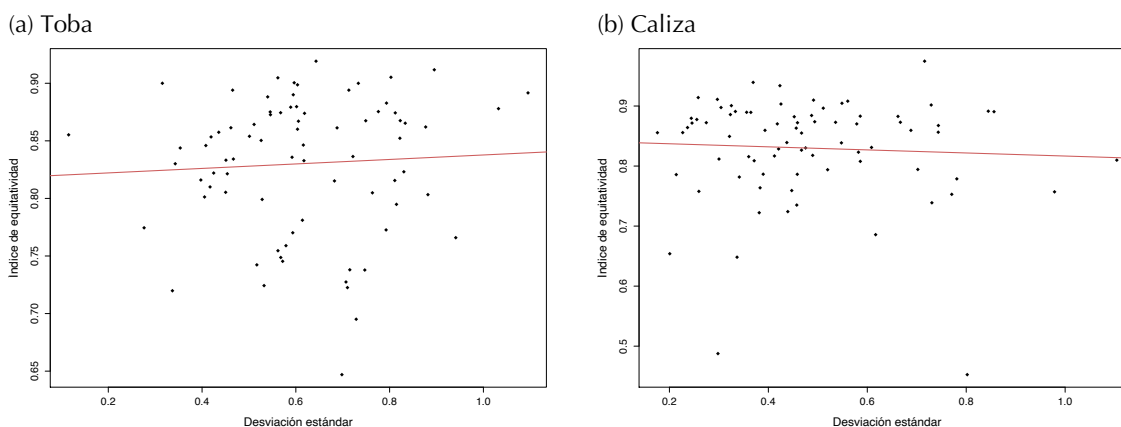


Figura 4.5. Relación entre las medidas de dispersión de los cocientes de recursos en (a) toba y (b) caliza. Las líneas rojas representan el modelo lineal ajustado a los datos. Ninguna de las pendientes fue significativa.

Contrariamente a lo esperado, los valores de Δr y la desviación estándar de las proporciones de recursos en pastizales de toba estuvieron significativamente correlacionados (r de Mantel = 0.24, $p = 0.04$). No se encontraron patrones significativos para este mismo análisis en caliza. Sin embargo, los análisis qgam realizados entre la desviación estándar y los valores de Δr en este tipo de suelo también fueron positivos y significativos los correspondientes al cuartil 0.25 ($p = 0.002$), 0.50 ($p = 0.02$), 0.75 ($p = 0.01$) y 0.90 ($p = 0.02$; Figura 4.6b). Al comparar el índice de equitatividad y los valores de Δr ni la prueba de Mantel ni qgam encontraron tendencias (Figura 4.6c,d), con la excepción únicamente del cuartil 0.90 en toba ($p = 0.004$) (Figura 4.6c), la cual fue positiva, de nuevo en contraposición con lo esperado.

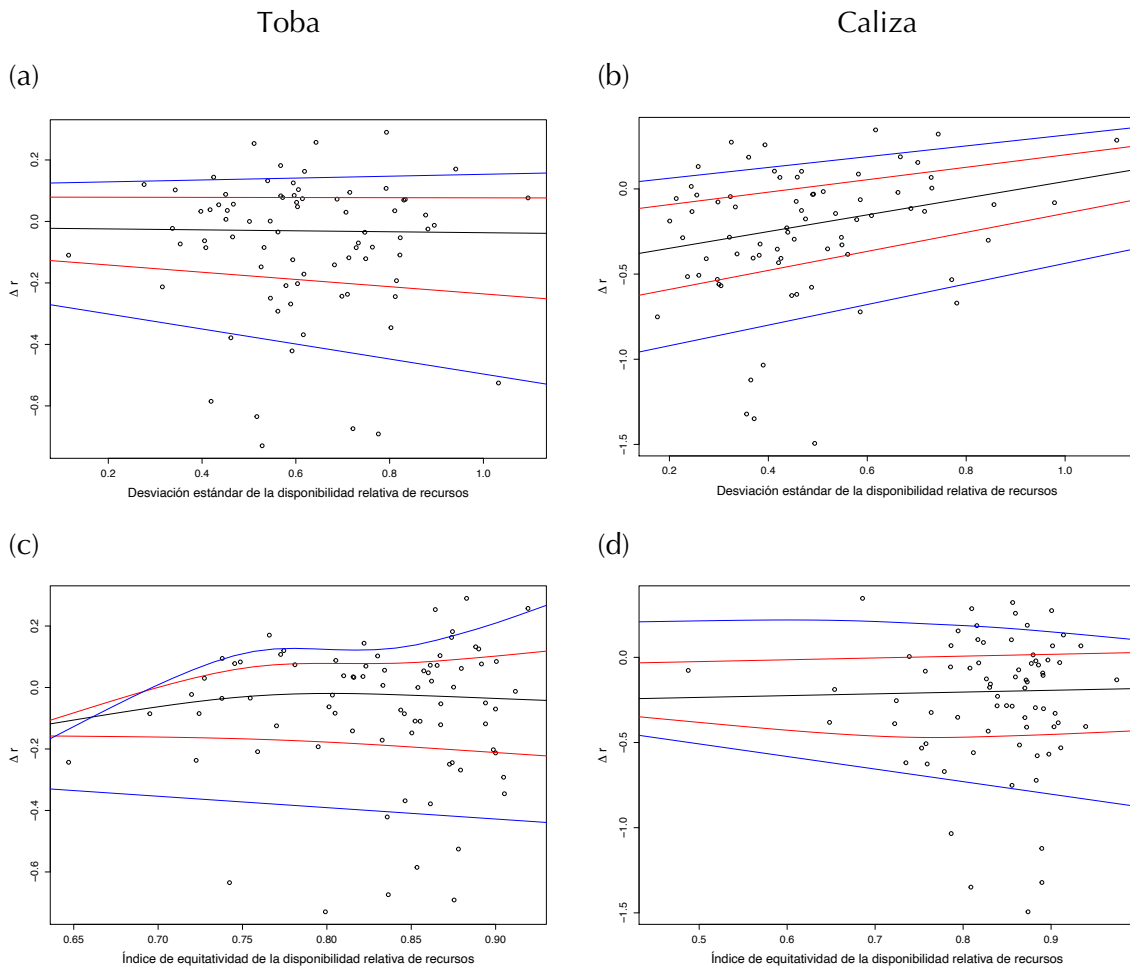


Figura 4.6. Relación entre la variación en el cociente de recursos y el Δr en pastizales de toba y caliza. **(a)** Relación entre la desviación estándar del cociente de recursos y el Δr en toba. **(b)** Relación entre la desviación estándar del cociente de recursos y el Δr en caliza. **(c)** Relación entre el índice de equitatividad (J') del cociente de recursos y el Δr en toba. **(d)** Relación entre el índice de equitatividad (J') del cociente de recursos y el Δr en caliza. En azul se muestran los qgam correspondientes a los cuantiles 0.10 (inferior) y 0.90 (superior), en rojo los cuantiles 0.25 (inferior) y 0.75 (superior), en negro se muestra el qgam correspondiente al cuartil 0.5.

5. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos de la simulación permitieron determinar que los métodos de obtención y estimación de los valores de R^* de las especies para cada recurso a partir de datos empíricos de distribución de especies y disponibilidad de recursos en suelo fueron confiables, así como las disyuntivas entre dichos valores. Los análisis de señal filogenética entre dichos rasgos indicaron que ésta no juega un papel importante en los valores de R^* , por lo que las relaciones potenciales que pueden encontrarse entre estos valores no está sesgado por la no independencia filogenética. Las relaciones entre los valores de R^* mostraron una tendencia global negativa, siendo este patrón más contundente en los pastizales de caliza. De igual forma, las relaciones individuales entre los valores de requerimiento de cada uno de los recursos mostró una tendencia fuerte a correlacionarse negativamente con el resto de los recursos en caliza. Debido a que un supuesto importante en el modelo de Tilman es que haya heterogeneidad espacial que permita la diferenciación en el requerimiento y uso de recursos de las especies, fue necesario determinar la existencia de un gradiente en la disponibilidad relativa de recursos que alojara la posibilidad de dicha diferenciación. Los resultados obtenidos al comparar la variación en la proporción de recursos y el *effect size* de la correlación entre los valores de R^* de las especies no mostraron el patrón negativo esperado en ninguno de los dos pastizales, pese a que se encontró una tendencia global de correlación negativa entre los recursos en suelos de caliza, lo que implica que la falta de variación en la disponibilidad relativa de recursos no es un factor determinante en la estructuración de la comunidad.

5.1. Validación de métodos de estimación de R^*

Los resultados obtenidos a partir de la simulación realizada permitieron concluir que es fiable obtener los valores de requerimiento mínimo de recursos a partir de datos empíricos de la forma en que se realizó $(R_s^* - \widehat{R}^* \times 100)/R_s^*$. Los resultados de la simulación permitieron observar que los porcentajes de error de los valores estimados \widehat{R}^* con respecto a los valores simulados de R_s^* fueron bajos, lo que significa que en general las estimaciones son precisas y no difieren significativamente del valor real. Por ende, la estimación de los valores de R^* a partir de concentraciones de recursos y densidades son confiables. En tres de cada cuatro casos el error fue menor a 10 %, indicando que aun cuando no se use una densidad de cero para estimar los valores de R^* , sino valores relativamente altos como una densidad igual a 2.5 % del máximo observado, no hay problemas de sobreestimación. Además, se pudo

observar que el porcentaje de error no cambia de manera considerable al variar los umbrales de la estimación (Figura 4.1). A fin de llegar a un equilibrio entre las sobreestimaciones de los valores de requerimiento y las observaciones fortuitas de las especies en sitios con concentraciones que no satisfacen el requerimiento de mantener una población viable, se eligió utilizar el valor umbral del 2.5 % de la densidad máxima para la estimación de los valores de R^* a partir de los datos observados en los pastizales de estudio.

Otro resultado importante derivado de la simulación fue que, aunque hubo algunos casos con errores de estimación importantes, éstos se concentraron principalmente en estimaciones para especies con bajas densidades poblacionales (Figura 4.2). Las estimaciones empíricas realizadas de valores de R^* se hicieron para las especies más comunes en los pastizales (aquellas presentes en al menos diez sitios), por lo que los métodos utilizados para obtener los valores de R^* a partir de datos empíricos de concentración de recursos en suelo y de densidad de especies fueron apropiados para proseguir con los análisis subsecuentes.

Finalmente, el hecho de que la tendencia de las correlaciones negativas entre los valores de R_s^* se mantengan al utilizar los valores de \widehat{R}^* permite concluir que es posible detectar la existencia de disyuntivas a partir de datos empíricos de los pastizales estudiados. Por ende, es factible determinar diferenciación de las especies en los requerimientos de recursos pese a que pueda haber errores en los valores de R^* debido al método mediante el cual fueron obtenidos.

La mayoría de los estudios realizados en materia de teoría de utilización diferencial de recursos obtienen los valores de requerimiento mínimo de recursos de las especies a partir de experimentos de laboratorio o microcosmos artificiales (Miller *et al.*, 2005), lo que permite variar la concentración de recursos para determinar el punto en el cual las especies son capaces de mantener una población viable, el cual representa el valor de R^* . Este procedimiento permite alcanzar una muy buena precisión, pero con frecuencia los datos generados en el laboratorio no reflejan lo que sucede en el campo (Morin, 1998; Bulling *et al.*, 2006). Además, este método es costoso en términos económicos y de esfuerzo. Estos problemas probablemente han contribuido a la escasez de estudios empíricos sobre la teoría de Tilman (Miller *et al.*, 2005). La posibilidad de obtener estimados confiables de R^* a partir de observaciones como las registradas en este estudio resulta muy atractiva por su simplicidad y realismo al reflejar la dinámica en un sistema natural.

5.2. Señal filogenética

Como se mencionó con anterioridad, es importante tomar en cuenta la influencia de las relaciones filogenéticas en el estudio de numerosas especies debido a que éstas pueden producir patrones espurios en las relaciones entre los rasgos involucrados. El análisis de señal filogenética realizado indicó que la lambda de Pagel fue menor a 0.05 para los valores de R^* de todos los recursos de las especies para las cuales se tuvieron datos filogenéticos (Martínez-Blancas *et al.*, 2018). En materia de teoría de utilización diferencial de recursos, este resultado permite descartar la presencia de patrones espurios en la detección de disyuntivas entre los valores de R^* causados por la no independencia filogenética de las especies estudiadas. Por otro lado, esto puede significar que las especies fácilmente desarrollan estrategias de uso de recursos distintas en el tiempo evolutivo. Esta idea coincide con la literatura que sugiere que las especies cercanamente emparentadas no tienden a consumir los recursos de la misma forma, es decir, el conservadurismo de nicho es relativamente raro en la naturaleza (Kembel & Cahill, 2011; Bennett & Cahill, 2013).

5.3. Relación entre los valores de R^* de distintos recursos

De acuerdo con la hipótesis planteada en este estudio, las especies que tienen un bajo requerimiento de un recurso deberían tener un alto requerimiento para otro. En concordancia con esta idea, se encontró un predominio de correlaciones negativas entre los requerimientos de recursos, especialmente en las especies de caliza. Se encontró una cantidad considerable de relaciones negativas significativas y las pruebas de Fisher indican que hay una tendencia general a que las correlaciones sean más negativas que lo esperado al azar en ambos tipos de suelo. Es necesario precisar que a pesar de que los requerimientos de recursos individuales mostraron rara vez (menos del 10 % de los casos) una tendencia significativa a correlacionarse negativamente, existe un patrón significativo al utilizar toda la información sobre el requerimiento de los diferentes recursos colectivamente. El hecho de que exista una tendencia global negativa entre los requerimientos de recursos sugiere que existen diferencias ecológicas que permiten que las especies coexistan en los sitios estudiados, debido a que estas se han especializado en ser competidoras superiores para distintos recursos a un nivel espacial dado.

Las correlaciones negativas entre valores de R^* pueden reflejar un proceso de filtrado por interacciones en el ensamblaje de la comunidad (Weiher *et al.*, 1998). Es decir, de entre todas las especies que hay en la biota regional, sólo aquellas que se diferencian en sus

requerimientos de recursos pueden invadir exitosamente la comunidad y permanecer en ella. Sin embargo, los valores de Δr fueron en general pequeños, y pocas de las pruebas por pares de recursos fueron significativas. Esto sugiere que dicho proceso de filtrado tal vez no es muy fuerte. Se ha observado que especies que tienen una mayor habilidad para responder de manera plástica a la disponibilidad de nutrientes se desenvuelven de manera más competitiva que aquellas que carecen de esta plasticidad (Grime, 1977; Chapin, 1980), por lo que esta característica podría ser también factor relevante en la estructuración de la comunidad. Los diferentes valores de requerimientos de recursos podrían variar de sitio a sitio dependiendo de las condiciones y de la capacidad adaptativa de la especie (Nicotra & Davidson, 2010), lo que podría implicar la existencia de un proceso de filtrado fuerte pero no detectable. Qué tanta plasticidad puede encontrarse en el requerimiento de recursos de las plantas es una pregunta que no se abordó en la presente tesis, pero que sin duda resulta interesante para entender mejor los procesos involucrados en la estructuración y ensamblaje de la comunidad. Otros mecanismos de diferenciación como los enemigos naturales especialistas o densodependientes (Gilbert & Webb, 2008) pueden jugar un papel más importante en la estructuración y coexistencia estable de los pastizales del norte de Oaxaca.

Las plantas que habitan en ambientes áridos o con alguna fuente de estrés ambiental importante deben optimizar la asignación de recursos para poder adquirir aquellos recursos que encuentran limitantes (Ho *et al.*, 2005). Ya que el sitio de estudio es semiárido y con suelos delgados que se secan rápidamente (Villarreal-Barajas & Martorell, 2009; Martorell & Martínez-López, 2014), el agua es un recurso limitante importante. Resulta interesante entonces que el agua disponible (AD) esté involucrada en las disyuntivas de requerimiento de recursos en ambos pastizales, siendo uno de los recursos con los valores promedio de Δr más negativos. En este sentido, es factible especular que este recurso representa un eje de diferenciación importante para las plantas coexistentes, ya que el menor requerimiento de este recurso puede estar asociado a diferentes características morfológicas que implican un mayor requerimiento para otros recursos. Por ejemplo, una mayor adquisición de agua se relaciona con una mayor profundidad de enraizamiento (Sponchiado *et al.*, 1989, Ho *et al.*, 2005) mientras que una mayor adquisición de nutrientes inmóviles como el P, Fe, B o Mn ha sido asociada al forrajeo de la capa superficial del suelo (Lynch & Brown, 2001; Lynch, 2005; Zhu *et al.*, 2005; Giehl & von Wirén, 2014).

No obstante, el agua no es el único recurso para el cual hay un claro déficit en el suelo tanto en pastizales de toba como de caliza (Figura 3.3). El hecho de que algunos recursos se

encuentren en concentraciones deficientes para las especies presentes puede ocasionar que éstas compitan por ellos. Sin embargo, los recursos que se encuentran en niveles deficientes (es decir, por debajo de los niveles adecuados para el desarrollo de las plantas; P, B, y Cu en toba y en caliza) no son los mismos para cuyos requerimientos se hallaron las disyuntivas más fuertes según lo indican sus valores promedio de Δr (K en toba y Mg y Mn en caliza). Esto significa que la competencia por los recursos más escasos no determina la estructura de la comunidad, a pesar de que sería razonable esperar que las disyuntivas más importantes se presentaran en torno a los recursos más limitantes. La razón por la que los recursos que no parecen ser los más limitantes juegan un papel importante en la estructuración de la comunidad no es clara. Más que la suficiencia o insuficiencia de los recursos, la disyuntiva que hay entre sus requerimientos podría estar relacionada con la eficacia de los canales iónicos que permiten la entrada a las células radicales o con algún factor estructural que interviene en el proceso de toma de nutrientes (Sauerbeck & Helal, 1990; Mitra, 2017).

5.4. Gradiente de disponibilidad relativa de recursos

Al observar la forma en que los recursos en el suelo se correlacionan negativamente en pastizales de caliza (Figura 4.4b) es factible suponer que los sitios correspondientes a estos pastizales podrían presentar un gradiente amplio de disponibilidad relativa de recursos. Esto se reflejaría en una alta heterogeneidad que conlleva una mayor posibilidad para la diferenciación. En pastizales de toba se observa un patrón contrario, pues los recursos se encuentran principalmente correlacionados positivamente entre sí (Figura 4.4a), lo que podría implicar una menor heterogeneidad ambiental. Si bien esto podría explicar por qué se observaron disyuntivas más claras en los pastizales de caliza que en los de toba, el hecho de que los gradientes de disponibilidad de recursos hayan sido más amplios en los pastizales de toba, que tienen mayor desviación estándar que los de caliza, pone en duda dicha conclusión. Esto coincide con los análisis de la relación entre las medidas de dispersión del gradiente de disponibilidad relativa de recursos (desviación estándar e índice de equitatividad) y el Δr , los cuales no presentaron relaciones negativas significativas entre ellas. En realidad, los resultados de la prueba de Mantel y los análisis qgam indicaron que las relaciones significativas fueron positivas (Figura 4.5b). El hecho de que las disyuntivas más fuertes se observen entre recursos cuya disponibilidad relativa es muy poco variable resulta intrigante, ya que no corresponde con lo que podría esperarse según la teoría.

Básicamente, estos resultados indican que la falta de variación en la disponibilidad relativa de recursos no es un factor determinante en la estructuración de la comunidad. En otras palabras, los niveles de variación observados no actúan como un filtro que impida la persistencia de las especies en los pastizales estudiados al no brindarles la oportunidad de diferenciarse entre ellas. Aún así, los análisis de Δr indican que la estructuración de la comunidad no fue aleatoria y que las especies que ahí habitan presentaron disyuntivas en el requerimiento de recursos. Esto podría significar (i) que las disyuntivas detectadas no se deben al uso diferencial de recursos que la teoría supone que es necesario para la coexistencia, sino a otro factor difícil de identificar en este momento; o bien, (ii) que incluso los gradientes más pequeños de disponibilidad relativa de recursos son lo suficientemente grandes para permitir la diferenciación entre especies, por lo que nunca llegan a operar como filtros en el ensamblaje.

6. CONCLUSIONES

Es notable que hay una tendencia general de correlación negativa entre los valores de R^* de las especies estudiadas en los pastizales, lo que indica la existencia de disyuntivas en el requerimiento de recursos de tal forma que la especie que es una mejor competidora por un recurso no lo es por los demás. El modelo de Tilman de utilización diferencial de recursos predice que estas disyuntivas en las capacidades competitivas de las especies, medidas en el presente estudio a partir del requerimiento mínimo de recursos, son uno de los numerosos requisitos para la coexistencia de especies que compiten entre sí por el mismo conjunto de recursos limitantes. También se observó una variación considerable en la disponibilidad relativa de muchos recursos. Sin embargo, el supuesto que dicta que es necesario un ambiente heterogéneo que dé lugar a la diferenciación en el requerimiento de recursos no pudo ser probado concluyentemente en este trabajo, ya que aquellos pares de recursos para los cuales se detectaron disyuntivas entre sus valores de R^* no son los mismos para los cuales se determinó la existencia de un gradiente de concentración en los pastizales estudiados.

Es importante enfatizar que la existencia de disyuntivas entre los requerimientos de recursos de las especies y la existencia de heterogeneidad espacial no son suficientes para que haya coexistencia. Para que esto ocurra, cada especie debe restringir su propio crecimiento más de lo que limita el crecimiento de las otras especies (Tilman, 1982). Esta restricción depende del consumo que hagan las diferentes especies de cada recurso. De acuerdo con la teoría, cada especie debe consumir más del recurso que más la limita. Es decir, deben existir disyuntivas en el uso de recursos para que las especies puedan coexistir a lo largo de un gradiente de disponibilidad relativa de recursos (Tilman, 1982). Queda por esclarecer la relación existente entre el requerimiento y el consumo de recursos en futuros trabajos, para poder distinguir la existencia de disyuntivas en el uso y requerimiento de recursos.

La comprensión de la coexistencia de numerosas especies involucra desentrañar los numerosos mecanismos, lo cual es imposible en la práctica. No obstante, los resultados de esta tesis muestran que la teoría elaborada por Tilman puede proveer un punto de partida importante para entender la forma en que las especies interactúan a través del uso de recursos compartidos, y cómo las diferencias de nicho relacionadas con la capacidad competitiva por ellos contribuyen al mantenimiento de las especies. Sin embargo, la evidencia obtenida en este trabajo sugiere que no es un mecanismo muy fuerte que contribuya a la coexistencia, y es probable que la diferenciación en otros ejes del nicho, tales como condiciones ambientales o interacciones con enemigos naturales, juegue un papel importante.

Debido a que son escasos los estudios que han puesto a prueba las predicciones del modelo de Tilman en campo (Miller *et al.*, 2005), el presente trabajo representa una contribución importante en este rubro. Todos los análisis y estimaciones se llevaron a cabo a partir de observaciones y datos obtenidos directamente de los pastizales. Los resultados obtenidos de la simulación computacional del modelo muestran que estimar los valores de requerimiento a partir de los valores de concentraciones de recursos en el suelo es un método competente para determinar los valores aproximados de R^* de las especies. Esta contribución no se limita a contextualizar en un sistema natural el modelo de utilización diferencial de recursos, sino que permite vislumbrar que las disyuntivas teóricas propuestas por Tilman pueden observarse también en sistemas vegetales de gran diversidad específica.

7. APÉNDICE A

Simulación del modelo de Tilman

A partir de las ecuaciones centrales del modelo de utilización diferencial de recursos, que describen la dinámica de las especies y los recursos en un sistema dado, se llevó a cabo una simulación computacional utilizando el lenguaje de programación R (R Core Team, 2020).

$$\frac{dN_i}{N_i dt} = \min_{j=1,m} (r_i R_j / (k_{ij} + R_j) - D_i) \quad (\text{A1})$$

$$\frac{dR_j}{dt} = F_j(S_j - R_j) - \sum_{i=1}^n (N_i r_i R_j / (k_{ij} + R_j) Y_{ij}) \quad (\text{A2})$$

El código realizado se puede encontrar en la plataforma GitHub, la cual permite alojar proyectos de código en la nube y guardar un historial de cambios; se puede descargar el código para ejecutarlo o leerlo directamente en el repositorio. El enlace para encontrarlo es el siguiente: <https://github.com/Feractal/TilmanModelSim>.

Se simularon las dinámicas de tres especies y dos recursos limitantes bajo los requisitos esenciales para la coexistencia planteados en el modelo:

- I. Cada especie está limitada por un recurso distinto.
- II. Cada especie consume más del recurso que más la limita.
- III. Hay heterogeneidad en la proporción de recursos limitantes de forma que pueden coexistir más especies que el número de recursos limitantes en el sistema.

7.1. Generación de parámetros para la resolución de ecuaciones

Se generaron valores aleatorios para los siguientes parámetros del modelo de acuerdo con los siguientes criterios (cada uno de ellos se denota con el subíndice s para distinguirlos de los valores empíricos):

- a) Tasa de mortalidad (D_{si}). Se eligió un número al azar entre cero y dos. El valor de D_s fue el mismo para las tres especies.
- b) Tasa de crecimiento (r_{si}) para cada especie. Con la finalidad de que la tasa de crecimiento de cada especie fuese siempre mayor a su tasa de mortalidad, las r_{si} se calcularon de la siguiente forma: $x_i + m + 1$, donde x_i representa un número al azar entre cero y dos para cada especie i . Nótese que a diferencia de la tasa de mortalidad, cada especie i tiene una r_{si} distinta.

- c) Valor de requerimiento de cada especie i para cada recurso j (R_{sij}^*). Estos valores se eligieron de forma que cada especie tuviese un valor de requerimiento más bajo para un recurso distinto, evitando que una sola especie tuviera los valores de requerimiento más bajos para todos los recursos y por tanto pudiese excluir competitivamente a las demás especies al ser la mejor competidora por todos los recursos.
- d) Constante de saturación media de la especie i con el recurso j (k_{sij}). Los valores de k_{sij} se determinaron a partir de igualar la ecuación (A1) a cero, para encontrar los estados estacionarios; en este estado, los valores de R_s son los valores de R_s^* .

$$\frac{r_i R_1}{(k_{i1} + R_1)} - D_i = 0 \quad \text{y} \quad \frac{r_i R_2}{(k_{i2} + R_2)} - D_i = 0 \quad (\text{A3})$$

Una vez igualada a cero la ecuación (A1) para cada recurso, se despeja el valor de k_{sij} y se calcula de la siguiente manera:

$$k_{si1} = \frac{R_{si1}^*(r_{si} - D_{si})}{D_{si}} \quad \text{y} \quad k_{si2} = \frac{R_{si2}^*(r_{si} - D_{si})}{D_{si}} \quad (\text{A4})$$

- e) Cantidad de recurso j requerida para producir un individuo de la especie i (Y_{sij}). El valor de Y_{sij} se obtuvo a partir del despeje del segundo sumando de la ecuación (A2). Esta suma de la ecuación representa el consumo que tiene cada especie de cada recurso (la suma va desde 1 hasta el número de especies presentes en el sistema n). Para una especie i en el sistema simulado con dos recursos, el consumo se define de la siguiente forma:

$$C_{si1} = -\frac{N_{si} r_{si} R_{s1}}{(k_{si1} + R_{s1}) Y_{si1}} \quad \text{y} \quad C_{si2} = -\frac{N_{si} r_{si} R_{s2}}{(k_{si2} + R_{s2}) Y_{si2}} \quad (\text{A5})$$

Recordando que en el modelo de Tilman cada especie debe consumir más del recurso que más la limita para que pueda haber coexistencia, el vector de consumo de cada especie debe tener un componente más grande para aquel recurso cuya R_s^* es mayor (Figura 2.2). Gráficamente, la pendiente del vector de consumo debe ser más pequeña si el recurso más limitante se encuentra en el eje x , y ser más grande si el recurso más limitante (el que tiene la R_s^* más alta) se encuentra en el eje y . Las pendientes de los vectores de consumo de cada especie para cada recurso se calcularon de manera aleatoria siguiendo el siguiente criterio: $\tan x_i$, donde x_i representa un número al azar entre cero y dos para cada especie i . Las pendientes se asignaron a las especies de

manera que las pendientes más grandes correspondieran a las especies con mayores valores R_s^* en el eje y , y se denotarán con el símbolo m_{si} .

Considerando que una pendiente del vector de consumo es igual a su componente en y dividido por su componente en x , a partir de la ecuación (A5):

$$m_{si} = -\frac{N_{si}r_{si}R_{s2}}{(k_{si2} + R_{s2})Y_{si2}} \div -\frac{N_{si}r_{si}R_{s1}}{(k_{si1} + R_{s1})Y_{si1}} \quad (A6)$$

Lo que resulta en:

$$m_{si} = \frac{R_{s2}(k_{si1} + R_{s1})Y_{si1}}{R_{s1}(k_{si2} + R_{s2})Y_{si2}} \quad (A7)$$

Para poder despejar los valores de Y_{sij} es necesario contar con una combinación de concentraciones de recursos (R_{s1} , R_{s2}) que se encuentre sobre el vector de consumo. Colocando a este sobre el origen, y trazando una línea con pendiente m_{si} , se puede encontrar el par de concentraciones requeridas como cualquier punto sobre la línea. Por facilidad, si se iguala $R_{s1} = 1$ y $R_{s2} = m_{si}$, se pueden despejar los valores de Y_{sij} de la siguiente forma:

$$m_{si} = \frac{m_{si}(k_{si1} + 1)Y_{si1}}{(k_{si2} + R_{s2})Y_{si2}} \quad (A8)$$

$$Y_{si1} = \frac{(k_{si2} + m_{si})Y_{si2}}{k_{si1} + 1} \quad y \quad Y_{si2} = \frac{(k_{si2} + m_{si})Y_{si2}}{k_{si1} + 1} \quad (A9)$$

Debido a que los valores de Y_{si1} y Y_{si2} requieren uno del otro para poder ser calculados, se determinó el valor de Y_{si2} como un número aleatorio entre cero y tres, y una vez obtenido se calculó el valor de Y_{si1} de acuerdo a la ecuación (A9).

- f) Tasa de suministro del recurso j (F_{sj}). Se eligió un número al azar entre cero y dos; el valor de F_{sj} fue el mismo para los dos recursos. La elección de este valor fue arbitraria.
- g) Las densidades iniciales de las especies (N_{si}) fueron elegidas arbitrariamente, se establecieron como 0.1 para las tres especies.
- h) Las concentraciones iniciales de los recursos (R_{sj}) y
- i) los puntos de suministro del recurso j (S_{sj}), fueron obtenidos a partir de un muestreo de puntos de concentración de recursos realizado en la simulación.

Se graficaron las isoclinas de crecimiento cero neto (ZNGI) y los vectores de consumo de las tres especies para los dos recursos, a partir de los parámetros generados anteriormente (Figura A1). Se determinó también la región de abastecimiento de recursos en la cual la coexistencia

de las tres especies era teóricamente posible, haciendo un muestreo en la zona de coexistencia delimitada por las ZNGI y los vectores de consumo.

Esta región se determinó utilizando aquellas concentraciones de recursos situadas en la zona de coexistencia delimitada por las ZNGI y los vectores de consumo (Figura A1); de acuerdo con Tilman, en esta región heterogénea es teóricamente posible la coexistencia de las tres especies, si existe un gradiente en los puntos de suministro de los recursos que permita que las especies se diferencien en sus requerimientos (Figura 2.3a). Para obtener las concentraciones iniciales de los recursos (R_{sj}) y los puntos de suministro del recurso j (S_{sj}), se realizó un “muestreo” en la región mencionada, se tomaron puntos de suministro al azar del conjunto de combinaciones de R_{s1} y R_{s2} ubicadas dentro de la región de coexistencia (gradiente de y a y' en la Figura A.1).

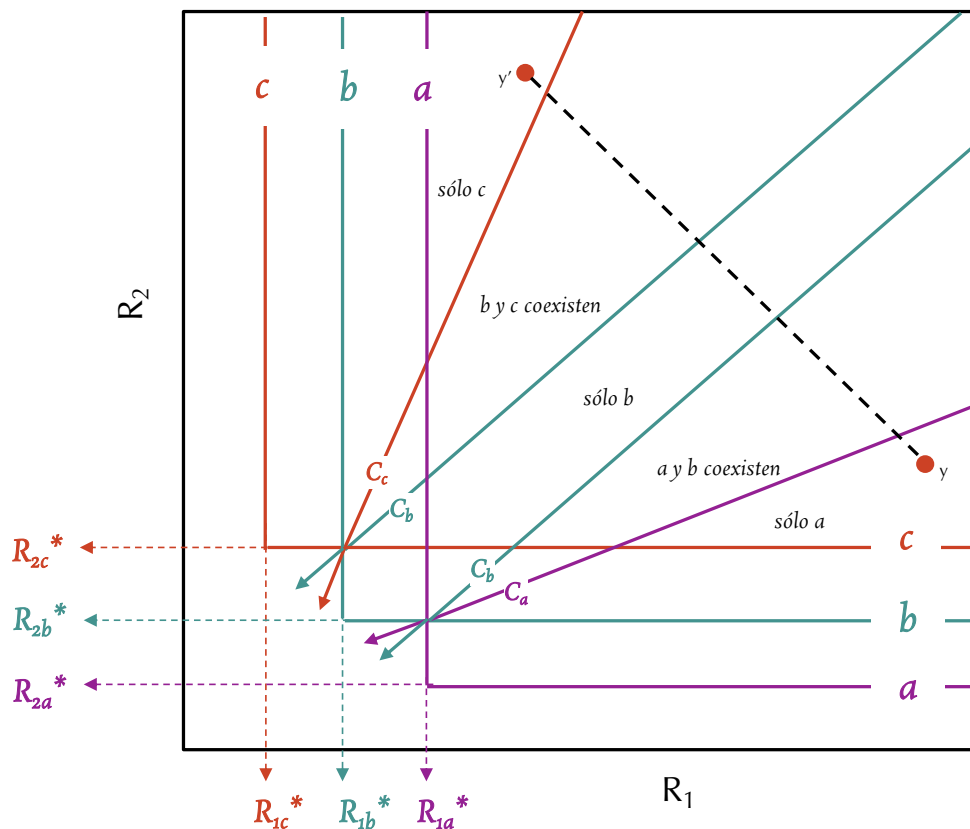


Figura A.1. Regiones de coexistencia delimitadas por las ZNGI y los vectores de consumo de tres especies para dos recursos. La línea punteada que va de y a y' representa la región heterogénea en la que se realizó el muestreo, ya que en este gradiente de disponibilidad de recursos la coexistencia de las tres especies es posible de acuerdo a la teoría (Tilman, 1982).

Se procedió a resolver las ecuaciones diferenciales del modelo correspondientes a las especies y a los recursos (ecuaciones A1 y A2) utilizando el paquete deSolve (Soetaert *et al.*,

2010). Una vez resueltas las ecuaciones con los parámetros y los estados iniciales dados, se analizaron los estados estacionarios de las especies y los recursos para discernir los escenarios en los que la coexistencia de las tres especies era posible.

7.2. Error asociado a las estimaciones de valores de R_s^*

Posteriormente se estimaron los valores de \widehat{R}^* para cada par de especie-recurso, siguiendo el método descrito en la sección 3.2.1 con cuatro diferentes proporciones distintas de la densidad máxima; estos valores umbrales fueron 0.001 %, 0.1 %, 1 % y 2.5 %. Una vez obtenidas las estimaciones del requerimiento, se calculó el error respecto a los valores simulados de requerimiento de las especies (R_s^*) para cada uno de los umbrales utilizados. Posteriormente, se realizó un análisis de correlación entre las densidades de las especies y los porcentajes de error de estimación de umbral para identificar la relación existente entre estas variables. Esto se hizo con la finalidad de determinar si los porcentajes de error asociados a las estimaciones \widehat{R}^* eran grandes al estimar densidades de especies grandes, ya que las estimaciones a partir de datos empíricos se realizaron para las especies más comunes de los pastizales.

7.3. Disyuntivas entre los valores de R_s^* y \widehat{R}^*

Finalmente, era importante saber si el método utilizado para la obtención y estimación de valores de requerimiento mínimo de recursos permitía detectar la existencia de disyuntivas entre éstos. Esto permite validar la forma en la que se evaluó la naturaleza de las relaciones existentes entre los valores de requerimiento obtenidos a partir de datos empíricos, y dar por fidedignas las disyuntivas detectadas entre los valores de R^* . Para ello, se realizó un análisis de correlación entre: (i) los valores de requerimiento simulados de las especies R_s^* , y (ii) los valores de requerimiento estimados \widehat{R}^* con el umbral del 2.5 % de la densidad máxima.

Los pasos descritos en la sección 7 se repitieron 100 veces para: (i) obtener valores que permitieran la coexistencia estable de las tres especies, ya que muchas veces los parámetros generados aleatoriamente no funcionan para que las tres especies coexistan establemente al llegar al equilibrio; (ii) detectar patrones en las relaciones entre los porcentajes de error de las estimaciones y las densidades de especies; y (iii) determinar si el método de estimación permitía detectar disyuntivas entre los requerimientos mínimos de recursos.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler, P., Smull, D., Beard, K., Choi, R., Furniss, T., Kulmatiski, A., Meiners, J., Tredennick, A. & Veblen, K. (2018). Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology letters*, 21(9), 1319-1329.
- Aerts, R. (1999). Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of experimental botany*, 50(330), 29-37.
- APAL. (2015). Soil test interpretation guide. Australian Precision Ag Laboratory, Adelaide.
- Bennett, J. A., & Cahill Jr, J. F. (2013). Conservatism of responses to environmental change is rare under natural conditions in a native grassland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(6), 328-337.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745.
- Bulling, M., White, P., Raffaelli, D. & Pierce, G. (2006) Using model systems to address the biodiversity–ecosystem functioning process. *Mar Ecol Prog Ser*, 311, 295–309.
- Chapin, F. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 11, 233-260.
- Chazdon, R. L, Chao, A., Colwell, R. K., Lin, S.-Y., Norden, N., Letcher, S. G., Clark, D. B., Finegan, B. & Arroyo J. P. (2011). A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, 92(6), 1332-1343.
- Chesson, P. L. (1994). Multispecies competition in variable environments. *Journal of Theoretical Biology*, 45(3), 227–276.
- Chesson, P. L. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–66.
- Craine, J. (2006) Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil*, 285(1-2), 171– 185.
- Cruz-Cisneros, R. & Rzedowski, J. (1980). Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca, (México). *An Esc Nac Cien Biol Méx*, 22, 19-84.
- Fernández, E. A., Romero, C. R. & Zavala, H.J. (2013). Atlas Climático Digital de México. Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México. <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx>.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712-726.

- Gause, G. P. (1934). *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore. 163 pp.
- Gendron, R. P. (1987). Models and mechanisms of frequency-dependent predation. *The American Naturalist*, 130(4), 603–623.
- Giehl, R. F. & von Wirén, N. (2014). Root nutrient foraging. *Plant physiology*, 166(2), 509-517.
- Gilbert G. S. & Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant-pathogen host range. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 104, 4979 – 4983.
- Gordon, C. (2000). The coexistence of species. *Revista chilena de historia natural*, 73(1), 175-198.
- Grace, J. (Ed.). (2012). *Perspectives on plant competition*. Elsevier.
- Grime, J. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344-347.
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169.
- Grime, J., & Hodgson, J. (1987). Botanical contributions to contemporary ecological theory. *New Phytologist*, 106, 283-295.
- Hernández, I. (2016). Influencia de la forma del sistema radicular sobre la intensidad de la competencia interespecífica en un pastizal semiárido de Oaxaca, México. [Tesis de Licenciatura, UNAM]. TESIUNAM.
- Ho, M. D., Rosas, J. C., Brown, K. M. & Lynch, J. P. (2005). Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional plant biology*, 32(8), 737-748.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22, 415-427.
- Hutchinson, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95(882), 137-145.
- Jones Jr, J. B. (2001). *Laboratory guide for conducting soil tests and plant analysis*. CRC press.
- Kembel, S. W., & Cahill Jr, J. F. (2011). Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PloS one*, 6(6), e19992.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology letters*, 7(1), 69-80.
- Levin, S. A. (1970). Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist*, 104(939), 413-423.

- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, 11(10), 995-1003.
- Lynch, J. P. (2005). Root architecture and nutrient acquisition. En: *Nutrient acquisition by plants: an ecological perspective* (pp. 147–184). Ecological Studies. Springer: Berlin.
- Lynch, J. P., & Brown, K. M. (2001). Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 237(2), 225-237.
- MacArthur, R.H. (1972). *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27(2), 209-220.
- Martínez-Blancas, A., Paz, H., Salazar, G. A. & Martorell, C. (2018) Related plant species respond similarly to chronic anthropogenic disturbance: implications for conservation decision-making. *Journal of Applied Ecology*, 55(4), 1860-1870.
- Martorell, C. & Freckleton, R. P. (2014). Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology*, 102(1), 74-85.
- Martorell, C., & Martínez-López, M. (2014). Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos*, 123(2), 225-231.
- Martorell, C., Zepeda, V., Martínez-Blancas, A., García-Meza, D. & Pedraza, P. (2017). A diversity world record in a grassland at Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, 95(1), 1-7.
- McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., ... & Murray, G. (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415(6867), 68-71.
- Miller, T. E., Burns, J. H., Munguia, P., Walters, E. L., Kneitel, J. M., Richards, P. M., ... & Buckley, H. L. (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *The American Naturalist*, 165(4), 439-448.
- Mitra, G. (2017). Essential plant nutrients and recent concepts about their uptake. En: *Essential Plant Nutrients* (pp. 3-36). Springer, Cham.
- Morin, P. J. (1998). Realism, precision, and generality in experimental ecology. *Experimental ecology: issues and perspectives*, 50-70.

- Nicotra, A. & Davidson, A. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37, 117–127.
- Olf, H., & Ritchie, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in ecology & evolution*, 13(7), 261-265.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877-884.
- Phoenix, G. K., Johnson, D. A., Muddimer, S. P., Leake, J. R., & Cameron, D. D. (2020). Niche differentiation and plasticity in soil phosphorus acquisition among co-occurring plants. *Nature plants*, 6(4), 349-354.
- Pinsky, M. (2019). Species coexistence through competition and rapid evolution. *PNAS*, 116(7), 2407-2409.
- Polechová, J. & Storch, D. (2005). Ecological niche. En: Jørgensen, S.E. & Fath, B.D. (eds.). *Evolutionary Ecology. Encyclopedia of Ecology*, 1088–1097.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Revell, L. J. (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 319-329.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in ecology and evolution*, 3(2), 217-223.
- Rosenzweig, M. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York. 436 pp.
- Sauerbeck, D. R., & Helal, H. M. (1990). Factors affecting the nutrient efficiency of plants. En: *Genetic aspects of plant mineral nutrition* (pp. 11-17). Springer, Dordrecht.
- Schläpfer, B., & Ryser, P. (1996). Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos*, 398-406.
- Shipley, B. (2016). *Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference with R*. Cambridge University Press.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(11), 605-611.
- Soetaert, K., Petzoldt, T. & Setzer, R. (2010). Solving Differential Equations in R: Package deSolve. *Journal of Statistical Software*, 33, 1-25. URL <http://www.jstatsoft.org/v33/i09/>

- Sponchiado, B. N., White, J. W., Castillo, J. A. & Jones, P. G. (1989). Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. *Experimental Agriculture*, 25(2), 249-257.
- Tilman, D. (1980). Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist*, 116(3), 362– 393.
- Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Tilman, D. (1985). The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist*, 125(6), 827-852.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16.
- Tilman, D. (2007). Interspecific competition and multispecies coexistence. En: May, R., McLean, A. (eds). Theoretical ecology principles and applications, 84–97. University Press, Oxford.
- Tilman, D. & Wedin, D. (1991). Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology*, 72(2), 685-700.
- Villarreal-Barajas, T. & Martorell, C. (2009). Species-specific disturbance tolerance, competition, and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science*, 20(6), 1027-1040.
- Wedin, D., & Tilman, D. (1993). Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 63(2), 199-229.
- Weiher, E., Clarke, G. P., & Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309-322.
- Whittaker, R. H. (1970). Communities and ecosystems. Macmillan, New York. 352 pp.
- Zepeda, V. & Martorell, C. (2019). Fluctuation-independent niche differentiation and relative non-linearity drive coexistence in a species-rich grassland. *Ecology*, 100(8), e02726.
- Zhu, J., Kaeppler, S. M. & Lynch, J. P. (2005). Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). *Functional Plant Biology*, 32(8), 749-762.