



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTO DE DIFERENTES TIPOS DE ESTRÉS EN
LOS PATRONES DE CONCURRENCIA DE LOS
PASTIZALES SEMIÁRIDOS DEL NORTE DE
OAXACA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

DIEGO ADRIÁN PÉREZ VARGAS



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

CIUDAD DE MÉXICO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por su apoyo brindado al proyecto IN212618 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado, a partir del cual fue financiado el presente trabajo.

A la gente de los pueblos de San Francisco Teopan, San Antonio Abad, Tepelmeme Villa de Morelos y Concepción Buenavista, que sin su apoyo no habría sido posible la realización de este 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 laboratorio.

A mis sinodales la Dra. Irene Sánchez Gallen, Dr. Joel David Flores Rivas, Dr. Hugo Antonio Tovar Romero, Dr. Felipe Francisco García Oliva y M. en C. Melbi Alejandro Ramos Fabiel, por el aporte de sus perspectivas al desarrollo final de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi mamá, mi papá y mi hermano, les dedico este trabajo. Agradezco su apoyo incondicional y por ser grandes ejemplos a seguir.

A mi mejor amiga Vanessa, que siempre me apoya y comparte conmigo el amor por la naturaleza.

A Natalia y Denise, mis amigas que me acompañaron y ayudaron en el proceso de la tesis.

A Luciana y Roberto que, pese a tener carreras tan diferentes, siempre nos echamos una mano.

A Fer y Emiliano, por ser un gran equipo en el campo y cada día en el laboratorio.

Quiero agradecer a mi asesor, Carlos Martorell, por confiar en mi para hacer este trabajo y que, junto con Andrea, Diego, Ale, Carmen, Ian y Nona, hicieron del campo una experiencia inolvidable.

ÍNDICE

Resumen	2
Introducción	4
Objetivo, Hipótesis y Predicciones	14
Métodos	16
Resultados	26
Discusiones	36
Conclusiones	44
Literatura citada	45
Anexo	57

RESUMEN

La estructura de las comunidades biológicas está determinada, en parte, por las interacciones interespecíficas. En las comunidades vegetales, el estrés es un factor que modifica la forma en que las especies interactúan. La hipótesis del gradiente de estrés (HGE) propone que la importancia relativa de la facilitación aumenta a través de los gradientes de estrés del ambiente, mientras que lo contrario sucede con la importancia la competencia. Una modificación posterior de la HGE divide al estrés en aquel promovido por la escasez de recursos y el provocado por condiciones adversas. A través de patrones de concurrencia, *i.e.*, la frecuencia en que dos o más especies se presentan o excluyen al mismo tiempo en un espacio determinado, es posible estimar las interacciones interespecíficas predominantes en la comunidad. Se buscaron patrones de concurrencia (ajedrezamiento y segregación como indicadores de competencia, y anidamiento como indicador de facilitación) a lo largo de distintos gradientes edáficos, y se evaluó si estos patrones corresponden con el tipo de estrés subyacente. Es posible observar estrés por varios factores, como la deficiencia de ciertos recursos edáficos o por condiciones (toxicidad) cuando algunos elementos están presentes en muy alta concentración. Para ello se analizó la incidencia de especies a lo largo de 15 gradientes ambientales en el sistema semiárido de los pastizales naturales del norte de Oaxaca, México. Se encontraron cambios débiles en los patrones de incidencia ($R^2 \leq 0.4$) y una alta prevalencia de facilitación en las comunidades, las cuales estuvieron fuertemente anidadas. Se observó la presencia de competencia (ajedrezamiento) asociada más con los gradientes de nutrientes disponibles y mayor facilitación (anidamiento) en los

gradientes asociados con la dinámica hídrica del sistema. Al contrastarse el planteamiento original de la HGE y la versión revisada, los resultados obtenidos se inclinan hacia el primer planteamiento.

Palabras clave: interacciones entre plantas, estrés, competencia, facilitación, hipótesis del gradiente de estrés, ambiente semiárido, patrones de concurrencia.

INTRODUCCIÓN

Interacciones entre plantas: competencia y facilitación

La importancia de las interacciones bióticas como agentes que determinan la composición de una comunidad es un tema central de la ecología de comunidades (Delalandre y Montesinos-Navarro, 2018). Dentro de una comunidad, las plantas interactúan entre ellas de distintas maneras, como en la competencia por nutrientes o luz, como en la protección contra herbívoros o la radiación intensa (Brooker *et al.*, 2008).

Las diferentes interacciones se definen en función de los efectos que tienen sobre las especies partícipes. La competencia se define como una interacción recíproca entre organismos que es negativa para ambas partes (Burkholder, 1952). La competencia sucede cuando una especie tiene un impacto negativo sobre otra (Zobel, 1992) ya que afecta la disponibilidad de los recursos y con ello influye en el crecimiento poblacional de otras especies en la comunidad (Tilman, 1986). Los efectos negativos pueden presentarse de manera directa debido al consumo de un recurso limitante o la interferencia en la obtención de dichos recursos (Connell, 1990). La facilitación consiste en relaciones entre especies donde al menos una de las partes resulta beneficiada y ninguna sufre efectos negativos (Bruno *et al.*, 2003). En la facilitación las especies obtienen beneficios que resultan frecuentemente de cambios en la fertilidad del suelo, la adquisición de nutrientes o la retención del agua en el suelo a través de la modificación del hábitat provocada por otras plantas (Pugnaire *et al.*, 1996).

Hipótesis del gradiente de estrés

El estrés biológico puede ser definido como cualquier factor ambiental capaz de inducir un cambio potencialmente perjudicial para el organismo vivo (Levitt, 1980). En el contexto ecológico, el estrés se ha definido como todo factor que limita la producción de biomasa en las plantas (Grime, 1977). También se ha definido al estrés como un conjunto de parámetros abióticos que limitan a las especies (Lortie *et al.*, 2004). Éstas se ven limitadas en la adquisición de recursos, el crecimiento o la reproducción del organismo (Grime, 1979). Incluso se le ha expresado como modificaciones o cambios en las rutas metabólicas, las respuestas de crecimiento y los patrones de crecimiento (Lichtenthaler, 1996). El término ha sido utilizado en un sentido muy amplio y de formas muy diversas en la literatura, por lo que su uso se presta a debate.

La hipótesis del gradiente de estrés (HGE) propone que la importancia relativa de la facilitación y la competencia varía de manera inversa a través de los gradientes de estrés en las comunidades (Bertness y Callaway, 1994). De acuerdo con esta hipótesis, en las comunidades que se desarrollan en condiciones de alto estrés hay comúnmente interacciones positivas o de facilitación que resultan de la atenuación o disminución del estrés. En cambio, las interacciones negativas o de competencia son más frecuentes en las comunidades con estrés bajo (Figura 1A; Goldberg y Novoplansky, 1997). Esto se debe a que en la ausencia de estrés es posible una rápida obtención y agotamiento de recursos. En otras palabras, las condiciones estresantes pueden restringir la habilidad de las plantas para obtener recursos, así como el crecimiento de las poblaciones, mientras que cualquier disminución del estrés puede desembocar en el agotamiento de los mismos. La

reducción del estrés puede favorecer el desarrollo de las plantas en mayor medida de lo que la competencia lo restringe (Callaway y Walker, 1997).

Se ha sugerido que la hipótesis del gradiente de estrés podría no sostenerse en gradientes de recursos como el agua o nutrientes disponibles (He *et al.*, 2013). También, se ha considerado que la duración de los periodos entre pulsos de recursos son determinantes en la importancia relativa de la competencia (Donovan y Richards, 2000). Se ha cuestionado el resultado de las interacciones en un escenario de muy alta intensidad de estrés. En estas condiciones las interacciones positivas pueden debilitarse, e inclusive pueden cambiar a interacciones negativas en el caso del recurso agua (Michalet *et al.*, 2014). En sistemas áridos se ha observado esta variedad de patrones cuando el estrés es muy elevado dependiendo de la medida de desempeño utilizada (supervivencia, crecimiento o fecundidad; Maestre *et al.*, 2005).

Se ha propuesto modificar la HGE dividiendo la fuente de estrés en dos categorías, aquel dado por la escasez de recursos y aquel promovido por las condiciones limitantes del ambiente (Maestre *et al.*, 2009). Cuando el estrés se deba a condiciones adversas, la disminución del estrés por parte de un facilitador será mayor que la competencia por recursos, por lo que la interacción resultante será positiva. Las condiciones limitantes que han sido examinadas bajo los supuestos de la HGE son el calor, el frío, el viento, la salinidad, así como la estructura y la humedad del suelo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Graff y Aguiar, 2017). Por otro lado, si el estrés se da por la deficiencia de un recurso, se esperan efectos negativos a causa de un incremento en la competencia (Graff y Aguiar, 2017). Esto se debe a que el recurso más limitante se encuentra en cantidades tan bajas que los beneficios

proporcionados por un facilitador no pueden superar su propia absorción de recursos (Maestre y Cortina, 2004; Figura 1B). La escasez de agua, la deficiencia de luz y la escasez de nutrientes se han probado como fuentes de estrés (Maestre *et al.*, 2009).

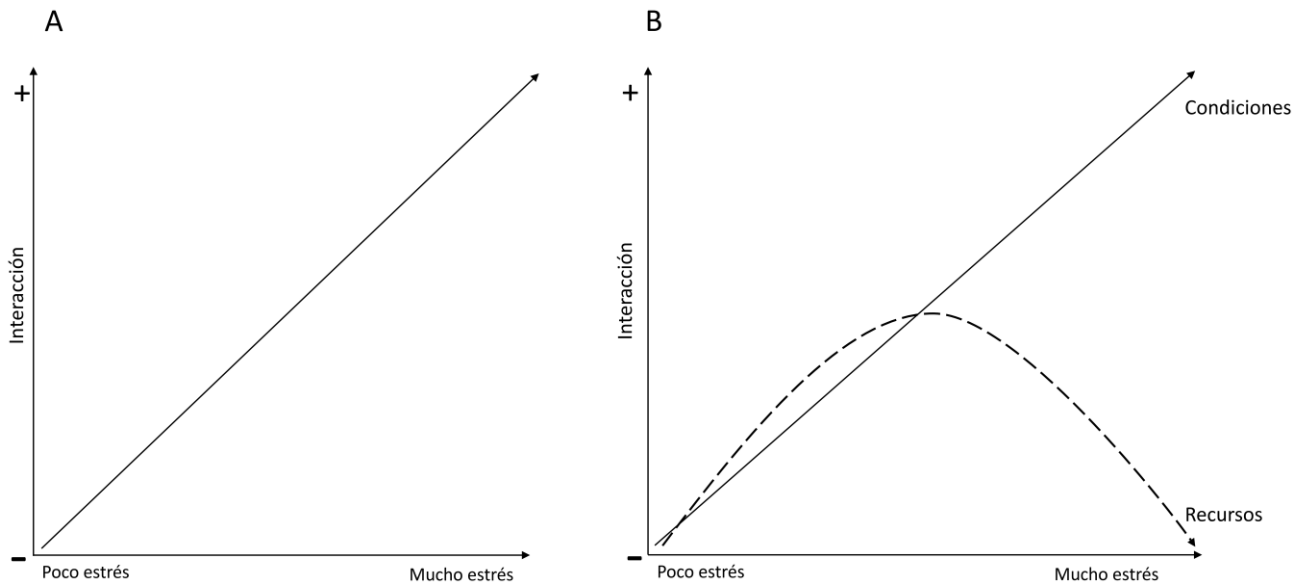


Figura 1. Hipótesis del gradiente de estrés (HGE). **A.**, planteamiento original donde el aumento de estrés promueve la facilitación en la comunidad. **B.**, hipótesis modificada en la cual se divide la fuente de estrés en dos categorías. La línea intermitente corresponde a un estrés por escasez de recursos donde la competencia puede disminuirse en valores intermedios de estrés. La línea continua corresponde al estrés por condiciones que al aumentar propicia el aumento en la facilitación.

Gradientes del suelo

El suelo es una interfase de la atmósfera, biósfera y litósfera. Como resultado, es un sistema en el que sucede un intenso intercambio de materiales que da lugar a fuertes gradientes físicos y químicos (Jobbagy y Jackson, 2001) y a suelos de

características muy diferentes entre sí (Baldwin *et al.*, 1983). Esta heterogeneidad se ve reflejada en la concentración diferencial de nutrientes esenciales para las plantas. Las concentraciones altas de determinados nutrientes inorgánicos pueden provocar toxicidad para una gran variedad de plantas. Por ejemplo, el manganeso (Mn) es necesario como transportador de electrones en la fotosíntesis (Mousavi *et al.*, 2011), pero en grandes cantidades interfiere con la absorción, translocación y utilización de nutrientes inorgánicos (El-Jaoual y Cox, 1998). El magnesio (Mg) forma el núcleo activo de la clorofila, pero puede reducir el crecimiento cuando hay concentraciones bajas de calcio (Proctor, 1970). El hierro (Fe) tanto en su deficiencia como en su exceso induce clorosis en las plantas (Vose, 1982). La deficiencia de cobre (Cu) afecta el desarrollo de hojas nuevas y órganos reproductivos, mientras que en concentraciones altas provoca clorosis, necrosis o inhibición del crecimiento radical (Yrueala, 2005). La toxicidad por boro (B) provoca en las plantas parches de clorosis y necrosis (Nable *et al.*, 1997), y el zinc (Zn) en concentraciones altas causa inhibición en el crecimiento del tallo, necrosis en la punta de las hojas y clorosis (Rout y Das, 2009). El calcio (Ca) regula la osmolaridad, debido a que es necesario para muchos procesos metabólicos y forma parte de la pared celular, pero puede impedir la germinación de semillas y disminuir la tasa de crecimiento de las plantas cuando su concentración es excesiva (White y Broadley, 2003).

Los gradientes de estrés pueden ser el resultado de una variación en la concentración de distintos nutrientes en el suelo. Cuando la concentración es baja, hay estrés por deficiencia de recursos. Con concentraciones muy altas, hay estrés por condiciones adversas (*i.e.*, toxicidad). Sólo en concentraciones intermedias no

hay estrés o este es menor. Esto significa que, de acuerdo con la HGE en su formulación original habría facilitación en ambos extremos del gradiente, y competencia en la parte intermedia (Figura 2). Sin embargo, según la versión revisada (Maestre *et al.* 2009), habría facilitación donde la concentración de recursos provoca toxicidad, y donde hay una ligera carencia de recursos. De manera semejante, habría competencia en regiones intermedias del gradiente de concentración y donde ésta es muy baja (Figura 2).

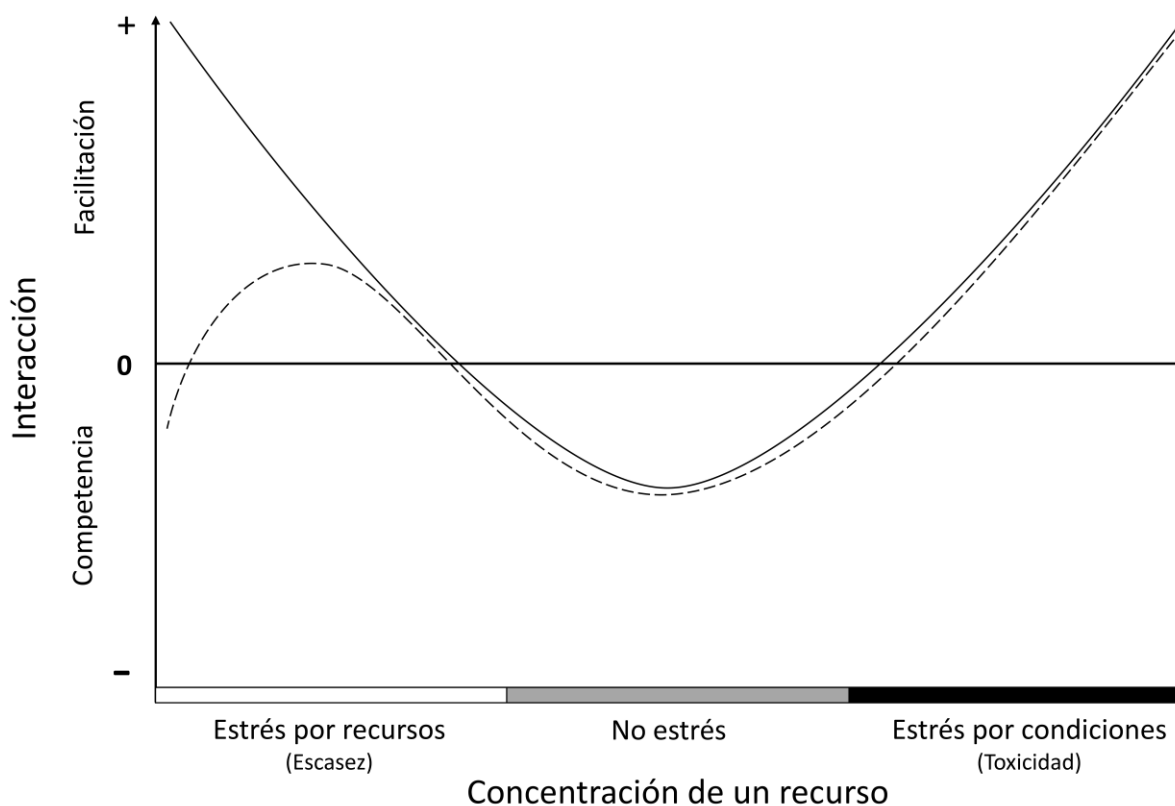


Figura 2. Hipótesis del gradiente de estrés a lo largo de un gradiente de concentración de un recurso típico del suelo. La línea continua corresponde al planteamiento original: sin importar la fuente de estrés, al aumentar éste la facilitación se volverá más importante. La línea intermitente corresponde a la modificación de la hipótesis donde hay una diferenciación de acuerdo con la fuente

de estrés. Cuando ésta es la escasez de recursos hay competencia que puede verse disminuida en valores medios de dicho estrés (es decir, en la porción intermedia de la barra blanca), mientras que el estrés por condiciones promueve la aparición de la facilitación.

Patrones de concurrencia

Las interacciones pueden afectar la composición de las comunidades de maneras específicas, las cuales se reconocen como patrones de concurrencia. Éstos se refieren a la frecuencia en que dos o más especies se presentan o excluyen al mismo tiempo en un espacio determinado, y si esto sucede en mayor o menor medida que lo esperado por azar (Veech, 2006). En general, dichos patrones se analizan considerando simultáneamente conjuntos relativamente grandes de especies. Para ello se parte de una matriz de incidencia de especies, en la cual las filas representan a las especies, las columnas son los sitios o localidades y cada entrada es la presencia o ausencia de la especie en el sitio denotada por un 1 o 0, respectivamente (Gotelli, 2000). Estos patrones de concurrencia se han utilizado como herramienta para inferir las interacciones que suceden en las comunidades y a su vez cómo éstas estructuran a la comunidad.

Existen diferentes patrones de concurrencia que se corresponden a distintas estructuras no aleatorias de unos y ceros en la matriz de incidencia:

Ajedrezamiento (*Checkerboarding*): En este patrón, dos o más especies ecológicamente similares tienen distribuciones mutuamente excluyentes, donde cada sitio alberga a solo una de ellas (Tabla 1, A; Diamond, 1975). Su nombre proviene de la semejanza con un tablero de ajedrez, donde hay cuadros de colores

contrastantes alternados. Cada sitio representa un cuadro y los unos y ceros se representan por un color diferente (Connor *et al.*, 2013). El ajedrezamiento ha sido interpretado como una evidencia de la “exclusión competitiva”, donde por acción de la competencia entre dos especies se produce una diferenciación en la distribución geográfica, por lo que en la actualidad las encontramos separadas una de la otra (Stone y Roberts, 1990). Y, por lo tanto, el ajedrezamiento da como resultado comunidades distintas debido a la formación de conjuntos discretos de especies que se excluyen mutuamente (Tabla B).

Tabla 1. Matrices de incidencia perfectamente ajedrezadas. La tabla A muestra el patrón de cero y uno alternados que da nombre al patrón debido a su parecido con un tablero de ajedrez. La tabla B es una ordenación diferente de los renglones y columnas usando los mismos datos, y revela la presencia de dos conjuntos excluyentes de especies.

A

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Sitio 4
<i>Especie 1</i>	1	0	1	0
<i>Especie 2</i>	0	1	0	1
<i>Especie 3</i>	1	0	1	0
<i>Especie 4</i>	0	1	0	1

B

	Sitio 1	Sitio 3	Sitio 2	Sitio 4
<i>Especie 1</i>	1	1	0	0
<i>Especie 3</i>	1	1	0	0
<i>Especie 4</i>	0	0	1	1
<i>Especie 2</i>	0	0	1	1

Anidamiento (Nestness): El patrón de anidamiento se ha definido como aquél donde las especies existentes en los sitios con pocas especies representan un subconjunto de aquellos más ricos en especies (Ulrich y Almeida-Neto, 2012; Tabla 2). Las configuraciones de este tipo se han relacionado con sistemas donde la extinción juega un papel importante, es decir, las especies en ciertos sitios se extinguen más rápido que en otros. Por otro lado, este patrón se ha observado en comunidades donde las especies difieren fuertemente en sus capacidades de dispersión. Una configuración anidada también puede ocurrir cuando algunas especies, al modificar las condiciones ambientales de su hábitat, dan cabida a que otras especies se puedan establecer (Cook y Quinn, 1995). En este escenario cabe perfectamente la facilitación por disminución del estrés. Existen comunidades que están estructuradas por la facilitación donde una o varias especies llevan a cabo dicha modificación del ambiente tendiendo a mostrar patrones de anidamiento (Govenar, 2010).

Tabla 2. Matriz de incidencia perfectamente anidada

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Sitio 4
Especie 1	1	1	1	1
Especie 2	1	1	1	0
Especie 3	1	1	0	0
Especie 4	1	0	0	0

Segregación: La segregación en este caso se refiere al número de especies no compartidas entre las comunidades (Ulrich y Gotelli, 2013). La segregación espacial de las especies en el hábitat, resultado de interferencias mutuas y la heterogeneidad del ambiente, tiene el efecto de disminuir la competencia interespecífica, resultando en la estabilización de las poblaciones (Shigesada *et al.*, 1979). Una de las formas

de explicar la aparición de un patrón de segregación es que a raíz de la competencia las especies son incapaces de coexistir.

Aleatorio: Este patrón (o ausencia de patrón) refleja una distribución totalmente al azar de las especies y denota únicamente la influencia de procesos estocásticos en la conformación de la comunidad (Ulrich y Gotelli, 2013). En consecuencia puede reflejar una situación en la que las interacciones no determinan de manera importante la estructura comunitaria. El patrón aleatorio se utiliza como referente contra el cual se evalúa si las comunidades muestran ajedrezamiento, anidamiento o segregación.

OBJETIVO, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Objetivo

Determinar los patrones de concurrencia de diferentes especies vegetales en función del estrés, ya sea provocados por la escasez de recursos o por las condiciones limitantes, o de su intensidad.

Objetivos particulares

- Establecer si los patrones de concurrencia de las plantas cambian a lo largo de diferentes gradientes ambientales.
- Determinar si en ausencia de estrés los patrones de concurrencia de las plantas corresponden con lo esperado en comunidades estructuradas por la competencia.
- Identificar si los efectos del estrés causado por falta de recursos difieren del causado por condiciones limitantes, particularmente donde el estrés es muy intenso.

Hipótesis

1. La facilitación ocurre siempre que aumenta el estrés independientemente del tipo de estrés (Bertness y Callaway, 1994).
2. El factor causante del estrés afecta a las interacciones interespecíficas que determinan los patrones de concurrencia: cuando la fuente es la escasez de recursos, hay competencia, mientras que cuando la fuente son las condiciones limitantes hay facilitación.

Predicciones

De acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés en su forma original:

- Los índices asociados al anidamiento serán mayores en sitios donde el estrés impuesto por condiciones o recursos sea alto.
- Los índices asociados al ajedrezamiento y segregación serán mayores donde el estrés sea bajo.

De acuerdo con la hipótesis de estrés modificada:

- Los índices asociados al anidamiento serán mayores en sitios donde el estrés impuesto por condiciones sea alto.
- Los índices asociados al ajedrezamiento y segregación serán mayores donde el estrés esté determinado por la escasez de recursos, o donde el estrés es muy bajo.

MÉTODOS

Métodos de campo

Sitio de estudio

El estudio se realizó al final de la temporada de lluvias (septiembre y octubre) en los pastizales naturales de los municipios de Concepción Buenavista (17° 59' 11" N, 97° 26' 17" O), Santiago Ihuitlán Plumas (comunidad de San Antonio Abad; 17° 52' 50" N, 97° 25' 55" O), San Francisco Teopan (17° 53' 4" N, 97° 33' 2" O) y Tepelmeme Villa de Morelos (18° 0' 25" N, 97° 17' 18" O), ubicados en el norte de Oaxaca. Estas comunidades presentan una temperatura media de 15.8° C, precipitación desde 515 hasta 688 mm y un gradiente altitudinal entre 2112 y 2646 m s. n. m. (Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales, s.f.). Estas localidades representan un gradiente climático que va desde el clima BS o semiárido hasta el Cw o templado subhúmedo.

Los pastizales naturales de esta región se encuentran establecidos en rocas volcánicas del Cenozoico y depósitos de carbonato de calcio, conocidos comúnmente como "caliche" (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980). Los pastizales de Concepción Buenavista han sido descritos como el posible límite sur de los pastizales de Norteamérica y presenta un récord de diversidad vegetal, alojando 25 especies en un espacio de 0.1 × 0.1 m (Martorell *et al.*, 2017). Se seleccionaron las localidades de estudio sobre tobas volcánicas, roca caliza y basalto, así como las transiciones entre estos afloramientos, con el objetivo de representar la variedad de características edáficas de éstos pastizales. En total fueron revisados 40 sitios.

Recolecta de datos

En cada sitio se delimitó un área de 50 × 100 m, registrando su ubicación obtenida de un dispositivo GPS. En cada área se colocaron al azar entre seis u ocho cuadros, de acuerdo con las posibilidades de la localidad, de 1 m² divididos en cuadritos de un decímetro cuadrado. Se revisaron únicamente 20 cuadritos que fueron seleccionados de forma aleatoria, identificando todas las especies vegetales. Estos datos fueron capturados posteriormente como matrices de incidencia de especies.

En cada localidad, al lado de cada cuadro de 1 m², se tomó una muestra de suelo con un nucleador, procurando que la profundidad fuera de 3 cm de profundidad para cada muestra, ya que las especies representativas del pastizal suelen tener sus raíces en dicha profundidad (Hernández, 2016; Anexo, Tabla B). Cada muestra fue almacenada en una bolsa de papel. Posteriormente, todas las muestras de un solo sitio fueron homogeneizadas, secadas y procesadas con un tamiz de 2 mm para su posterior análisis en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Postgraduados. La concentración del P lábil se llevó a cabo con el método de Bray (Bray y Kurtz, 1945). Las concentraciones de K, Ca, Mg y Sodio (Na) fueron obtenidas por el método de NH₄OAc 1N con pH 7 (Schollenberger y Simon, 1945). Las de Fe, Cu, Zn y Mn fueron cuantificados por el método DTPA (Lindsay y Norvell, 1978) y la concentración de B se determinó por el método HWT (Berger y Truog, 1939), conocido como el método de agua caliente. Finalmente, el porcentaje de nitrógeno total (Nt) fue determinado por el método de Kjeldahl (Kjeldahl, 1883). Las variables de textura de suelo fueron obtenidas por medio del método Bouyoucos (Bouyoucos, 1962).

La disponibilidad de agua, un recurso limitante sumamente importante en las regiones semiáridas, se estimó a partir de dos procedimientos. Por un lado, se estimó el agua disponible en el suelo a través de la diferencia entre la capacidad de campo, que es la cantidad máxima de agua que el suelo puede retener, y el punto de marchitamiento, que es la cantidad mínima de agua en el suelo a la cual pueden tener acceso las plantas (Tolk, 2003). La capacidad de campo y el punto de marchitamiento se determinaron a partir de los valores de arena, limos y arcillas en el software de SPAW Soil Water Characteristics (versión 6.02.74; Saxton, 2016), el cual se basa en las ecuaciones de Saxton y Rawls (2006). Por otro lado, se utilizaron datos de la precipitación total anual en cada localidad, la cual se obtuvo de la UNIATMOS (Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales, s.f.) para cada sitio de estudio. En el caso de los datos de temperatura, esta base no parece ser muy confiable, por lo que empleamos la altitud como un indicador de la misma.

Trabajo de gabinete

Determinación del tipo de estrés

En total se consideraron 15 variables ambientales para determinar el tipo de estrés, 11 correspondientes a nutrientes disponibles y cuatro a otras variables abióticas (agua disponible, precipitación, altitud y pH). A partir de los resultados obtenidos en los análisis de suelos las concentraciones de los nutrientes disponibles fueron divididas en tres intervalos: insuficiencia, suficiencia y exceso. Para ello se consideraron categorías de interpretación de análisis de suelos previamente

publicadas (Marx *et. al.* 1999; Heckman, 2006; Horneck *et. al.* 2011). Se utilizaron los valores de concentración muy baja y baja para insuficiencia, media y alta para suficiencia, y muy alta como exceso (Figura 3). Esto se debe a que, de acuerdo con las definiciones convencionales para dichos valores, el intervalo de insuficiencia representa un estrés por escasez de recursos ya que limita el desarrollo de la planta, y el exceso puede significar toxicidad por la alta concentración del nutriente, es decir, estrés por condiciones (Heckman 2006, Figura 3). Por medio de una revisión bibliográfica se determinaron las categorías para interpretación de los análisis de suelos para N (APAL Agricultural Laboratory, s.f.), P, K, Mg (Horneck *et al.*, 2011), Ca (Marx y Stevens, 1996), Cu, Fe, Mn, Zn, B (Jones Jr., 2001) y Na (Hamza, 2008). Estos valores se encuentran concentrados en la Tabla A del Anexo.

El pH no tiene categorías equivalentes a los nutrientes disponibles del suelo. Sin embargo, se encontró que un intervalo entre 6 y 8 es óptimo para el crecimiento de una gran variedad de especies vegetales (Läuchli y Grattan, 2017; Horneck *et al.*, 2011; APAL Agricultural Laboratory, s.f.). Ya que los pH ácidos (<6) o alcalinos (>8) implican que varios nutrientes dejan de estar disponibles (Roques *et al.*, 2013), los valores fuera de dicho intervalo pueden considerarse indicadores de estrés por escasez de recursos.

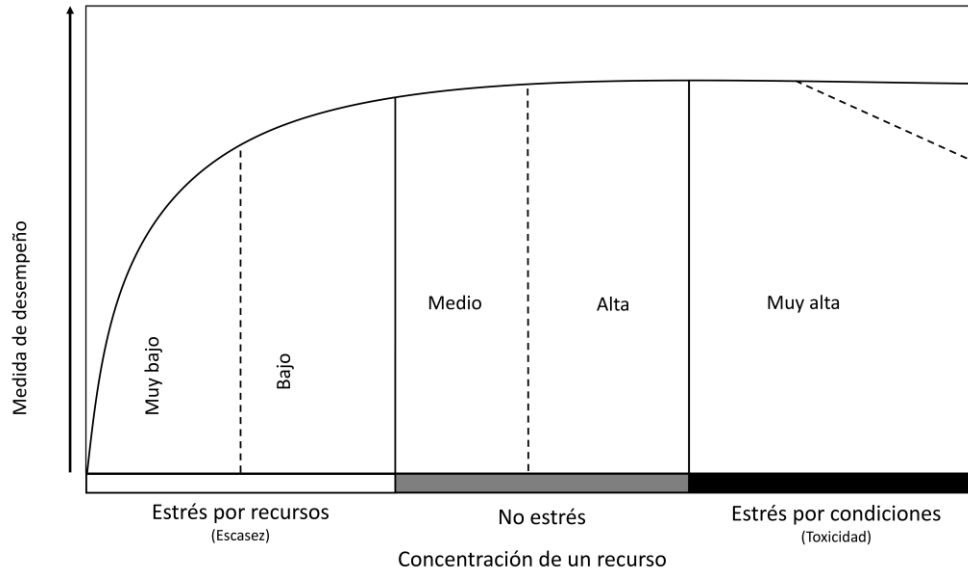


Figura 3. Intervalos para las categorías de concentración de recursos en el suelo. Las categorías bajo y muy bajo corresponden a un estrés por escasez de recursos, medio y alto corresponden a un intervalo de suficiencia, no hay estrés. Finalmente, la categoría de muy alta concentración de recursos significaría un estrés por condiciones. Modificado de Heckman (2006).

Los sistemas semiáridos se encuentran fuertemente limitados por el agua (Austin *et al.*, 2004). Por lo tanto, para la capacidad de agua disponible y precipitación se consideró que para este sistema, los valores más altos observados de estas dos variables no podrían corresponder a un exceso (y por lo tanto a un estrés por condiciones) sino cuando mucho a una situación de suficiencia. Los valores más bajos observados indican estrés por escasez de recursos.

En el caso de la altitud, los valores bajos corresponden a temperaturas altas y por ende a mayores tasas de evaporación. Por ello se les consideró como

indicadores de escasez de recursos. La zona de estudio está sujeta a numerosas heladas todos los años (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980): las zonas más altas y frías probablemente experimentan más heladas, por lo que los valores elevados de altitud representarían un estrés por condiciones.

Análisis de los patrones de concurrencia

Para evaluar la presencia de ajedrezamiento en las matrices de incidencia se utilizó el índice C-score (Stone y Roberts, 1990). Éste índice representa el número promedio de unidades de ajedrezamiento que hay en cada par posible de especies en la comunidad. Una unidad de ajedrezamiento puede presentarse en la matriz de incidencia de las siguientes dos formas:

	Sitio X	Sitio Y
Especie A	1	0
Especie B	0	1

	Sitio X	Sitio Y
Especie A	0	1
Especie B	1	0

donde las columnas representan a los sitios y las filas a las especies, en este caso solo un par de ellas.

Para conocer el nivel de anidamiento presente en las matrices de incidencia se utilizó el índice *NODF* (Almeida-Neto *et al.*, 2008) que parte de la ordenación de las filas y las columnas de la matriz de tal modo que las comunidades y las especies están organizadas en orden decreciente de riqueza de los cuadros muestreados para cada matriz de sitio. El valor calculado representa el porcentaje de presencias que no corresponden con lo que se observaría en una matriz perfectamente anidada.

La evaluación de patrones de segregación se llevó a cabo con el índice de *Chao* C_{qN} (Chao *et al.*, 2008; Ulrich y Gotelli, 2013). Éste índice es una modificación del índice de Morisita, el cual indica diferencias en la abundancia relativa de especies entre sitios y puede interpretarse como medida de covarianza negativa en abundancias relativas. El índice de *Chao* C_{qN} parte del mismo principio, pero utilizando datos de presencia ausencia en lugar de abundancias. Los valores bajos de este índice significan una disimilitud entre las comunidades, mientras que valores altos indican una semejanza entre las mismas (Ulrich y Gotelli, 2013). Éstos valores, respectivamente, se relacionaron con la segregación y agregación presente en las comunidades.

$$C_{qN} = \sum_i^m \frac{[(\sum_{j=1}^n p_{ij})^2 - \sum_{j=1}^n (p_{ij})^2]}{(n-1) \sum_{j=1}^n (p_{ij})^2}$$

Los valores de los índices que cuantifican los patrones de concurrencia no solo dependen de los mecanismos que pretenden evaluar, en este caso, las interacciones interespecíficas. No es posible saber *a priori* si un valor dado indica que hay interacciones fuertes, o si es el resultado de otros factores tales como el número de sitios estudiados o la proporción de presencias y ausencias en los datos. Para interpretar los índices y hacerlos comparables entre sitios o estudios, se utiliza el tamaño estandarizado del efecto (TEE) para cada matriz. Éste mide el número de desviaciones estándar que el índice observado se encuentra por encima o por debajo del valor esperado por azar para la matriz en ausencia de interacciones (Gotelli y McCabe, 2002). El TEE es la diferencia entre el índice (I) observado y el esperado dividido entre la desviación estándar de los índices simulados.

$$TEE = \frac{I_{observado} - I_{simulado}}{\sigma_{simulado}}$$

Un modelo nulo es un generador de patrones basado en la aleatorización de datos o el muestreo aleatorio de una distribución conocida o propuesta (Gotelli y Graves, 1996). A través de la aleatorización se busca construir un modelo que excluye el mecanismo ecológico de nuestro interés (Gotelli, 2001). Esto nos permite saber si el patrón existente en los datos obtenidos puede ser reproducido meramente por azar.

Los modelos nulos son utilizados con índices que cuantifican un patrón determinado en matrices de presencia-ausencia de especies (Ulrich y Gotelli, 2013). Este procedimiento nos permite cuantificar en qué medida el patrón observado en los datos excluye las interacciones entre especies. Es importante recalcar que diferentes índices requieren de diferentes modelos nulos (Gotelli, 2000).

Para el cálculo de los TEE fueron generadas 125,000 comunidades nulas a través de 50 ensayos de 2500 comunidades cada una. Se calculó el índice de concurrencia promedio y su desviación estándar para cada uno de estos 50 ensayos y se obtuvo su promedio. Los modelos nulos se generaron utilizando la función “*oecosimu*” del paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2007) para R (R Core Team, 2020). El paquete “vegan” provee de herramientas y funciones para ecología descriptiva de comunidades, cuenta con funciones como análisis de diversidad, ordenamiento de comunidades o análisis de disimilitud. Para el caso del C-score y del índice de *Chao C_{qN}* se utilizó un modelo nulo que conserva los totales de filas y columnas en la matriz conocido como SIM9 (Gotelli, 2000) o FF (Ulrich y Gotelli, 2007) y un

algoritmo de aleatorización denominado “*greedyqswap*”. Es un método secuencial, es decir, cada aleatorización se hace a partir de la anterior, por lo que los índices calculados a partir de aleatorizaciones sucesivas pueden no ser independientes. Para evitar esto se aplicó un adelgazamiento de 100, esto quiere decir que de 100 comunidades nulas generadas se desechaban todas excepto la última obtenida y a partir de esta comenzaba el proceso de aleatorización de nuevo (Oksanen *et al.*, 2007). El índice *C*-score fue incorporado a partir del paquete “EcoSimR” (Gotelli *et al.*, 2015). En el caso de la función *NODF* se utilizó un modelo nulo que únicamente conserva el número de presencias en toda la matriz (denominado como “R00” en *vegan*) sin ningún adelgazamiento. La combinación de índices y modelos nulos fue elegida en función de las sugerencias que se hacen en una revisión de detección de patrones y modelos nulos (Ulrich y Gotelli, 2013). Sin embargo, aún no se ha investigado de manera particular un modelo nulo que trabaje de manera óptima con el índice de *Chao C_{qN}*, por lo cual se utilizó el mismo que en el caso del *C*-score, al tratarse ambos de índices de segregación.

Patrones de concurrencia y estrés

Los modelos aditivos generalizados, GAM por sus siglas en inglés, son una extensión de los modelos lineales generalizados en los cuales subyacen dos premisas muy importantes: las funciones son aditivas y sus componentes cambian suave (*smooth*) y gradualmente conforme cambian las variables explicativas (Guisan *et al.* 2002). El término suave se usa para referirse a una curva resultante (Hastie y Tibshirani, 1987), lo cual implica que no se ajustan rectas *a priori*. Estos modelos analizan la estructura de los datos para luego ajustar un modelo dirigido

por los mismos (Yee y Mitchell, 1991), y no por una función definida previamente por el investigador. Nos permiten describir mejor las tendencias de los datos en un escenario donde éstas son potencialmente no lineales. Esto es importante dado que se esperan curvas más o menos complejas de acuerdo con las variantes de la hipótesis del gradiente de estrés (Figura 2). Por lo tanto, se ajustaron modelos aditivos generalizados del valor del TEE de los índices de concurrencia contra las variables ambientales y los resultados de los análisis de suelos. En todos los casos se ajustó un modelo en el cual los TEE no cambiaron con las variables ambientales. Este modelo se conoce en la literatura como modelo nulo, pero no debe confundirse con los modelos empleados para calcular el TEE. Los diferentes modelos se compararon a través del criterio de información de Akaike (AIC).

RESULTADOS

En 12 de las 15 variables ambientales los modelos ajustados del índice C-score obtuvieron valores por encima de las dos unidades (Figura 4). Al ser valores estandarizados esto quiere decir que los valores promedio de segregación fueron diferentes a lo esperado por azar en al menos una porción del gradiente. Esto indica que ante determinadas condiciones edáficas el ajedrezamiento asociado a la competencia se hace presente en la comunidad. Se puede observar que los valores del índice C_{qN} sólo una vez se ubican por debajo de las -2 unidades (Figura 4), lo que indicaría segregación, y en cuatro casos estuvo por arriba de dos, indicando agregación. Por lo tanto, este índice no difiere de lo esperado por azar en la gran mayoría de los casos. Finalmente, los valores obtenidos para el índice NODF a lo largo de los gradientes de estrés se mantuvieron siempre por encima de las dos unidades (Figura 4), lo que indica la presencia de anidamiento significativamente diferente del azar.

El ajedrezamiento cambió a lo largo de seis de los 15 gradientes ambientales estudiados. Los modelos donde la variable ambiental afectaba al ajedrezamiento fueron mejores por el hecho de tener una diferencia mayor a dos unidades de AIC que el modelo nulo ($\Delta AIC \geq 2$). Estos fueron los modelos para el pH, N, Ca, agua disponible, Fe y Mn, siendo particularmente notable el nitrógeno (Tabla 3; $\Delta AIC = 15.67$; $R^2 = 0.428$). De estos seis modelos, únicamente tres, N, agua disponible y Fe, coinciden con al menos una de las versiones de la HGS (Tabla 3, Figura 4).

Es importante señalar que, de acuerdo con la HGE revisada, la pendiente de la curva esperada es positiva, negativa o cercana al cero dependiendo de la porción del gradiente que se observe siempre y cuando se trate de recursos que posiblemente no alcancen niveles de suficiencia (Figura 2). Ya que los ambientes semiáridos presentan escasez de agua, en las variables asociadas con ésta (precipitación, agua disponible y altitud) podrían coincidir siempre con la hipótesis revisada independientemente de la pendiente observada en la curva. Lo mismo sucede con P y Na. Esto se indica con una interrogación en las tablas 3-5. Sólo en el caso del C-score es claro que la hipótesis modificada no corresponde con lo observado para el agua disponible ya que en puntos intermedios de estrés hay competencia en vez de facilitación. En el caso del índice de anidación del fósforo sucede lo mismo, ya que aún en la virtual ausencia de este nutriente no se observa un aumento de competencia. Otro problema que se observó en algunos datos es que el patrón observado corresponde con la hipótesis revisada sin que se observe un aumento de competencia donde los recursos son muy escasos, lo que podría deberse a que no se muestreó el gradiente de disponibilidad completo. En estos casos es imposible distinguir entre ambas versiones de la HGE y se indican con asteriscos en las tablas.

Tabla 3. Estadísticos asociados a los modelos aditivos generalizados del índice C-score contra las variables ambientales. La columna ΔAIC_1 corresponde al criterio de información de Akaike del modelo que incluye la variable ambiental, y el ΔAIC_0 corresponde al valor del modelo nulo. En negritas se señalan los casos en los que hay una diferencia mayor de dos unidades, lo que indica que el modelo que incluye a la variable ambiental tiene un mejor apoyo por parte de los datos que el modelo nulo. Las columnas H1 y H2 indican si el comportamiento del modelo se ajusta al planteamiento original de la hipótesis del gradiente de estrés o a la versión modificada, respectivamente. * = No se observa aumento de competencia cuando los recursos son muy escasos, pero podría ser porque no se muestreó todo el gradiente.

Variable ambiental	R^2	ΔAIC_1	ΔAIC_0	H1	H2
Altitud	0.114	0.00	1.66	No	?
pH	0.185	0.00	6.22	No	No
N	0.428	0.00	15.67	Sí	Sí*
P	0.096	0.00	0.72	Sí	?
K	0.176	0.00	1.25	No	No
Ca	0.105	0.00	2.44	No	No
Mg	0.002	1.93	0.00	No	No
Na	0.001	1.98	0.00	No	?
Agua disponible	0.175	0.00	3.44	No	No
Precipitación	0.066	0.00	0.73	Sí	?
Fe	0.256	0.00	7.45	Sí	No
Cu	0.044	1.33	0.00	Sí	Sí
Zn	0.116	0.31	0.00	Sí	Sí*
Mn	0.310	0.00	8.95	No	No
B	0.084	0.24	0.00	No	Sí

La búsqueda de patrones asociados a la segregación únicamente arrojó el caso del K en el que la evidencia apoya un cambio a lo largo de los gradientes ambientales ($\Delta AIC \geq 2$; Tabla 4). Sin embargo, el comportamiento del índice C_{qN} ante dicho gradiente no corresponde con ninguno de los planteamientos de la HGS. Por otro lado, el modelo que incluye al Zn como variable ambiental señala un apoyo de los datos al modelo nulo (Tabla 4; $\Delta AIC_1 = 7.08$), lo que quiere decir que el azar explica mejor la variación en los valores del índice.

Tabla 4. Estadísticos asociados a los modelos aditivos generalizados del índice C_{qN} de las variables ambientales incluidas en las distintas hipótesis. La columna ΔAIC_1 corresponde al criterio de información de Akaike del modelo que incluye la variable ambiental, y el ΔAIC_0 corresponde al valor del modelo nulo. En negritas se señalan los casos en los que hay una diferencia mayor de dos unidades, lo que indica que el modelo que incluye a la variable ambiental tiene un mejor apoyo por parte de los datos que el modelo nulo. En cursivas se indica el caso opuesto. Las columnas H1 y H2 indican si el comportamiento del modelo se ajusta al planteamiento original de la hipótesis del gradiente de estrés o a la versión modificada, respectivamente. * = No se observa aumento de competencia cuando los recursos son muy escasos, pero podría ser porque no se muestreó todo el gradiente.

Variable ambiental	R ²	ΔAIC_1	ΔAIC_0	H1	H2
Altitud	0.003	1.87	0.00	No	?
pH	0.008	1.67	0.00	No	No
N	0.032	0.69	0.00	No	No
P	0.034	0.59	0.00	No	?
K	0.261	0.00	4.98	No	No
Ca	0.064	0.00	0.66	No	No
Mg	0.022	1.06	0.00	No	No
Na	0.052	0.00	0.07	No	Sí
Agua disponible	0.061	0.00	0.21	Sí	?
Precipitación	0.000	1.99	0.00	No	?
Fe	0.022	1.78	0.00	No	No
Cu	0.042	0.29	0.00	Sí	No
Zn	0.403	7.08	0.00	Sí	Sí*
Mn	0.006	1.76	0.00	Sí	Sí
B	0.146	0.46	0.00	No	Sí

Tabla 5. Estadísticos asociados a los modelos aditivos generalizados del índice NODF contra las variables ambientales. La columna ΔAIC_1 corresponde al criterio de información de Akaike del modelo que incluye la variable ambiental, y el ΔAIC_0 corresponde al valor del modelo nulo. En negritas se señalan los casos en los que hay una diferencia mayor de dos unidades, lo que indica que el modelo que incluye a la variable ambiental tiene un mejor apoyo por parte de los datos que el modelo nulo. Las columnas H1 y H2 indican si el comportamiento del modelo se ajusta al planteamiento original de la hipótesis del gradiente de estrés o a la versión modificada, respectivamente.

Variable ambiental	R^2	ΔAIC_1	ΔAIC_0	H1	H2
Altitud	0.149	0.00	3.28	No	?
pH	0.045	1.00	0.00	No	No
N	0.027	1.39	0.00	Sí	No
P	0.078	0.00	1.23	Sí	No
K	0.004	1.81	0.00	Sí	No
Ca	0.049	0.89	0.00	No	No
Mg	0.185	0.00	2.53	No	No
Na	0.030	1.47	0.00	No	?
Agua disponible	0.009	1.61	0.00	Sí	?
Precipitación	0.149	0.00	3.16	No	?
Fe	0.007	1.69	0.00	Sí	No
Cu	0.362	0.00	5.73	Sí	No
Zn	0.000	1.96	0.00	No	No
Mn	0.002	1.91	0.00	Sí	Sí
B	0.024	1.49	0.00	No	No

El anidamiento, medido a partir del índice NODF, fueron cuatro los modelos en los que la evidencia sugiere un cambio a lo largo de los gradientes ambientales ($\Delta AIC \geq 2$), el Mg, el Zn, el Cu y la altitud. En seis casos los patrones corresponden con lo esperado con el planteamiento original de la HGE, y únicamente uno de ellos coincide con lo descrito por los dos planteamientos de la hipótesis (Figura 4).

Los valores de R^2 fueron bajos (≤ 0.4 , promedio = 0.098) para todos los índices estudiados (C-score, C_{qN} y NODF).

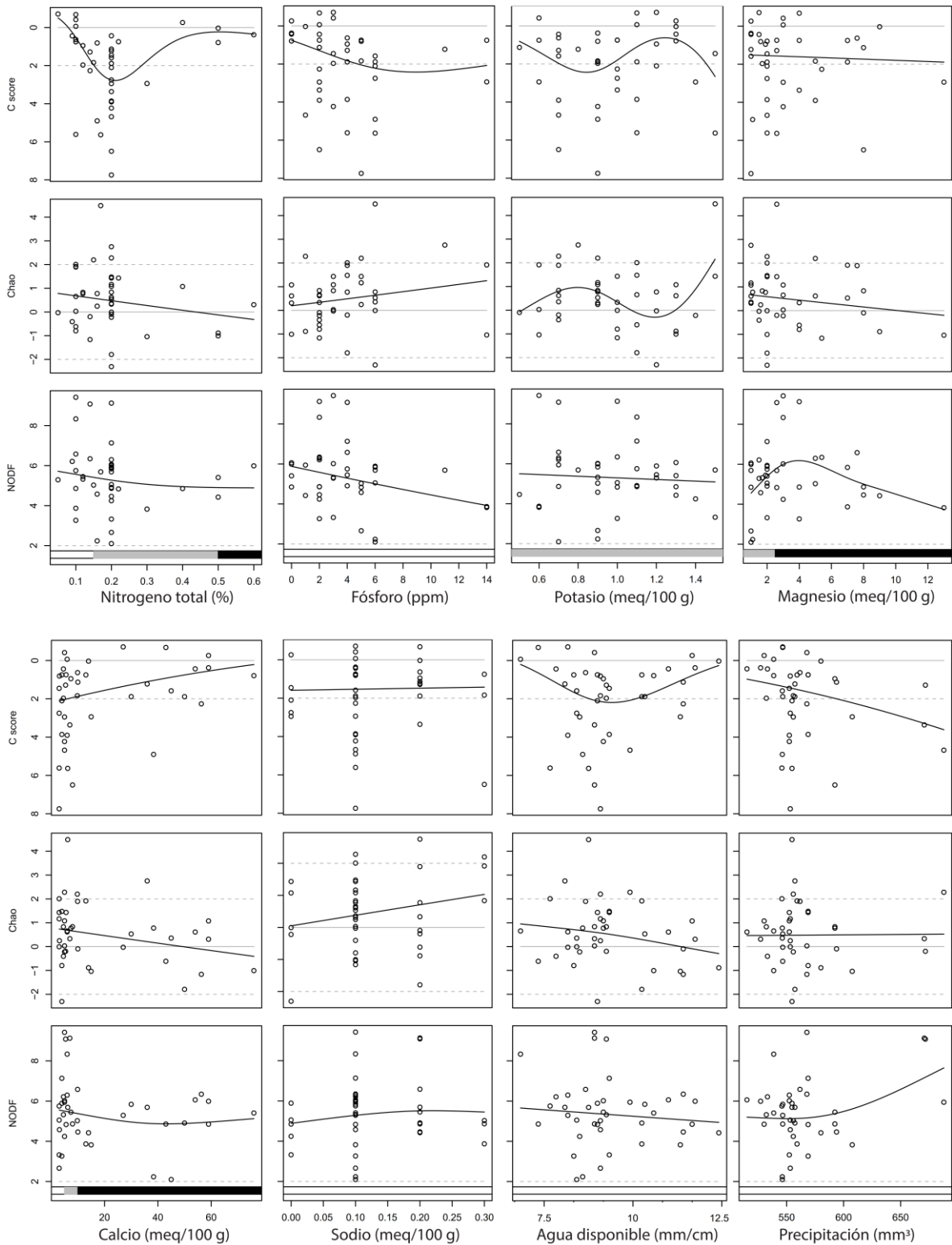


Figura 4. Relaciones entre los patrones de concurrencia estandarizados y las variables ambientales. La barra inferior corresponde a los intervalos de insuficiencia, suficiencia y exceso en color blanco, gris y negro, respectivamente. Las líneas punteadas grises señalan los valores mayores a dos unidades por fuera de las cuales los valores difieren de lo esperado al azar.

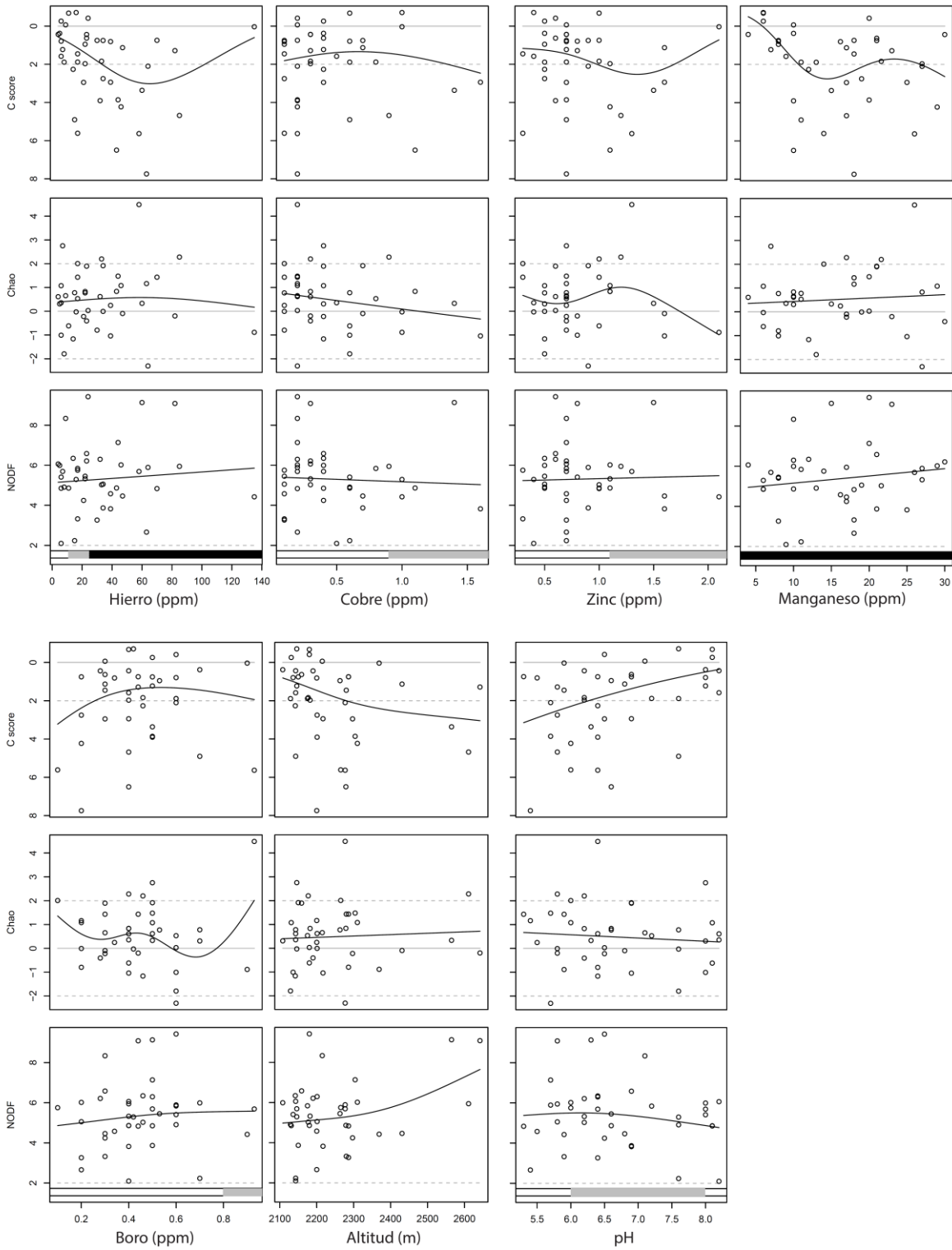


Figura 4 (cont). Relaciones entre los patrones de concurrencia estandarizados y las variables ambientales. La barra inferior corresponde a los intervalos de insuficiencia, suficiencia y exceso en color blanco, gris y negro, respectivamente. Las líneas punteadas grises señalan los valores mayores a dos unidades por fuera de las cuales los valores difieren de lo esperado al azar

DISCUSIÓN

Patrones de concurrencia a lo largo de los gradientes de estrés

De un total de 45 variables ambientales analizadas, comprendidas por factores abióticos y nutrientes del suelo, 12 presentaron un cambio en sus patrones de concurrencia con un apoyo claro de la evidencia ($\Delta AIC \geq 2$). Esto significaría que, a lo largo de los gradientes analizados, aproximadamente un cuarto presentaron modificaciones en los patrones de concurrencia a raíz de los cambios en el ambiente. Esta evidencia sugiere que las interacciones de la comunidad de los pastizales semiáridos de la región de estudio cambian en función de algunas de las características físicas y químicas del suelo. Esto es consistente con lo que se ha observado en otras comunidades de pastizales semiáridos (Pugnaire *et al.*, 2004). Sin embargo, las variables ambientales consideradas explican menos de la mitad de la variación observada en los índices de concurrencia como lo revelan los valores bajos de R^2 (Tablas 3 - 5).

En el caso del índice C-score fueron detectados patrones significativos en seis variables ambientales. En el N un ΔAIC de 15 unidades sugiere una influencia determinante por parte de este elemento con el índice. Cabe destacar que algunos de los patrones encontrados para el C-score no son totalmente independientes entre sí. Por ejemplo, un alto contenido de calcio casi siempre está relacionado con suelos alcalinos, por lo que no es extraño que ambas variables hayan tenido un efecto sobre el ajedrezamiento. Pueden existir relaciones semejantes entre otras variables (Lucas y Davis, 1961).

Por otro lado, para el índice NODF hubo cuatro patrones no aleatorios encontrados, dos de ellos relacionados con la dinámica hídrica del sistema: altitud y precipitación. Hay una gran cantidad de trabajos que muestran relaciones de facilitación entre plantas asociadas a la disponibilidad de agua (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Maestre y Cortina, 2004; Callaway, 2007; Luo *et al.*, 2010). Los otros dos patrones encontrados que muestran cambios están en los gradientes de Mg y Cu. En el primero sería posible que la asociación de plantas disminuyera el impacto de la alta concentración de Mg por medio de su almacenamiento en vacuolas (Gao *et al.*, 2015). Esto podría explicar los resultados que sugieren que hay facilitación en prácticamente todas las comunidades observadas, ya que en casi todas hay exceso de Mg. Sin embargo, en las concentraciones más altas de Mg la facilitación se debilita. Esto coincide con lo que señalan Michalet *et al.* (2014) en cuanto a que los mecanismos de facilitación pueden ser insuficientes para mitigar niveles de estrés muy elevados. En el caso del Cu, se han descrito estrategias de activación de genes ante la deficiencia de Cu (Droppa y Horváth, 1990; Yruela, 2005), pero esto no esclarece la asociación entre plantas ante la escasez de Cu.

Patrones de concurrencia en ausencia de estrés

En ambos planteamientos de la hipótesis del gradiente de estrés las interacciones positivas son poco frecuentes en las comunidades donde el estrés abiótico es bajo y las interacciones negativas componen la principal fuerza de estructuración en la comunidad (Bertness y Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009). En nueve variables ambientales (N, P, Mg, Ca, Fe, Cu, Zn, B y pH) el gradiente incluyó valores de suficiencia, caracterizados por ser óptimos para las plantas y por no representar

estrés o un estrés menor. De acuerdo con lo esperado, es decir, un aumento de competencia en ausencia de estrés, en cinco de estos nueve casos hubo un aumento en el índice C-score, lo que indica un incremento de la competencia. Estos casos fueron el N, Ca, Cu, Zn y B. El K representa un caso particular puesto que los valores de concentración para este nutriente corresponden únicamente al intervalo de suficiencia por lo que no es posible comparar los datos obtenidos en ausencia de estrés con las categorías que representan un estrés dado por recursos o por condiciones. El índice C_{qN} presentó una reducción en tres variables con categoría de suficiencia, las cuales fueron el Ca, Cu y Zn, lo que indica segregación y posiblemente competencia. El aumento en la presencia de segregación en estas tres variables coincide con lo encontrado por el índice C-score.

Se espera que las interacciones positivas sean poco frecuentes en ausencia de estrés de acuerdo con el planteamiento original de la HGS y su modificación posterior (Bertness y Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009). En las mismas nueve variables donde se obtuvo un intervalo de suficiencia observamos que únicamente cuatro variables presentan valores bajos del índice NODF respecto a las categorías de insuficiencia y exceso. Estos casos fueron el N, Mg, Fe y Cu. Dicha disminución en el índice NODF sugiere que en ausencia de estrés la facilitación se presenta en menor medida ya que la concentración de recursos es suficiente para el crecimiento de las plantas. Es importante destacar el caso del Fe, si bien el NODF es menor en la categoría de suficiencia respecto a la categoría de exceso, en la categoría de insuficiencia del recurso hay valores más bajos que en la categoría de suficiencia, donde se espera ausencia de estrés.

Diferencias en el efecto del estrés por escasez de recursos y por condiciones

La HGE, ya sea en su forma original o revisada, propone que las interacciones entre plantas cambiarán ante la presencia de estrés (Bertness y Callaway, 1994), volviéndose positivas al menos en presencia de ciertas formas del mismo. Esto es parcialmente confirmado por los resultados obtenidos. Aproximadamente un tercio de los casos en los cuales se observó que los patrones de concurrencia cambian con los gradientes edáficos coincidieron con el planteamiento original de la HGE, y sólo un quinto (seis de los 30 casos en los cuales hay datos de suficiencia y/o exceso, ya que para las variables en las cuales sólo hay insuficiencia no puede descartarse la hipótesis revisada casi bajo ninguna circunstancia) la versión modificada correspondió inequívocamente con los patrones observados (Tablas 3 - 5).

El agua parece jugar un papel importante en la facilitación observada en ambientes con escasez de recursos, tal como se plantea en la versión original de la HGE. Aún cuando se han encontrado resultados mixtos para los cambios de las interacciones con el estrés en ambientes semiáridos (Maestre *et al.*, 2005; Maestre *et al.*, 2006; Bowker *et al.*, 2010; He *et al.*, 2013; López *et al.*, 2013), la influencia que tiene el estrés abiótico en determinar las interacciones depende de la limitación por agua (Maestre *et al.*, 2005). Esto se debe a que los pulsos de disponibilidad de agua afectan de manera directa la concentración de formas útiles de nutrientes para las plantas (Austin *et al.*, 2004). Las plantas no pueden acceder a los nutrientes si el agua no está disponible, lo cual es particularmente relevante en un ambiente semiárido como el del presente estudio. Dos de los gradientes relacionados con el agua, es decir, precipitación y altitud, mostraron una disminución del C-score en sus

valores bajos. Cabe recordar que las zonas bajas (altitud) comprenden un área de mayor temperatura que conlleva a una mayor evaporación. Este comportamiento, donde la competencia se redujo en presencia de estrés, va más acorde con el planteamiento original de la HGS que con su posterior revisión. En el sitio de estudio se ha encontrado que una mayor cubierta vegetal causa un aumento de la disponibilidad de agua en el suelo (Villarreal-Barajas y Martorell, 2009), lo que puede explicar la atenuación de las interacciones negativas particularmente donde el agua es escasa. Sin embargo, si atendemos al índice NODF para estas mismas variables, parece haber menos facilitación donde el estrés es mayor, lo que corresponde a lo esperado por la hipótesis modificada.

El planteamiento inicial de la HGE nos dice que ante la presencia de estrés la facilitación es más común y la competencia se ve reducida (Bertness y Callaway, 1994), tomando en cuenta el comportamiento presentado en la escasez tanto del N como del P, ambos macroelementos esenciales para las plantas, parece haber facilitación ante sus bajas concentraciones y también una disminución de la competencia, de acuerdo con lo propuesto originalmente por la HGE. Si bien el K se encuentra únicamente en cantidades de suficiencia, es interesante que este macronutriente muestra patrones semejantes a los dos anteriores, N y P, en tanto que mientras menor fue su disponibilidad se redujo la competencia y aumentó la facilitación.

El gradiente de nitrógeno obtenido a través del método de Kjeldahl incluye todas las formas de N aprovechables por las plantas. Las plantas utilizan el nitrógeno del suelo primordialmente en forma de nitratos y amonio (Santi *et al.*, 2013). El nitrógeno total de Kjeldahl comprende además de estos compuestos, N

en forma de aminoácidos, péptidos presentes en la muestra (Sáez-Plaza *et al.*, 2013). Los análisis muestran que la competencia, medida por el índice C-score, aumentó en los valores de suficiencia del recurso y se vio disminuida en los extremos del gradiente. Cabe destacar que ante la escasez de nitrógeno, los tres índices de concurrencia sugieren que la facilitación se lleva a cabo o por lo menos se reduce la competencia (Figura 4). Este comportamiento parece coincidir, en lo general, con el planteamiento original de la hipótesis del gradiente de estrés, sin embargo, no parece haber un aumento en la facilitación ante el exceso de nitrógeno.

El P, un elemento indispensable para las plantas, presentó valores únicamente en la categoría de insuficiencia del recurso. La concentración de este nutriente comienza a ser óptima, de acuerdo al intervalo obtenido, a partir de 20 ppm (Horneck *et al.*, 2001; Anexo, Tabla A). Los valores más bajos, que representan una marcada escasez del nutriente, presentan un aumento en el índice NODF y una disminución por parte del C-score (Figura 4), este comportamiento está de acuerdo con la HGS en su planteamiento original, ya que la escasez del recurso supone un estrés para las plantas que puede ser disminuido por la existencia de un efecto interespecífico en la rizósfera donde una especie modifica la química de la rizósfera permitiendo el movimiento del P (Li *et al.*, 2007). En las comunidades limitadas por la disponibilidad de recursos, las redes de hifas de hongos micorrizógenos permiten a las plantas no solo obtener recursos limitantes sino también compartir éstos al estar “conectadas” a una misma red (van der Heijden y Horton, 2009). Específicamente el P se mueve a través de complejos de endomicorrizas (Chiariello *et al.*, 1982). De este modo, las plantas pueden facilitarse mutuamente al aumentar

la cantidad de hongos que pueden proporcionarles a ellas y sus vecinas el P cuando es escaso.

En el gradiente altitudinal obtenido hay un aumento importante del NODF en las zonas más altas. Esto sugiere que mientras avanzamos en altitud la facilitación se hace cada vez más presente. Este patrón concuerda con la teoría del gradiente de estrés en ambas versiones, ya que en altitudes mayores se presenta estrés por las condiciones limitantes del ambiente: hay reportes de 68 heladas anuales en promedio en la zona (Cruz-Cisneros y Rzedowski, 1980), cifra que probablemente sea mucho mayor en las zonas elevadas donde no hay estaciones meteorológicas. Las bajas temperaturas que se presentan cuando aumenta la altitud de un sitio son un estrés (Yadav, 2010) que puede ser disminuido por la cercanía de plantas de mayor estatura que proveen un ambiente más benigno bajo su dosel (Callaway, 2007). También es importante mencionar que, en las zonas bajas, donde se presenta un estrés por la escasez de recursos, el índice NODF, ligado a la facilitación, tiene una disminución la cual nos hace ver que no aumenta la facilitación ante la escasez de recursos que suponen las bajas altitudes, aunque como ya se señaló sí parece haber una reducción en la competencia. Es interesante que en las zonas altas podría estar ocurriendo facilitación por atenuación de temperaturas bajas, como lo sugiere el índice NODF, pero competencia debida a la mayor disponibilidad de agua, tal como lo indica el ajedrezamiento.

El pH del suelo constituye un caso complejo. Ambos extremos del gradiente reflejan disminución de los nutrientes disponibles. Un suelo con un intervalo de pH entre seis y cuatro supone un ambiente ligeramente ácido en el cual los nutrientes

como el N, P y K comienzan a escasear (Läuchli y Grattan, 2017). Es a partir de este punto que el C-score tiene un aumento notable (Figura 4; pH) que sigue creciendo conforme el pH disminuye. Esto sugiere que la competencia aumenta ante la escasez de estos macronutrientes. Por otro lado, en dicho extremo algunos nutrientes como el Mn y el Fe se encuentran en cantidades excesivas para las plantas (Jones Jr., 2012) provocando situaciones de toxicidad. En estas condiciones de estrés el índice NODF tiende a un aumento asociado a la facilitación. El patrón presente en este extremo del gradiente de pH parece concordar con la hipótesis modificada del gradiente de estrés. Finalmente, la porción alcalina obtenida del gradiente de pH también representa la escasez de nutrientes como N, Mg, P, Fe, Mn, Cu y Zn (Läuchli y Grattan, 2017; Jones Jr., 2012). Sin embargo, los índices C-score y NODF se ven disminuidos en este extremo del gradiente de pH del suelo.

Los casos del pH y del agua que se han discutido ilustran una de los problemas existentes en esta tesis para la interpretación de los resultados. Las concentraciones de nutrientes que las plantas pueden tomar del suelo dependen de reacciones que suceden en éste (Robson y Pitman, 1983), y las interacciones entre múltiples nutrientes afectan en la adquisición, transporte o asimilación de los mismos (Kumar *et al.*, 2021). Por ende, establecer si una concentración dada es suficiente o insuficiente resulta muy difícil sin considerar toda la complejidad del sistema. El punto ya ha sido discutido dentro de la literatura de la HGE en sistemas semiáridos, ya que se ha planteado que cuando hay formas de estrés adicionales al hídrico, como puede ser la toxicidad, la facilitación cae y las interacciones se vuelven competitivas (Michalet *et al.*, 2014). Otro problema relacionado es que el requerimiento de elementos esenciales para el crecimiento y desarrollo varía de

manera considerable (Jones Jr., 2012), dichos requerimientos varían de especie a especie (Bonilla, 2008) tan solo en plantas de interés económico. Por lo tanto, abordar la deficiencia o exceso de nutrientes en plantas cuyas fisiología es fundamentalmente desconocida, como las de este estudio, nos deja en un terreno inhóspito. Sin embargo, considerar los intervalos de suficiencia o insuficiencia de nutrientes para cultivos de interés económico puede ser un buen punto de partida y quizá un descriptor de lo que sucede en promedio de las especies de la comunidad. Cabe señalar que muchos cultivares y muchas de las plantas de nuestro estudio son gramíneas.

CONCLUSIONES

Los resultados encontrados en este trabajo reflejan un patrón sumamente complejo. Esto puede deberse en parte a la acción conjunta de diferentes fuentes de estrés en cada sitio y las interacciones entre ellas. Mientras que en un sitio hay la cantidad suficiente de un recurso, en el resto de recursos es insuficiente o está presente de manera excesiva, lo cual complica la interpretación de los datos. Esto sugiere que un análisis más integrado, donde se tomen en cuenta todos los recursos simultáneamente, podría ser más esclarecedor que los análisis individuales ejecutados en este trabajo. Otro factor que complica los resultados es que la facilitación y la competencia so interacciones pueden ocurrir simultáneamente en la comunidad. A pesar de estas dificultades, aparecieron algunos patrones consistentes. Los datos procedentes de condiciones de bajo estrés en general mostraron mayor evidencia de competencia. La evidencia a favor de la hipótesis del gradiente de estrés en su forma original, si bien fue débil y no muy frecuente, fue mucho mayor que para la versión modificada. Esto quiere decir que esta última no parece tener impactos a nivel comunitario aun cuando pudiera ser apropiada en el estudio de poblaciones aisladas.

LITERATURA CITADA

Almeida-Neto M., Guimaraes P., Guimaraes Jr P. R., Loyola R. D. y Ulrich W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227-1239.

APAL Agricultural Laboratory (s.f.) Soil test interpretation guide. APAL Agricultural Laboratory.

Austin A. T., Yahdjian L., Stark J. M., Belnap J., Porporato A., Norton U., Ravetta D. A. y Schaeffer S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, **141**, 221-235.

Baldwin M., Kellogg C. E. y Thorp J. (1938). *Soil classification* pp. 979-1001. Indianapolis: Bobbs-Merrill.

Berger K. C. y Truog E. (1939). Boron determination in soils and plants. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition*, **11**, 540-545.

Bertness M. D. y Callaway R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, **9**, 191-193.

Bonilla I. (2008). Introducción a la nutrición mineral de las plantas. Los elementos minerales. En Azcón-Bieto J. y Talón M. (Eds.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2da. Edición, pp. 103-121). McGraw-Hill Interamericana.

Bouyoucos G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils 1. *Agronomy journal*, **54**, 464-465.

Bowker M. A., Soliveres S. y Maestre F. T. (2010). Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology*, **98**, 551-560.

Bray R. H. y Kurtz L. T. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil science*, **59**, 39-46.

Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. y Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology*, **96**, 18-34.

Bruno J. F., Stachowicz J. J. y Bertness M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, **18**, 119-125.

Burkholder P. R. (1952). Cooperation and conflict among primitive organisms. *American Scientist*, **40**, 600-631.

Callaway R. M. y Walker L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958-1965.

Callaway R. M. (2007). Direct mechanisms for facilitation. En *Positive interactions and interdependence in plant communities*, 15-116. Springer, Dordrecht.

Chao A., Jost L., Chiang S. C., Jiang Y. H. y Chazdon R. L. (2008). A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. *Biometrics*, **64**, 1178-1186.

Chiariello N., Hickman J. C. y Mooney H. A. (1982). Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants. *Science*, **217**, 941-943.

Connell J. H. (1990). Apparent versus “real” competition in plants. *Perspectives on plant competition*, 9-26.

Connor E. F., Collins M. D. y Simberloff D. (2013). The checkered history of checkerboard distributions. *Ecology*, **94**, 2403-2414.

Cook R. R., y Quinn J. F. (1995). The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia*, **102**, 413-424.

Cruz-Cisneros R., y Rzedowski J. (1980). Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional*, **22**, 19-84.

Delalandre L., y Montesinos-Navarro A. (2018). *Can co-occurrence networks predict plant-plant interactions in a semi-arid gypsum community? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **31**, 36–43

Diamond J. M. (1975) Assembly of species communities. En: Cody, M. L., MacArthur, R. H., y Diamond, J. M. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.

Donovan L. A. y Richards J. H. (2000). Juvenile shrubs show differences in stress tolerance, but no competition or facilitation, along a stress gradient. *Journal of Ecology*, **88**, 1-16.

Droppa M. y Horváth G. (1990). The role of copper in photosynthesis. *Critical reviews in plant sciences*, **9**, 111-123.

El-Jaoual T. y Cox D. A. (1998). Manganese toxicity in plants. *Journal of Plant Nutrition*, **21**, 353-386.

Gao C., Zhao Q. y Jiang L. (2015). Vacuoles protect plants from high magnesium stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 2931-2932.

Goldberg D. y Novoplansky A. (1997). On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, 409-418.

Gotelli N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.

Gotelli N. J. (2001). Research frontiers in null model analysis. *Global ecology and biogeography*, **10**, 337-343.

Gotelli N. J., y Graves G. R. (1996). Null models in ecology. *Smithsonian Institution Press*.

Gotelli N. J. y McCabe D. J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091-2096.

Gotelli N., Hart E., Ellison A., y Hart M. E. (2015). Package 'EcoSimR'. *R Packag.*

Govenar B. (2010). Shaping vent and seep communities: habitat provision and modification by foundation species. En: *The vent and seep biota*. pp. 403-432. Springer, Dordrecht.

Graff P. y Aguiar M. R. (2017). Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem?. *Ecology*, **98**, 794-806.

Grime J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.

Grime J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Chichester: *John Wiley & Sons*.

Grime J. P. (1989). The stress debate: symptom of impending synthesis?. *Biological Journal of the Linnean Society*, **37**, 3-17.

Guisan A., Edwards Jr T. C. y Hastie T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, **157**, 89-100.

Hamza M A. (2008), Understanding soil analysis data. *Department of Agriculture and Food, Western Australia, Perth*. Report **327**.

Hastie T. y Tibshirani R. (1987). Generalized additive models: some applications. *Journal of the American Statistical Association*, **82**, 371-386.

He Q., Bertness M. D. y Altieri A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology letters*, **16**, 695-706.

Heckman J. R. (2006). Soil fertility test interpretation. Phosphorus, potassium, magnesium, and calcium. *Rutgers NJAES Cooperative Extension*.

van der Heijden M. G. y Horton T. R. (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of ecology*, **97**, 1139-1150.

Hernández Sánchez I. B. (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). Recuperado de <http://132.248.9.195/ptd2016/octubre/0751481/Index.html>

Horneck D. A., Sullivan D. M., Owen J. S. y Hart J. M. (2011). Soil test interpretation guide.

Jobbagy E. G. y Jackson R. B. (2001). The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry*, **53**, 51-77.

Jones Jr J. B. (2001). Laboratory guide for conducting soil tests and plant analysis. *CRC press*.

Jones Jr J. B. (2012). Plant nutrition and soil fertility manual. *CRC press*.

Kjeldahl J. (1883). New method for the determination of nitrogen. *Chem News*, **48**, 101-102.

Kumar S., Kumar S. y Mohapatra T. (2021). Interaction between macro-and micro-nutrients in plants. *Frontiers in Plant Science*, **12**, 753.

Läuchli A. y Grattan S. R. (2017). Plant stress under non-optimal soil pH. *Plant stress physiology*, **8**, 201-216.

Levitt J. (1980). Responses of plants to environmental stress, Volume 1: Chilling, freezing, and high temperature stresses. *Academic Press*.

Li L., Li S. M., Sun J. H., Zhou L. L., Bao X. G., Zhang H. G. y Zhang F. S. (2007). Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 11192-11196.

Lichtenthaler H. K. (1996). Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology*, **148**, 4-14.

Lindsay W. L. y Norvell W. A. (1978). Development of a DTPA soil test for zinc, iron, manganese, and copper. *Soil science society of America journal*, **42**, 421-428.

Lopez R. P., Valdivia S., Rivera M. L. y Rios R. S. (2013). Co-occurrence patterns along a regional aridity gradient of the subtropical andes do not support stress gradient hypotheses. *PloS one*, **8**, e58518.

Lortie C. J., Brooker R. W., Kikvidze Z., y Callaway R. M. (2004). The value of stress and limitation in an imperfect world: a reply to Körner. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 577-580.

Luo W., Xie Y., Chen X., Li F. y Qin X. (2010). Competition and facilitation in three marsh plants in response to a water-level gradient. *Wetlands*, **30**, 525-530.

Lucas R. E. y Davis J. (1961). Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. *Soil Science*, **92**, 177-182.

Maestre F. T. y Cortina J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**, S331-S333.

Maestre F. T., Valladares F. y Reynolds J. F. (2005). Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748-757.

Maestre F. T., Valladares F. y Reynolds J. F. (2006). The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, **94**, 17-22.

Maestre F. T., Callaway R. M., Valladares F. y Lortie C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199-205.

Martorell C., Zepeda V., Martínez-Blancas A., García-Meza D., y Pedraza F. (2017). A diversity world record in a grassland at Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, **95**, 1-7.

Marx E. S., Hart J. M. y Stevens R. G. (1996). Soil test interpretation guide.

Mousavi S. R., Shahsavari M. y Rezaei M. (2011). A general overview on manganese (Mn) importance for crops production. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, **5**, 1799-1803.

Michalet R., Le Bagousse-Pinguet Y., Maalouf J. P. y Lortie C. J. (2014). Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 609-613.

Nable R. O., Bañuelos G. S. y Paull J. G. (1997). Boron toxicity. *Plant and soil*, **193**, 181-198.

Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Stevens M. H. H., Oksanen M. J. y Suggests M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, **10**, 719.

Proctor J. (1970). Magnesium as a toxic element. *Nature*, **227**, 742-743.

Pugnaire F. I., Haase P., y Puigdefabregas J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, **77**, 1420-1426.

Pugnaire F. I., Armas C. y Valladares F. (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 85-92.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Robson A. D. y M. G. Pitman. "Interactions between nutrients in higher plants."

Inorganic plant nutrition. Springer, Berlin, Heidelberg, 1983. 147-180.

Roques S., Kendall S., Smith K., Newell Price P. y Berry P. (2013). A review of the non-NPKS nutrient requirements of UK cereals and oilseed rape. *HGCA, Kenilworth*. Research Review No. **78**.

Rout G. R. y Das P. (2009). Effect of metal toxicity on plant growth and metabolism: I. Zinc. *Sustainable agriculture*, 873-884.

Sáez-Plaza P., Navas M. J., Wybraniec S., Michałowski T. y Asuero A. G. (2013). An overview of the Kjeldahl method of nitrogen determination. Part II. Sample preparation, working scale, instrumental finish, and quality control. *Critical Reviews in Analytical Chemistry*, **43**, 224-272.

Santi C., Bogusz D. y Franche C. (2013). Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Annals of botany*, **111**, 743-767.

Saxton K. E. y Rawls W. J. (2006). Soil water characteristic estimates by texture and organic matter for hydrologic solutions. *Soil science society of America Journal*, **70**, 1569-1578.

Saxton K. E. (2016). SPAW Soil Water Characteristics (6.02.74) [Software]. Recuperado de <https://www.ars.usda.gov/research/software/download/?modeCode=80-42-05-10&softwareid=492> el 3 de junio de 2020.

Schollenberger C. J. y Simon R. H. (1945). Determination of exchange capacity and exchangeable bases in soil—ammonium acetate method. *Soil science*, **59**, 13-24.

Shigesada N., Kawasaki K., y Teramoto E. (1979). Spatial segregation of interacting species. *Journal of theoretical biology*, **79**, 83-99.

Stone L., y Roberts A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79.

Tilman D. (1986). Resource competition and the dynamics of plant communities. *Plant ecology*, 51-75.

Tolk J. A. (2003). Soils, permanent wilting points. *Encyclopedia of water science*, **120010337**, 92.

Ulrich W., y Almeida-Neto M. (2012). On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, **35**, 865-871.

Ulrich W., y Gotelli N. J. (2007). Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos*, **116**, 2053-2061.

Ulrich W. y Gotelli N. J. (2013). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, **122**, 2-18.

Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales. (s.f.). *Atlas Climático Digital de México*. Centro de Ciencias de la Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx/ACDM/>

Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology*, 961-971.

Veech J. A. (2006). A probability-based analysis of temporal and spatial co-occurrence in grassland birds. *Journal of Biogeography*, **33**, 2145-2153.

Villarreal-Barajas T. y Martorell C. (2009). Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 1027-1040.

Vose P. B. (1982). Iron nutrition in plants: a world overview. *Journal of plant nutrition*, **5**, 233-249.

White P. J. y Broadley M. R. (2003). Calcium in plants. *Annals of botany*, **92**, 487-511.

Yadav S. K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for sustainable development*, **30**, 515-527.

Yee T. W. y Mitchell N. D. (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of vegetation science*, **2**, 587-602.

Yruela I. (2005). Copper in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **17**, 145-156.

Zobel M. (1992). Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, **65**, 314-320.

ANEXO

Tabla A. Intervalos de concentración de nutrientes del suelo obtenidos a partir de la literatura consultada.

Variable ambiental	Muy Baja	Baja	Media	Alta	Muy Alta	Unidades	Cita
	Insuficiencia		Suficiencia		Exceso		
pH			6 - 8			pH	Läuchli y Grattan, 2017
Nt	<0.05	0.05 - 0-15	0.15 - 0.25	0.25 - 0.50	>0.5	%	APAL Agricultural Laboratory, s. f.
Ca		<5	5.0 - 10.0	>10		meq/100g	Marx <i>et al.</i> 1996
Mg		<0.5	0.5 - 2.5	>2.5		meq/100g	Horneck <i>et al.</i> 2011
K		<0.4	0.4 - 0.6	0.6 - 2	>2	meq/100g	Horneck <i>et al.</i> 2011
P		<20	20 - 40	40 - 100	>100	ppm	Horneck <i>et al.</i> 2011
B	<0.4	0.4 - 0.7	0.8 - 1.2	1.3 - 2	>2	ppm	Jones Jr., 2001
Cu	<0.3	0.3 - 0.8	0.9 - 1.2	1.3 - 2.5	>2.5	ppm	Jones Jr., 2001
Mn	0 - 4	0.4 - 0.7	0.8 - 1.2	1.3 - 2.0	>2	ppm	Jones Jr., 2001
Fe	0 - 5	5 - 10	11 - 16	17 - 25	>25	ppm	Jones Jr., 2001
Zn	<0.5	0.5 - 1.0	1.1 - 3.0	3.1 - 6.0	>6.0	ppm	Jones Jr., 2001
Na				0.5 - 2%		% del CEC	Hamza, 2008

Tabla B. Lista de especies de los pastizales semiáridos del norte de Oaxaca.

Especies	
<i>Agave potatorum</i> Zucc.	<i>Agave scaposa</i> Gentry
<i>Antiphytum caespitosum</i> I. M. Johnst	<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb
<i>Aristida adscensionis</i> L.	<i>Aristida curvifolia</i> E. Fourn
<i>Aristida divaricata</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	<i>Aristida havardii</i> Vasey
<i>Aristida pansa</i> Wooton & Standl.	<i>Aristida schiedeana</i> Trin. & Rupr.
<i>Asclepias linearifolia</i> Pavon ex Decaisne in de Candolle pro syn.	<i>Asclepias rosea</i> Kunth
<i>Bidens pilosa</i> L.	<i>Melampodium sericeum</i> Kunth
<i>Bothriochloa reevesii</i> (Gould) Gould	<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. Ex S. Watson
<i>Bouteloua curtispindula</i> (Michx.) Torr.	<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.
<i>Bouteloua polymorpha</i> (E. Fourn.) Columbus	<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribn. & Merr.
<i>Bouteloua scorpioides</i> Lag.	<i>Bouteloua simplex</i> Lag.
<i>Bouteloua triaena</i> (Trin. Ex Spreng.) Scribn.	<i>Brickellia veronicaefolia</i> (Kunth) A. Gray
<i>Brickellia veronicaefolia</i> (Kunth) A. Gray	<i>Buchnera pusilla</i> Kunth
<i>Bulbostylis tenuifolia</i> (Rudge) J. F. Macbr	<i>Calliandra humilis</i> Benth.
<i>Callisia navicularis</i> (Ortgies) D. R. Hunt	<i>Calochortus nigrescens</i> Ownbey
<i>Carex peucophila</i> Holm	<i>Castela erecta</i> Turpin
<i>Centaurea chilensis</i> Bertero ex Hook. & Arm.	<i>Cordia virescens</i> Moc. & Sessé ex DC.
<i>Cheilanthes lendigera</i> (Cav.) S.w	<i>Chrysactinia mexicana</i> A. Gray
<i>Sisyrinchium angustifolium</i> Mill.	<i>Cologania obovata</i> Schltld.
<i>Conyza filaginoides</i> (DC.) Hieron.	<i>Coreopsis cyclocarpa</i> S. F. Blake
<i>Coryphantha pseudoradians</i> Bravo	<i>Croton eberhardtii</i> Gagnep.
<i>Crusea diversifolia</i> W. R. Anderson	<i>Cuphea aequipetala</i> Cav.
<i>Cuphea wrightii</i> A. Gray	<i>Cuscuta applanata</i> Engelm.
<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth	<i>Cyperus squarrosus</i> L.
<i>Dalea bicolor</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	<i>Dalea foliolosa</i> (Aiton) Barneby
<i>Dalea humilis</i> G. Don	<i>Dalea greggii</i> A. Gray
<i>Dalea sericea</i> Lag.	<i>Dalea leucosericea</i> (Rtdb.) Standl. & Steyerl.
<i>Dichondra argétea</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.

<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. & Schult.	<i>Dichromanthus michuacanus</i> (Lex.) Salazar & Soto Arenas
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	<i>Ditaxis depressa</i> (Greenm.) Pax & K. Hoffm.
<i>Dyschoriste capitata</i> (Oerst.) Kuntze	<i>Drymaria villosa</i> Schltld. & Cham.
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	<i>Dyschoriste microphylla</i> (Cav.) Kuntze
<i>Echeandia nana</i> (Baker) Cruden	<i>Echeandia flavescens</i> (Schult. & Schult. f.) Cruden
<i>Echeveria longissima</i> E. Walther	<i>Echeandia vestita</i> (Baker) Cruden
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	<i>Echinocereus pulchellus</i> var. <i>acanthosetus</i> Arias & Guzman
<i>Eragrostis swallenii</i> Hitchc.	<i>Eragrostis mexicana</i> (Hornem.) Link
<i>Eryngium scaposum</i> Turcz.	<i>Erioneuron pilosum</i> (Buckley) Nash
<i>Euphorbia cuphosperma</i> (Engelm.) Boiss.	<i>Eryngium carlinae</i> F. Delaroche
<i>Euphorbia macropus</i> (Klotzsch. & Garcke) Boiss.	<i>Euphorbia indivisa</i> (Engelm.) Tidestr.
<i>Euphorbia nutans</i> Lag.	<i>Euphorbia mendezii</i> Boiss.
<i>Euphorbia radians</i> Benth.	<i>Euphorbia radioloides</i> Boiss.
<i>Euphorbia tricolor</i> Greenm.	<i>Euphorbia spellenbergiana</i> Mayfield & V. W. Steinm.
<i>Euphorbia villifera</i> Scheele	<i>Euphorbia tubadenia</i> Mayfield ex Ya Yang
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg.
<i>Galium fuscum</i> M. Martens & Galeotti	<i>Florestina purpurea</i> (Brandeggee) Rydb.
<i>Gymnosperma glutinosa</i> (Spreng.) Less.	<i>Gomphrena serrata</i> L.
<i>Heliotropium pringlei</i> B. L. Rob.	<i>Heliotropium foliosissimum</i> J. F. Macbr.
<i>Helianthemum patens</i> Hemsl.	<i>Helianthemum glomeratum</i> (Lag.) Lag.
<i>Hilaria cenchroides</i> Kunth	<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.
<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G. Don	<i>Hoffmannseggia oxycarpa</i> Benth. Ex Gray
<i>Ipomoea plumerae</i> A. Gray	<i>Ipomoea costellata</i> Torr.
<i>Lachemilla sibbaldiifolia</i> (Kunth) Rybd.	<i>Krameria pauciflora</i> DC.
<i>Lobelia nana</i> Kunth	<i>Linum austral</i> A. Heller
<i>Loeselia glandulosa</i> (Cav.) G. Don	<i>Loeselia coerulea</i> (Cav.) G. Don
<i>Lysimachia minima</i> (L.) U. Manss & Anderb.	<i>Lycianthes peduncularis</i> (Schltld.) Bitter
<i>Mammillaria hernandezii</i> Glass & R. A. Foster	<i>Macroptilium gibbosifolium</i> (Ortega) A. Delgado
<i>Mecardonia procumbens</i> (Mill.) Small	<i>Mammillaria zephyranthoides</i> Scheidw.
<i>Melampodium sericeum</i> Lag.	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	<i>Menodora helianthemoides</i> Bonpl.
<i>Mimosa aculeaticarpa</i> Ortega	<i>Milla biflora</i> Cav.

<i>Muhlenbergia implicata</i> (Kunth) Trin.	<i>Muhlenbergia depauperata</i> Scribn.
<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud.	<i>Muhlenbergia microsperma</i> (DC.) Kunth
<i>Muhlenbergia rigida</i> (Kunth) Kunth	<i>Muhlenbergia phalaroides</i> (Kunth) P. M Peterson
<i>Nottoscordum bivalve</i> (L.) Britton	<i>Muhlenbergia uniseta</i> (Lag.) Columbus
<i>Opuntia huajuapensis</i> Bravo	<i>Ophioglossum engelmannii</i> Prantl
<i>Panicum hallii</i> Vasey	<i>Oxalis lunulata</i> Zucc.
<i>Paronychia Mexicana</i> Hemsl.	<i>Pappophorum peppiferum</i> (Lam.) Kuntze
<i>Phemeranthus oligospermus</i> (Brandege) Ocampo	<i>Paspalum convexum</i> Humb. & Bonpl. ex Flüggé
<i>Piptochaetium brevicalyx</i> (E. Fourn.) Ricker	<i>Pinaroppapus roseus</i> (Less.) Less.
<i>Plantago nivea</i> Kunth	<i>Pittocaulon praecox</i> (Cav.) H. Rob. & Brettell
<i>Polygala compacta</i> Rose	<i>Polianthes bicolor</i> E. Solano & García-Mend.
<i>Polygala mexicana</i> Moc. ex Cav.	<i>Polygala dolichocarpa</i> S. F. Blake
<i>Porophyllum linaria</i> (Cav.) DC.	<i>Polygala vergrandis</i> W. H. Lewis
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray) Standl.	<i>Portulaca pilosa</i> L.
<i>Salvia axillaris</i> Moc. & Sessé ex Benth.	<i>Ruellia lactea</i> Cav.
<i>Salvia misella</i> Kunth	<i>Salvia candicans</i> M. Martens & Galeotti
<i>Salvia thymoides</i> Benth.	<i>Salvia pusilla</i> Fernald
<i>Schkuria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Tell.	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston
<i>Sedum oaxacanum</i> Rose	<i>Scutellaria microphylla</i> Moc. & Sessé ex Benth.
<i>Selaginella lepidophylla</i> (Hook. & Grev.) Spring	<i>Sedum oteroi</i> Moran
<i>Sida abutifolia</i> Mill.	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen
<i>Stenocactus crispatus</i> (DC.) A. Berger ex A. W. Hill	<i>Sporobolus tenacissimus</i> (L. f.) P. Beauv.
<i>Stevia ephemera</i> Grashoff	<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees
<i>Stevia tomentosa</i> Kunth	<i>Stevia serrata</i> Cav.
<i>Tagetes lunulate</i> Ortega	<i>Stenandrium verticilatum</i> Brandege
<i>Thompsonella minutiflora</i> (Rose) Britton & Rose	<i>Tagetes micrantha</i> Cav.
<i>Trigridia bicolor</i> Molseed	<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb.
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	<i>Tradescantia crassifolia</i> Cav.
<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl.	<i>Trifolium amabile</i> Kunth

<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	<i>Tripogandra purpurascens</i> (S. Schauer) Handlos
<i>Verbena intermedia</i> Gillies & Hook. ex Hook.	<i>Valeriana laciniosa</i> M. Martens & Galeotti
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L. Y 60 ejemplares más aún sin identificar a nivel de especie
