

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

RELACIONES BIOMASA-DIVERSIDAD EN COMUNIDADES VEGETALES AFECTADAS POR CAMBIO CLIMÁTICO E INVASIONES BIOLÓGICAS

Tesis que presenta

Pablo Siller Clavel

Para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis

Dr. Ernesto Iván Badano

San Luis Potosí, México, noviembre de 2026

IPICYT
INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.

Constancia de aprobación de tesis

La tesis “Relaciones biomasa-diversidad en comunidades vegetales afectadas por cambio climático e invasiones biológicas”, presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales, fue elaborada por **Pablo Siller Clavel** y aprobada el 20 de noviembre de 2026 por los suscritos, designados como jurado de tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

_____
Dr. Ernesto Iván Badano
Director

_____
Dr. Joel David Flores Rivas
Sinodal

_____
Dra. Nathalie Socorro Hernández Quiroz
Sinodal

_____
Dra. Guadalupe Williams-Linera
Sinodal

Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica de la Secretaría de Ciencia, Humanidades y Tecnología (Número de Registro 838306) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Acta de Examen

Agradecimientos

A el Dr. Ernesto I. Badano, por la oportunidad y la confianza para desarrollar este proyecto bajo su dirección. Agradezco sus aportaciones, orientación y disposición a lo largo del proceso. Agradezco a la Dra. Nathalie S. Hernández, por la confianza depositada en mi trabajo, por las enseñanzas y consejos para mi formación. Agradezco profundamente a mis asesores, el Dr. Joel Flores y la Dra. Guadalupe Williams, por sus aportaciones, orientación y disposición a lo largo de este proceso.

A mis compañeros y amigos de la División de Ciencias Ambientales quienes me acompañaron durante las jornadas de campo, gracias por su tiempo, esfuerzo y disposición para ayudar. Sobre todo, a Jesús, Francisco, Carlos, Gaby, Adriana y Evelyn quienes hicieron de este proceso una experiencia más amena, gracias por recibirme y compartir este tiempo.

Agradezco a mi familia y a mis amigos, quienes estuvieron presentes más allá del ámbito académico y fueron un apoyo fundamental a lo largo de este proceso.

También agradezco al M. en C. Juan Pablo Rodas Ortíz por el apoyo técnico brindando en campo y laboratorio.

Finalmente, a la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, por permitirme realizar mi proyecto de doctorado en sus instalaciones, además de las facilidades, recursos y espacios proporcionados para su realización. Asimismo, agradezco a todas las personas que, desde la institución, contribuyeron de alguna manera a que este trabajo pudiera llevarse a cabo.

Contenidos

..... II

Constancia de aprobación de tesis II

Créditos Institucionales III

Acta de Examen IV

Agradecimientos V

RESUMEN VIII

ABSTRACT IX

INTRODUCCIÓN GENERAL 10

HIPÓTESIS 15

OBJETIVO GENERAL 15

OBJETIVOS ESPECÍFICOS 15

CAPÍTULO I: RELACIÓN ENTRE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA Y LA DIVERSIDAD DE PLANTAS HERBACEAS BAJO CONDICIONES DE CAMBIO CLIMÁTICO 17

Introducción 17

Métodos 21

Área de estudio 21

Comunidades experimentales de plantas 22

Diseño experimental 23

Biomasa de especies y producción primaria neta 27

Análisis estadístico 27

Resultados 31

Discusión 36

CAPÍTULO II: DIVERSIDAD DE ESPECIES HERBACEAS, INVASIONES BIOLÓGICAS Y FUNCIONAMIENTO ECOSISTÉMICO 42

Introducción 42

Materiales y métodos 46

Sitio experimental 46

Diseño experimental 47

Variables de respuesta y análisis estadísticos 49

Resultados 51
Efectos de la riqueza de especies sobre la biomasa de la comunidad 51
Interacciones recíprocas entre especies nativas y exóticas 54
Discusión 55
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES 60
BIBLIOGRAFÍA 62
Apéndice A 74
Apéndice B 76

RESUMEN

La producción de biomasa suele aumentar con la riqueza de las comunidades vegetales debido a complementariedad de nichos entre especies –es decir, el reparto de recursos entre especies con distintos nichos ecológicos. Sin embargo, el cambio ambiental global supone una amenaza para las comunidades vegetales y especialmente el funcionamiento de ecosistemas desérticos. Por una parte, el aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación –dos componentes fundamentales del cambio climático– pueden modificar el desempeño de las plantas y alterar estas relaciones. Por otra parte, las plantas exóticas invasoras pueden alterar estas relaciones de diversas maneras, dependiendo del grado de solapamiento entre sus nichos y el de las especies nativas. Este estudio evaluó, separadamente, el efecto del cambio climático y las especies exóticas invasoras sobre la relación entre producción primaria y la riqueza de especies herbáceas del sur del Desierto Chihuahuense, empleando plántulas de especies herbáceas nativas y exóticas de esta región. El efecto del cambio climático se evaluó ensamblando comunidades experimentales con distintos niveles de riqueza de especies nativas y desarrollándolas bajo condiciones simuladas de cambio climático y bajo el clima actual. Este experimento mostró que el cambio climático puede reducir la producción de biomasa, causar la perdía de especies y alterar las interacciones de competencia y facilitación entre especies. Los efectos de las plantas invasoras también se evaluaron ensamblando comunidades con diferentes niveles de riqueza. Estas comunidades se desarrollaron bajo el clima actual y estuvieron compuestas por especies nativas, especies exóticas, y combinaciones de ambos grupos. La adición de especies exóticas a comunidades nativas incrementó la producción de biomasa a bajos niveles de riqueza, pero este aporte se redujo conforme aumentó la riqueza, probablemente debido a interacciones competitivas reciprocas entre especies nativas y exóticas. Estos experimentos indican que la complementariedad de nicho es el principal mecanismo que regula la producción de biomasa en comunidades herbáceas del Desierto Chihuahuense, pero tanto el cambio climático como las plantas invasoras pueden reducir su importancia como regulador del funcionamiento ecosistémico.

Palabras Clave: Funcionamiento ecosistémico, Producción Primaria, Complementariedad de Nicho, Resistencia Biótica

ABSTRACT

Biomass production usually increases with the richness of plant communities due to niche complementarity among species –i.e., the partitioning of resources among species with different ecological niches. However, global environmental change poses a threat to plant communities, especially in desert ecosystems. On one hand, increasing temperatures and decreasing precipitation –two key components of climate change– can modify plant performance and alter these relationships. On the other hand, invasive exotic plants can alter these relationships in several ways, depending on the degree of overlap between their niches and those of native species. This study separately evaluated the effect of climate change and invasive exotics on the relationship between primary production and species richness in the Chihuahuan Desert. For this, experiments were conducted using seedlings of native and exotic herbaceous species. To evaluate the effect of climate change, experimental communities were assembled with different levels of native species richness. A fraction of these communities was subjected to simulated climate change conditions, while another fraction grew under the current climate conditions. This experiment showed that increased aridity due to climate change can reduce biomass production, cause species loss, and alter competitive and facilitative interactions among species. The effects of invasive plants were also evaluated by assembling experimental communities with different levels of richness. These communities grew only under the current climate and were composed of native species only, exotic species only, and combinations of both groups. It was found that adding exotic species to native communities increased biomass production at low richness levels, but this contribution decreased as community richness increased, likely due to reciprocal competitive interactions between native and exotic species. Taken together, these experiments indicated that niche complementarity is the main mechanism regulating biomass production in herbaceous communities of the Chihuahuan Desert, but both climate change and invasive plants can reduce the importance of this mechanism as a regulator of ecosystem functioning.

Keywords: Ecosystem functioning, Primary Production, Niche Complementarity, Biotic Resistance

INTRODUCCIÓN GENERAL

El concepto de ecosistema se refiere al nivel de organización de la vida que integra a las comunidades bióticas y el entorno abiótico con el que interactúan (Jax 2007; Chapin *et al*. 2012). Las funciones ecosistémicas son el resultado del intercambio de materia y energía entre esos dos componentes del ecosistema (Lavorel y Garnier 2002; Hooper *et al*. 2005; Mace *et al*. 2012; Thompson *et al*. 2018). Estas funciones sustentan la vida en el planeta a través de procesos como los ciclos biogeoquímicos del carbono, del nitrógeno y del oxígeno, la regulación climática, la captura y suministro de agua dulce, el mantenimiento de la fertilidad de los suelos, entre muchas otros (Richardson *et al*. 2023; DeFries *et al*. 2005). Entre estas funciones, la producción primaria por las plantas es el principal proceso por el que se incorpora materia y energía a los ecosistemas, que se almacena en forma de biomasa. Además, la vegetación participa en otras funciones ecosistémicas fundamentales, como la absorción de minerales, la reincorporación de materia orgánica y formación de suelos. En este contexto, las condiciones climáticas y la composición de especies de las comunidades vegetales intervienen en el funcionamiento ecosistémico. Por un lado, las condiciones ambientales determinan en gran medida la composición y el desempeño de las plantas que residen en un ecosistema. La temperatura, la disponibilidad de agua y nutrientes, la luz y las características del suelo, limitan o propician el desarrollo de cada especie en función de su nicho ecológico (Lavorel y Garnier 2002). Por otra parte, las interacciones interespecíficas influyen sobre la presencia y el desempeño de las especies al interior de las comunidades. Es decir, la magnitud de las interacciones puede analizarse mediante el número de especies presentes, su abundancia, su origen o sus características fenológicas (Richardson *et al*. 2023).

Un tema fundamental en ecología ha sido comprender los procesos que determinan el funcionamiento ecosistémico. Aunque está dirigido por múltiples factores, distintas investigaciones apuntan que la diversidad de plantas regula

el funcionamiento ecosistémico (Naeem *et al*. 2002; Hooper *et al*. 2005; Barnes *et al*. 2018). En este sentido, se han propuesto distintos modelos teóricos para explicar esta relación entre la diversidad y las funciones ecosistémicas (en adelante F-D). Entre los principales mecanismos propuestos que explican esta relación F-D está la hipótesis del efecto de complementariedad (Giller y O'Donovan, 2002). Esta hipótesis se fundamenta en que las especies de una comunidad ocupan distintas fracciones del hábitat debido a que tienen nichos ecológicos diferenciados y, por lo tanto, las condiciones y los recursos permiten que tengan un desempeño óptimo. Así, cada especie desarrolla un conjunto específico de funciones, de manera que sus aportes a los flujos de materia y energía locales son similares y complementarios, por lo que el funcionamiento ecosistémico aumenta linealmente conforme aumenta la diversidad de especies (Johnson *et al*., 1996; Osler, 2002; Tilman k. 1997; Loreau 1998; Hooper *et al*. 2005). Por otra parte, el efecto de selección se fundamenta en que el mayor aporte a las funciones ecosistémicas es generado por unas pocas especies que tienen un mayor desempeño que el resto de las especies de la comunidad, debido a que existe un solapamiento entre el nicho de las especies presentes y de aquellas con capacidades competitivas superiores o de mayor eficiencia en el uso de los recursos por lo que unas dominan sobre el resto de las especies y por lo tanto realizan mayores aportes al funcionamiento ecosistémico. Sin embargo, distintos experimentos han demostrado que comunidades con un alto número de especies aseguran el funcionamiento de los ecosistemas ante perturbaciones mediante la redundancia de especies que cumplen funciones similares que pueden ser remplazadas por otras cuando se pierden especies (Eisenhauer *et al* 2023) o por una mayor probabilidad de encontrar presentes especies resistentes a los cambios ambientales o incluso especies nativas altamente competitivas que impidan el establecimiento o desarrollo de las especies exóticas. Es por esto que en las últimas décadas surge el interés por comprender las consecuencias actuales y futuras del impacto de las actividades humanas sobre la biodiversidad y los procesos ecosistémicos.

Considerando que la composición y la diversidad de las comunidades de plantas que reside en un determinado hábitat están fundamentalmente reguladas por factores abióticos, como el clima local, la disponibilidad de agua y temperatura (Grime 2006), uno de los mayores desafíos científicos es entender cómo los componentes del cambio ambiental global pueden afectar la relación F-D. El Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) advierte que el forzamiento radiativo del planeta se incrementará en las próximas décadas como consecuencia del aumento de emisiones de gases de efecto invernadero a causa de las actividades humanas (Millar *et al*. 2017; Meinshausen *et al*. 2020), lo que resultará en un aumento global de la temperatura y en disminuciones en la precipitación en muchas regiones del planeta (Forster *et al*. 2019; Cook *et al*. 2020). Estos cambios ambientales podrían iniciar la exclusión local de especies que no toleren las condiciones de mayor temperatura y sequía, disminuyendo el número de especies de las comunidades vegetales y, en consecuencia, afectar la tasa de funcionamiento ecosistémico (Hooper *et al*. 2012; Cardinale 2012). Además, aun cuando no se pierdan especies vegetales localmente, el cambio climático también puede reducir su desempeño, afectando la tasa de fotosíntesis y crecimiento (Llorens *et al*. 2004; Miranda *et al*. 2009; Bernard *et al*. 2013; Liang *et al*. 2013). En este contexto, se puede proponer que las comunidades de plantas altamente diversas serían menos susceptibles de ser afectadas por el cambio climático, ya que estos ensambles vegetales tendrían mayor probabilidad de contener especies tolerantes a las nuevas condiciones ambientales y, por lo tanto, la relación F-D sería menos afectada que en las comunidades menos diversas.

Otro componente del cambio ambiental global que pone en riesgo el funcionamiento de los ecosistemas son las invasiones biológicas por especies exóticas. Estas son especies que han sido introducidas a nuevas áreas biogeográficas a través de las actividades humanas. Estas introducciones pueden ser premeditadas con fines productivos u ornamentales, o accidentales a través de rutas comerciales donde las especies son transportadas inadvertidamente (Sousa *et al*. 2011). Sin embargo, sólo una

mínima porción de las especies que son movilizadas entre regiones del planeta logra establecerse y expandirse hacia nuevos hábitats de la región receptora para ser consideradas invasoras (Richardson *et al*. 2000). Lo anterior es debido a que inicialmente, estos organismos deben atravesar una serie de barreras ambientales tras arribar a una nueva región. En el caso de las plantas, las especies exóticas deben naturalizarse localmente, estableciendo una población viable en el hábitat donde arribó sin intervenciones humanas (Richardson *et al*. 2000, 2010). Posteriormente, solo si los propágulos de la especie logran dispersarse hacia nuevos hábitats de la región y establecer poblaciones viables en ellos, se puede considerar que se ha desencadenado un proceso de invasión biológica (Colautti y MacIsaac 2004; Colautti y Richardson 2009). En esta última situación, las plantas exóticas pueden afectar negativamente el funcionamiento ecosistémico debido a las interacciones que entablan con las especies nativas, ya sea desplazándolas o reduciendo su desempeño mediante interacciones competitivas. En consecuencia, se puede proponer que las relaciones F-D en comunidades invadidas estarían por debajo de aquellas comunidades que no contienen especies exóticas.

Aunque los efectos de las plantas exóticas sobre las nativas han sido foco de análisis en muchos estudios, esto no significa que las especies nativas no tengan efectos sobre las invasoras. Se ha propuesto que incrementos en la diversidad de especies nativas en comunidades vegetales reduce su probabilidad inherente de ser invadidas, es decir, su invasibilidad (Levine y D'Antonio 1999). Para explicar estos procesos se ha propuesto la hipótesis de la resistencia biótica, que postula que conforme aumenta la diversidad de especies nativas, es más probable que los nichos ecológicos se solapen con los de las especies exóticas, y esto prevendría el establecimiento de estas últimas. Además, comunidades nativas más diversas tienen mayor probabilidad de contener un competidor capaz de excluir las especies exóticas. En otras palabras, una mayor diversidad de especies nativas reduce la probabilidad de invasión (Naeem *et al*. 2000; Kennedy *et al*. 2002; Fridley

2010). Esto permite hipotetizar que, aunque las plantas exóticas afecten negativamente el funcionamiento ecosistémico, la magnitud de esos efectos sobre las relaciones F-D debiera ser menor mientras más especies nativas contengan las comunidades. No obstante, las especies exóticas invasoras no siempre conllevan daños ecológicos. Algunos estudios han documentado interacciones positivas entre plantas nativas e invasoras, donde la presencia de invasoras incrementa la diversidad local de especies o incluso la productividad total de la comunidad. Esta hipótesis de la aceptación biótica podría beneficiar el funcionamiento ecosistémico al añadir especies que aporten al funcionamiento ecosistémico, o mediante relaciones de facilitación con especies nativas (Daly *et al*. 2023).

Esta tesis pretende evaluar los efectos de dos componentes del cambio ambiental global, el cambio climático y las especies invasoras, sobre la relación entre la diversidad de plantas herbáceas del desierto Chihuahuense y la producción primaria neta. Para esto se empelan aproximaciones experimentales, ensamblándose comunidades con plantas herbáceas nativas y exóticas de matorrales xéricos. Una de las principales ventajas de trabajar con estas especies es que desarrollan su ciclo de vida durante la estación de lluvias (Rzedowsky 1966). Estas comunidades tuvieron diferentes niveles de riqueza de especies. De esta manera el primer capítulo se enfocó en determinar los efectos del cambio climático sobre las relaciones F-D, desarrollando las comunidades bajo condiciones más áridas y bajo el clima actual. El segundo capítulo se enfocó en determinar los efectos de las invasiones biológicas sobre estas relaciones.

HIPÓTESIS

- La complementariedad de nicho es el mecanismo que dirige la producción de biomasa en comunidades herbáceas en ecosistemas desérticos del Desierto Chihuahuense.
- La relación entre la diversidad de especies de plantas herbáceas nativas y la producción de biomasa se verá afectada negativamente por los efectos de mayor aridez esperados a futuro, pero la magnitud de estos efectos negativos debiera disminuir conforme aumenta la diversidad de especies nativas en estas comunidades.
- La relación entre la diversidad de especies de plantas herbáceas y la producción primaria de biomasa se verá afectada negativamente por la adición de especies exóticas invasoras, pero la magnitud de los efectos negativos debiera disminuir conforme aumenta la riqueza de especies de estas comunidades.

OBJETIVO GENERAL

Establecer si el cambio climático y las invasiones biológicas pueden afectar las relaciones entre el funcionamiento ecosistémico y la diversidad de especies en comunidades de plantas del Desierto Chihuahuense, como también estimar la relevancia de la diversidad de especies nativas como factor que puede mitigar los efectos de estos dos fenómenos sobre el funcionamiento ecosistémico.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer si la complementariedad de nicho es el mecanismo que dirige la producción primaria de biomasa en las comunidades de plantas herbáceas del Desierto Chihuahuense.

- Determinar si el cambio climático inducirá reducciones en la producción de biomasa en comunidades de herbáceas nativas del Desierto Chihuahuense.
- Establecer si las invasiones biológicas inducen reducciones en la producción de biomasa en comunidades de herbáceas nativas del Desierto Chihuahuense.
- Determinar si una mayor diversidad de especies nativas puede mitigar los efectos del cambio climático y las invasiones biológicas sobre la producción de biomasa en comunidades de plantas herbáceas del Desierto Chihuahuense.

CAPÍTULO I: RELACIÓN ENTRE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA Y LA DIVERSIDAD DE PLANTAS HERBACEAS BAJO CONDICIONES DE CAMBIO CLIMÁTICO

Introducción

La producción primaria neta (en adelante, *NPP*) incorpora materia y energía a las redes tróficas y participa en diversos procesos biogeoquímicos (Richardson *et al*. 2023). En los ecosistemas terrestres, puede medirse como la tasa de generación de biomasa por las plantas y/o como la cantidad de biomasa almacenada por la vegetación. Además, comúnmente se reporta que se relaciona positivamente con el número de especies de las comunidades de plantas (Naeem *et al*. 2000; Hooper *et al*. 2005, Tilman *et al*. 2014, Craven *et al*. 2016, Schnabel *et al*. 2021). La relación positiva entre *NPP* y la riqueza de especies (en adelante, *S*) se explica principalmente por la hipótesis de la complementariedad de nicho. La cual establece que, las diferencias en el uso de los recursos disponibles por parte de las especies en comunidades vegetales permiten que cada una de ellas realice un aporte similar al funcionamiento ecosistémico (Naeem 1998, Loreau 2000, Loreau y Hector 2001, Cardinale *et al*. 2007).

El cambio climático ha incrementado los eventos de aridez en varias regiones del mundo, lo cual, incentiva a la previsión sobre el tipo de respuesta de la relación entre la diversidad de plantas y la producción primaria neta ante el aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación (Richardson *et al*. 2023). En este sentido, las comunidades de plantas herbáceas han sido ampliamente utilizadas para evaluar estos efectos, ya que responden rápidamente a la variabilidad climática y permiten realizar experimentos donde la temperatura y la precipitación se manipula en espacios reducidos (Jochum *et al*. 2020). En la mayoría de estos experimentos se indica que el aumento de la aridez reducirá el rendimiento total de las plantas (De Boeck *et al*. 2007,

Cantarel *et al*. 2013, Cowles *et al*. 2016, Li *et al*. 2021, Ma *et al*. 2022), lo que permite proponer que *NPP* disminuirá su dependencia con la riqueza de plantas en el futuro. En otras palabras, una comunidad vegetal compuesta por S especies sostiene un determinado nivel de *NPP*, la aridez afectaría el desempeño de las especies causando la disminución en *NPP*. Por lo tanto, el efecto de la complementariedad de nicho tendría una relación *NPP-S* más débil que la relación observada en las condiciones climáticas actuales (Figura 1.1A). Este impacto negativo del cambio climático en la relación *NPP-S* seria aún más pronunciado si la aridez conlleva a la extinción local de especies ya que afecta directamente a los productores de biomasa (Figura 1.1A).

La hipótesis anterior, sin embargo, tiene algunas limitaciones. Distintos experimentos han demostrado que las plantas desarrolladas bajo condiciones de mayor aridez frecuentemente presentan una menor proporción de biomasa tallo:raíz que aquellas desarrolladas en las condiciones climáticas actuales (Kahmen *et al*. 2005, Liu *et al*. 2018, Rojas-Botero *et al*. 2023). Los efectos negativos del cambio climático en *NPP* podrían ser mitigados si la mayor parte de las plantas en una comunidad realizan estos cambios en la asignación de biomasa. Es decir, si una comunidad con un número *S* de especies produce una dada cantidad de biomasa aérea y subterránea (*Pa* y *Pb*, respectivamente), su *NPP* (*Pa* + Pb) bajo condiciones de mayor aridez debiera mantenerse relativamente estable si *Pb* aumenta proporcionalmente a las disminuciones en *Pa*. A través de comunidades con distintos valores de *S*, estos efectos compensatorios de *Pa* y *Pb* podrían mantener una relación *NPP-S* similar a aquellas dirigidas por la complementariedad de nicho bajo las condiciones climáticas actuales (Figura 1.1B). No obstante, si la proporción entre la relación tallo:raíz es menor en las plantas bajo condiciones de mayor aridez, el análisis por separado de los efectos de *S* sobre la biomasa aérea y subterránea debería mostrar una relación *Pa-S* más débil bajo condiciones más áridas que bajo las actuales debido a menor asignación de biomasa al tallo, mientras la relación *Pb-S* debiera ser más fuerte debido a mayor asignación de biomasa a la raíz (Figura 1.1B).

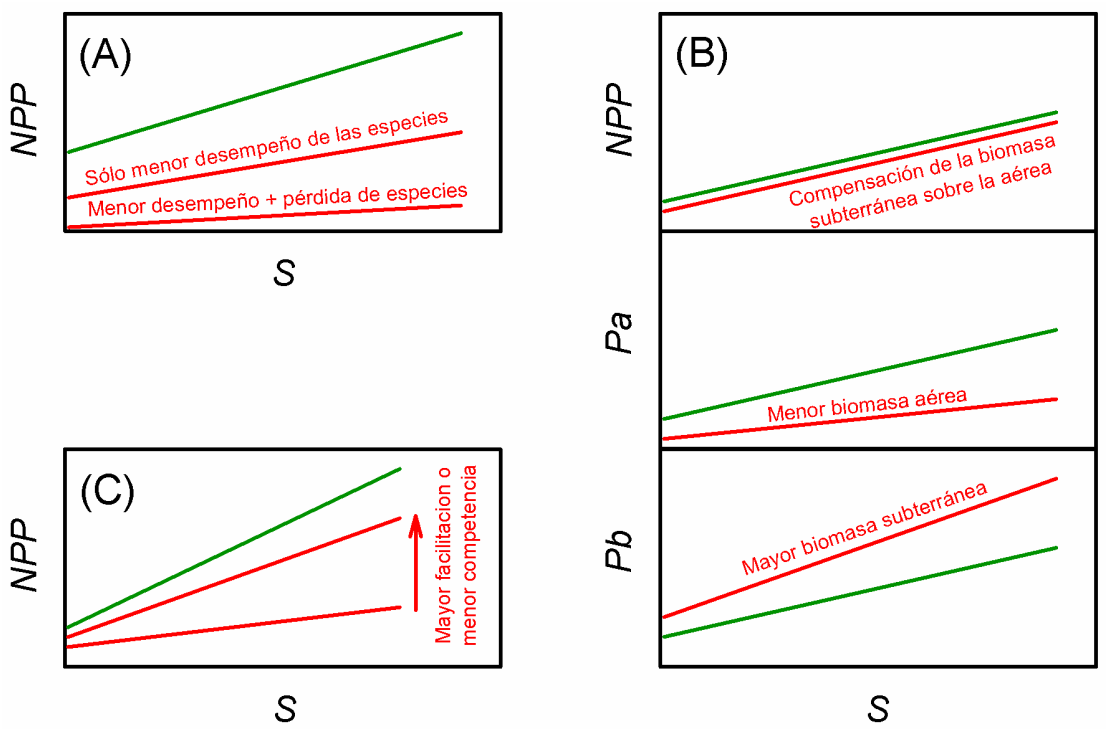


Figura 1.1. Relaciones hipotéticas entre la producción primaria neta (NPP) y la riqueza de especies (S), determinadas por la complementariedad de nicho bajo el clima actual y el futuro (líneas verde y roja, respectivamente). Por simplicidad, se asume que todas las relaciones son lineales, aunque podrían presentar otras formas. La primera hipótesis (A) plantea que las relaciones NPP-S futuras serán más débiles que las actuales si el aumento en la aridez reduce la producción de biomasa de las comunidades vegetales sin provocar extinciones locales. No obstante, estos efectos negativos se intensificarán si dichas condiciones climáticas conllevan a la exclusión de especies de las comunidades. La segunda hipótesis (B) sugiere que un aumento en la aridez reducirá la productividad aérea de las comunidades (Pa) mientras que incrementará su productividad subterránea (Pb). Si la menor Pa se compensa con una mayor Pb, la relación PPN-S futura será similar a la actual (panel superior). Sin embargo, la relación Pa-S futura será más débil que la actual, ya que una mayor aridez limitará el desarrollo de la parte aérea de las plantas (panel central). Por el contrario, ocurrirá lo opuesto con la relación Pb-S, dado que las plantas potenciarán el desarrollo de sus raíces (panel inferior). La tercera hipótesis (C) propone que el avance del cambio climático fomentará la facilitación y/o reducirá la competencia interespecífica dentro de las comunidades vegetales, permitiendo que algunas especies alcancen una mayor biomasa de la que lograrían bajo condiciones de mayor aridez. En consecuencia, las relaciones NPP-S futuras tenderán a asemejarse a las actuales, convergiendo a medida que estas interacciones involucren a un mayor número de especies.

El cambio climático también puede afectar la relación positiva *NPP-S*, establecida por el efecto de complementariedad de nicho, al alterar la intensidad de las interacciones interespecíficas. La facilitación, entendida como interacciones positivas mediante las cuales una especie mitiga las condiciones ambientales desfavorables y favorece el desempeño de otra, comúnmente aumenta a medida que se incrementa el estrés ambiental., mientras la competencia interespecífica disminuye en ese sentido debido a que las condiciones ambientales adversas son un impedimento mayor para la

sobrevivencia que las plantas vecinas (Maestre *et al*. 2009, Lortie 2010, Armas *et al*. 2011, McCluney *et al*. 2012, Aschehoug *et al*. 2016). Considerando este marco teórico, denominado hipótesis del gradiente de estrés, se puede proponer que el avance del cambio climático podría promover la facilitación entre plantas, permitiendo que algunas especies logren una mayor producción de biomasa que la esperada bajo condiciones de aridez. Además, si el cambio climático reduce la competencia interespecífica, algunas especies pudieran asignar más recursos al crecimiento y conseguir una mayor biomasa de lo que conseguirían bajo competencia. Por lo tanto, en comunidades con distintos niveles de *S*, estos procesos podrían acercar la relación *PPN-S* futura a la relación observada bajo las condiciones climáticas actuales, con una tendencia a la convergencia a medida que más especies se añaden a la comunidad (Figura 1.1C).

Para poner a prueba esta última hipótesis requiere discernir si el aumento de la aridez promueve la facilitación o disminuye la competencia interespecífica, lo que podría lograrse determinando la respuesta en la biomasa de cada especie ante la presencia de las especies vecinas. Dado que las probabilidades de incluir facilitadores o competidores fuertes aumentan con la riqueza (Loreau 1998, Leþs *et al*. 2001, Hooper *et al*. 2005), estos análisis deben considerar los distintos niveles de *S* de las comunidades en las que participa cada especie. Se puede inferir la facilitación de una especie si su biomasa aumenta conforme se incrementa *S*, mientras que se puede inferir competencia si la biomasa disminuye, y la ausencia de relación indicaría interacciones interespecíficas nulas. Si el cambio climático promueve la facilitación, las especies que actualmente muestran relaciones negativas o neutras entre su biomasa y *S* deberían cambiarla hacia relaciones positivas en el futuro, mientras que aquellas con relaciones entre biomasa y *S* positivas deberían mantenerlas o fortalecerlas. Si una mayor aridez reduce la competencia interespecífica, las especies que actualmente muestran relaciones entre biomasa y *S* negativas, simplemente cambiarán hacia relaciones neutras.

Para evaluar cómo el cambio climático puede afectar las relaciones *NPP-S* realizamos un experimento de campo con plantas herbáceas del Desierto Chihuahuense. Elegimos este modelo experimental porque se espera que los ecosistemas áridos experimenten aumentos sustanciales de temperatura y sequía en las próximas décadas (Archer y Predick 2008) y, en consecuencia, es probable que sus comunidades vegetales y su *NPP* muestren fuertes respuestas al cambio climático. Nuestro experimento consistió en comunidades vegetales ensambladas aleatoriamente con diferentes niveles de *S*, las cuales se cultivaron bajo las condiciones climáticas actuales y bajo condiciones de temperatura y precipitación que simulan los cambios climáticos de mediados de siglo con base en modelos climáticos de circulación general. Posteriormente, determinamos si *NPP* estaba relacionada con *S* y comparamos estas relaciones entre los tratamientos climáticos, evaluando también las respuestas individuales de las especies ante variaciones en riqueza y condiciones climáticas.

Métodos

Área de estudio

El experimento se llevó a cabo en un campo agrícola abandonado ubicado en el sur del Desierto Chihuahuense, centro de México (22° 13' 41" N, 100° 51' 35" W). En este sitio el suelo es calcáreo, poco profundo (10–15 cm) y pobre en materia orgánica (Martínez-Montoya *et al*. 2012). La vegetación en los ecosistemas circundantes está compuesta por arbustos leñosos y cactus, rodeados de áreas abiertas donde emergen hierbas y pastos durante la temporada de lluvias, que se desarrollan hasta el inicio de la estación seca (Rzedowski 1966). El clima es templado-árido (García 2004), con una temperatura media anual de 17.8 °C y una precipitación anual inferior a 355 mm, donde más del 60% de las lluvias ocurren entre junio y septiembre (Medina-García *et al*. 2005). Las temperaturas en el desierto Chihuahuense han aumentado progresivamente durante las últimas ocho décadas, mientras que las precipitaciones han disminuido. Estos cambios climáticos coinciden

con el aumento en las emisiones de gases de efecto invernadero durante ese período (Archer y Predick 2008, McIntosh *et al*. 2019). La mayoría de los modelos de circulación general del Programa Mundial de Investigación Climática que indican que estos cambios climáticos se mantendrán si las emisiones de gases de efecto invernadero persisten según sus tendencias actuales, lo que incrementaría la aridez en esta región (Gutiérrez *et al*. 2021).

Comunidades experimentales de plantas

Se establecieron comunidades vegetales experimentales utilizando semillas de plantas herbáceas recolectadas en tres campos abandonados con vegetación secundaria, ubicados en un radio de 5 km alrededor del sitio de estudio. En septiembre de 2022, en todos estos campos se identificaron 11 especies coexistiendo con plantas produciendo semillas. Esto incluyó cinco especies anuales de la familia Asteraceae (*Bidens pilosa, Eriophyllum confertiflorum, Sanvitalia procumbens, Verbesina encelioides* y *Xanthisma gracile*), una especie anual de la familia Lamiaceae (*Salvia tiliifolia*) una especie perenne de la familia Malvaceae (*Sphaeralcea angustifolia*) y una especie anual (*Chloris virgata*) y tres especies perennes (*Bothriochloa laguroides, Bouteloua curtipendula* y *Bouteloua gracilis*) de la familia Poaceae. Todas son nativas del Desierto Chihuahuense y abundantes durante la temporada de lluvias (Rzedowski 1966). Entre octubre y noviembre de 2022, se recolectaron los frutos maduros de esas especies, considerando un mínimo de 10 individuos por especie en cada sitio. Los frutos se llevaron al laboratorio, se limpiaron para liberar las semillas, que fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente (18–20 °C) hasta la siguiente temporada de lluvias.

En junio de 2023, se recolectó suelo del sitio de estudio (los 5 cm superiores del perfil) y se tamizó para remover rocas, otros materiales gruesos y semillas de más de 1 mm de diámetro. Con este suelo se llenaron bolsas de vivero de tela biodegradable (15 cm de diámetro y 10 cm de profundidad). Posteriormente, se seleccionaron especies al azar para conformar lotes de

semillas con cinco niveles de *S* (1, 2, 4, 6 y 8 especies por lote) que se sembraron en esas bolsas (Apéndice A). Todos esos lotes de semillas se ensamblaron por duplicado para desarrollar las mismas comunidades bajo las condiciones climáticas actuales y simulaciones de cambio climático. Los monocultivos (S = 1) incluyeron 11 réplicas por tratamiento climático (un monocultivo por especie vegetal), mientras que los niveles de *S* restantes se replicaron 10 veces por tratamiento. Las bolsas de vivero se numeraron para identificar la composición de las comunidades, que consistían en 48 semillas distribuidas equitativamente entre las especies (*S* = 1 con 48 semillas de una sola especie, *S* = 2 con 24 semillas de cada especie, *S* = 4 con 12 semillas de cada especie, *S* = 6 con 8 semillas de cada especie y *S* = 8 con 6 semillas de cada especie). Se utilizó esta densidad de siembra elevada porque las tasas de germinación de las especies eran desconocidas, pero asumimos que estas densidades de semillas garantizarían la presencia de la mayoría de las especies en las comunidades experimentales. Además, dado que la germinación en ecosistemas áridos puede verse obstaculizada por la baja frecuencia de precipitaciones (Moreno-de las Heras *et al*. 2016, Prado-Tarango *et al*. 2019), las comunidades de plantas se desarrollaron inicialmente en un invernadero con riego diario. Después de 10 días, cada bolsa de vivero contenía entre 36 y 47 plántulas con una altura de 5 a 10 mm, lo que indicaba que la mayoría de las semillas habían germinado, aunque estos individuos no pudieron identificarse a nivel de especie debido a su reducido tamaño. En este punto, las bolsas de vivero se trasladaron a los tratamientos climáticos que se describen a continuación.

Diseño experimental

En mayo de 2023 se marcaron 102 puntos en el sitio experimental, espaciados 10 m entre ellos y siguiendo un diseño rectangular (Figura 1.2A). Se eliminaron rocas y vegetación en un radio de 3 m alrededor de cada punto. La mitad de estos puntos fueron se asignaron aleatoriamente a parcelas control, que permanecieron bajo el clima actual. La otra mitad de los puntos se

asignó a parcelas de simulación de cambio climático (en adelante, parcelas CCS), en las que se aumentó la temperatura y se redujo la precipitación como se describe a continuación.

La temperatura en las parcelas CCS se incrementó con cámaras hexagonales de techo abierto (Marion *et al*. 1997), ya que experimentos realizados en ecosistemas cercanos reportaron que estas estructuras simulan los niveles de calentamiento esperados para mediados de este siglo (Aragón-Gastélum *et al*. 2014, Guerra-Coss *et al*. 2021). Las cámaras consistieron en seis paneles trapezoidales de acrílico transparente (3 mm de espesor, 122 cm en la base y 88 cm en la parte superior) unidos con cintas de nailon resistentes a los rayos UV. De esta manera, se montaron estructuras de 50 cm de altura, con un diámetro basal de 2.0 m y un diámetro de 1.5 m en el techo abierto (Figura 1.2B). Para determinar el nivel de calentamiento inducido por estas cámaras, se medió la temperatura con sensores automatizados (HOBO U23-Pro-V2, Onset Computer Corporation) instalados en el centro de 20 parcelas de cada tratamiento climático seleccionadas aleatoriamente. Estos sensores se montaron en estacas de madera a 15 cm del suelo y se programaron para medir la temperatura cada hora durante todo el experimento.

La precipitación en las parcelas CCS se redujo con reductores de lluvia (Yahdjian y Sala 2002), compuestos por canaletas de policarbonato transparente (2 mm de grosor, 8 cm de ancho y 3 m de longitud) sostenidos sobre estructuras metálicas 30 cm encima de las cámaras de techo abierto (Figura 1.2B). Dado que la intercepción de agua de lluvia depende del número de canaletas, realizamos ensayos de campo al inicio de la temporada de lluvias de 2023 para determinar el número de canaletas necesario para reducir la precipitación a los niveles esperados hacia mediados de este siglo. Para ello, instalamos pluviómetros automatizados (HOBO S-RGB-M002, Onset Computer Corporation) en el centro de diez parcelas de cada tratamiento climático seleccionadas aleatoriamente, programados para medir la precipitación acumulada en cada evento de lluvia. Las parcelas CCS de este ensayo contaban con reductores de lluvia de 2, 3, 4, 5 y 6 canaletas,

dispuestas de manera equidistante sobre las cámaras de techo abierto (dos parcelas CCS para cada tipo de estructura). Las diferencias de precipitación entre parcelas control y CCS indicaron que cuatro canaletas pueden reducir la precipitación 5.5-7.2% y, dado que estos valores se encuentran dentro del rango esperado de reducción para mediados de siglo, este diseño se aplicó a todas las parcelas CCS. Los pluviómetros continuaron registrando la precipitación para determinar diferencias entre parcelas control y CCS hasta el final del experimento.

Las parcelas control que permanecieron bajo el clima actual tenían un diámetro de 1.5 m. Estas parcelas se cercaron con malla metálica con una abertura de 13 mm para impedir el acceso de depredadores de plántulas, como aves y roedores (Figura 1.2C).

Las comunidades vegetales desarrolladas por 10 días en el invernadero fueron trasplantadas a las parcelas control y a las parcelas CCS entre el 29 y el 30 de junio de 2023. Cada comunidad se consideró como una unidad experimental (11 monocultivos y 10 réplicas de todos los demás niveles de *S* para cada tratamiento climático). Dentro de las parcelas de CCS, las comunidades se trasplantaron bajo la parte superior abierta de las cámaras para evitar la interferencia de las paredes de acrílico.

Debido a que temperaturas más altas aumentan la evaporación del agua del suelo (Heitman *et al*. 2008), mientras que la disminución de la precipitación reduce la acumulación de agua en el suelo (Ji y Unger 2001), se midió el contenido volumétrico de agua del suelo en las parcelas control y CCS para estimar si la simulación de cambio climático reducía la disponibilidad de este recurso para las plantas. Estas mediciones se realizaron cada siete días utilizando un reflectómetro de dominio de tiempo equipado con sondas de acero inoxidable de 7.6 cm de largo (Field Scout TDR 300, Spectrum Technologies). En cada monitoreo, se tomaron mediciones entre las 10:00 y las 12:00 h en tres puntos aleatorios adyacentes a las comunidades vegetales trasplantadas en las parcelas control y CCS (a 10 cm del borde de las

comunidades) para evitar dañarlas. El dispositivo calculó automáticamente el promedio de los valores registrados para cada parcela en cada fecha.

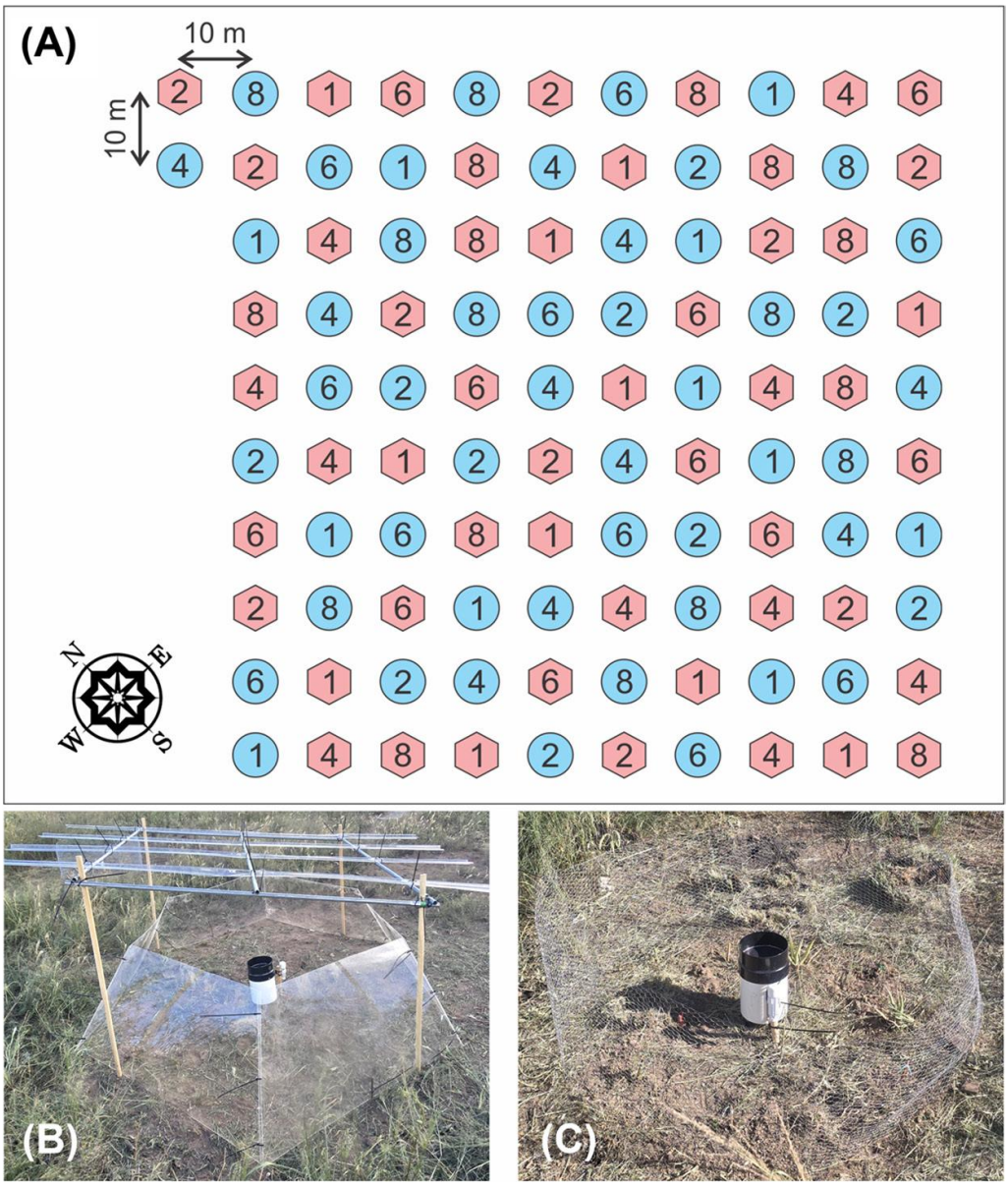


Figura 1.2. Esquema del diseño experimental (A) que muestra la distribución de las parcelas control, que permanecieron bajo las condiciones climáticas actuales (círculos azules), y las parcelas CCS (hexágonos rojos) en el sitio de estudio. El número dentro de cada símbolo indica el nivel de riqueza de la comunidad vegetal trasplantada en la parcela al inicio del experimento. La figura también muestra una parcela control cercada con malla metálica (B) y una parcela de simulación de cambio climático compuesta por una cámara de techo abierto y un sistema de exclusión de lluvia (C). En ambos tipos de parcelas se instalaron sensores de temperatura automatizados y pluviómetros.

Biomasa de especies y producción primaria neta

Las comunidades vegetales se desarrollaron en campo durante 14 semanas. Se cosecharon justo antes del inicio de la estación seca, excavando cuidadosamente a su alrededor para evitar dañar las raíces. Durante la cosecha, se verificó que las bolsas de vivero estuvieran completamente degradadas para asegurar que no obstaculizaron la expansión radicular. Las plantas cosechadas se trasladaron al laboratorio y se lavaron con agua para eliminar los residuos de suelo. Posteriormente, se separaron el tallo y la raíz de cada planta y se secaron en una estufa de aire forzado a 60 °C. Las plantas se pesaron cada 12 h utilizando una balanza analítica (Cubis, Sartorius; precisión: 0,01 mg) hasta que su biomasa (peso seco) permaneció constante (se registraron los mismos valores a las 48 y 60 h). Para cada especie de cada comunidad vegetal, estos valores se utilizaron para estimar su biomasa aérea (*Sb* = suma de los pesos de la parte aérea de los individuos), su biomasa radicular (*Rb* = suma de los pesos de las raíces de los individuos) y su biomasa total (*Tb* = *Sb* + *Rb*). La productividad aérea (*Pa*), subterránea (*Pb*) y la producción primaria neta (*NPP* = *Pa* + *Pb*) de cada comunidad vegetal se estimaron sumando los valores de biomasa correspondientes de las especies.

Análisis estadístico

La temperatura, la precipitación y el contenido volumétrico de agua en el suelo se compararon entre tratamientos climáticos mediante pruebas *t*-Student para dos muestras independientes. Para estos análisis, se promediaron los valores de temperatura registrados por cada sensor (n = 20 por tratamiento climático), se acumularon los valores de precipitación registrados por cada pluviómetro (n = 10 por tratamiento climático), y se promediaron los contenidos de agua en el suelo a lo largo de las fechas de medición (n = 51 por tratamiento climático).

Durante el experimento, el número de individuos disminuyó con el tiempo, tanto en las parcelas de control como en las CCS. En consecuencia, las comunidades cosechadas contaban con menos individuos (de 3 a 7 en

monocultivos y de 6 a 18 en los demás niveles de *S*) que en el momento del trasplante (36–47 plántulas). Esto dejó a algunas especies representadas por un único individuo en ciertas comunidades, mientras que otras sufrieron una mortalidad total. Cabe destacar que tres monocultivos en parcelas CCS (*Salvia tiliifolia, Sanvitalia procumbens* y *Xanthisma gracile*) no presentaron individuos supervivientes al momento de la cosecha, a pesar de haber comenzado con más de 40 plántulas vivas tras el trasplante. Estas disminuciones en la abundancia de especies pudieron deberse a factores externos a las comunidades (ej., estrés físico) o internos (ej., una competencia intensa derivada del espacio reducido en que se desarrollaron las comunidades), lo que provocó una variación continua de los niveles de *S* entre comunidades al final del experimento (*S* osciló entre 1 y 8 en los controles, y entre 0 y 8 en parcelas CCS). Por ello, se evaluó si los niveles iniciales de *S* de las comunidades (*Si* = riqueza inicial en la siembra) determinaban sus niveles finales de *S* (*Sf* = riqueza final en la cosecha) para garantizar que los tratamientos experimentales de riqueza (Apéndice A) siguieran siendo válidos para poner a prueba nuestras hipótesis. Para ello, realizamos un análisis de regresión lineal múltiple utilizando *Sf* como variable de respuesta continua y *Si* como variable predictora continua, e incluyendo los tratamientos climáticos como niveles de una variable predictora categórica. El modelo de regresión incorporó todos los términos de interacción entre variables predictoras. Las ordenadas y las pendientes de las funciones de regresión se estimaron mediante el método de mínimos cuadrados y se compararon entre controles y parcelas CCS utilizando pruebas *t*-Student. Este análisis indicó que *Sf* estaba positivamente relacionada con *Si* ($F_{(3,98)}$ = 435.773; $p < 0.001$; R^2 = 0.928; Figura 1.3) y, aunque las funciones lineales estimadas para las parcelas de control y las parcelas CCS diferían en sus ordenadas ($t = 2.357$; $DF = 98$; $p < 0.001$), no se encontraron diferencias entre sus pendientes ($t = 0.208$; $DF = 98$; $p = 0.835$). Estas relaciones mostraron que las comunidades de las parcelas CCS perdieron más especies que los controles, pero la pérdida proporcional de especies fue similar en ambos tratamientos climáticos (Figura

1.3). Además, aunque todos los niveles de *Si* (1, 2, 4, 6 y 8 especies) persistieron a lo largo del experimento en ambos tratamientos climáticos, durante el mismo surgieron niveles intermedios de *Sf* (0, 3, 5 y 7 especies). Por tanto, *Sf* refleja el efecto de *Si*, así como el impacto de los tratamientos climáticos y las interacciones entre especies sobre la riqueza de la comunidad. En consecuencia, *Sf* se utilizó como variable predictora en los análisis destinados a evaluar los efectos de la riqueza en la productividad de la comunidad.

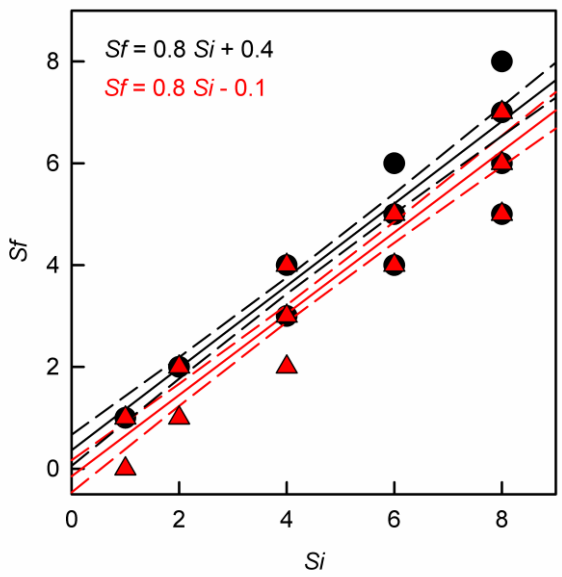


Figura 1.3. Relaciones lineales (± intervalos de confianza del 95%, indicados por líneas discontinuas) entre la riqueza final de las comunidades (*Sf* = riqueza en el momento de la cosecha) y su riqueza inicial (*Si* = riqueza al momento de la siembra) bajo el clima actual (círculos y líneas negras) y bajo condiciones de cambio climático simulado (triángulos y líneas rojas). La figura muestra las funciones de regresión estimadas para cada tratamiento climático en el color correspondiente.

Se utilizaron análisis de regresión con variables categóricas similares a los descritos anteriormente para evaluar si la *NPP*, *Pa* y *Pb* estaban relacionadas con *Sf*, y para comparar dichas relaciones entre los tratamientos climáticos. Dado que se han propuesto diversas relaciones teóricas entre el funcionamiento ecosistémico y la diversidad de especies (Johnson *et al*. 1996, Naeem 1998, Loreau 2000), en este estudio exploramos funciones matemáticas alternativas para evaluar los efectos de *Sf* sobre la *NPP*. Estas funciones incluyeron modelos lineales (ej., $NPP = \beta_0 + \beta_1 Sf$), potenciales (ej.,

NPP = β_0 $Sf^{\beta 1}$) y exponenciales (p. ej., $NPP = \beta_0 e^{\beta 1\ Sf}$). Los parámetros de todos los modelos de regresión ($\beta 0$ y $\beta 1$) se estimaron mediante el método de mínimos cuadrados y se seleccionó aquel modelo que, además de cumplir con los supuestos estadísticos de los análisis, explicaba la mayor fracción de la varianza de los datos (es decir, el modelo con el coeficiente de determinación más elevado). Dado que todas estas funciones constaban de dos parámetros ($\beta 0$ y $\beta 1$), no fue necesario recurrir a otros criterios (como el criterio de información de Akaike) para seleccionar el modelo de mejor ajuste (Cavanaugh 1997).

Para evaluar cómo la manipulación climática y la riqueza de las comunidades afectaban el desempeño de cada especie y sus interacciones con otras, también utilizamos regresiones múltiples. En estos análisis, los valores de *Tb*, *Sb* y *Rb* de cada especie se incluyeron como variables de respuesta continuas, *Sf* se incluyó como variable predictora continua y los tratamientos climáticos se incluyeron como niveles de la variable predictora categórica. Dado que no teníamos expectativas *a priori* sobre la forma de estas relaciones, también se realizó los análisis de regresión utilizando modelos lineales (*Tb*, *Sb* o $Rb = \beta_0 + \beta_1 Sf$), potenciales (*Tb*, *Sb* o $Rb = \beta_0\ Sf^{\beta 1}$) y exponenciales (*Tb*, *Sb* o $Rb = \beta_0 e^{\beta 1\ Sf}$). Asumimos que la manipulación climática afectaba la producción de biomasa de la especie focal si las funciones de regresión para los controles y las parcelas CCS diferían en β_0. Por otro lado, asumimos que las interacciones interespecíficas afectaban la producción de biomasa de la especie focal si dichas funciones de regresión diferían en β_1. En este último caso, valores positivos de β_1 indicarían efectos de facilitación crecientes sobre la especie focal, mientras que valores negativos indicarían efectos de competencia crecientes. No obstante, los resultados de estos análisis deben interpretarse con cautela, ya que la facilitación y la competencia se infieren de manera indirecta.

Resultados

Los tratamientos climáticos difirieron en temperatura ($t = 9.965$; $GL = 38$; $p < 0.001$) y precipitación ($t = 8.119$; $GL = 18$; $p < 0.001$). En promedio, las parcelas CCS presentaron una temperatura 1.7 °C superior a los controles, mientras que la precipitación acumulada en las parcelas CCS fue un 7.4 % menor que en los controles (Figura 1.4). Los tratamientos climáticos también difirieron en el contenido volumétrico de agua del suelo ($t = 13.786$; $GL = 100$; $p < 0.001$), el cual fue un 4.3 % menor en las parcelas CCS que en los controles (Figura 1.4).

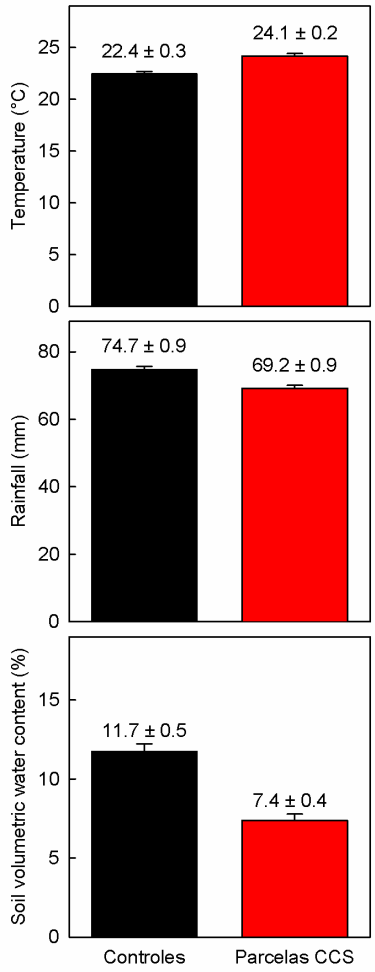


Figura 1.4. Temperatura, precipitación y contenido volumétrico de agua en el suelo registrados bajo el clima actual (controles) y en condiciones de simulación de cambio climático (parcelas CCS). Las barras muestran los promedios (± 95% IC) y los valores exactos para cada tratamiento climático se indican sobre las barras correspondientes.

Todas las variables de biomasa de la comunidad (*NPP*, *Pb* y *Pa*) mostraron una relación lineal positiva con *Sf* (*NPP*: $F_{(3,98)} = 315.331$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.903$; *Pb*: $F_{(3,98)} = 376.588$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.918$; *Pa*: $F_{(3,98)} = 284.218$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.894$; Figura 1.5), mientras que otras funciones matemáticas no mejoraron el ajuste del modelo. Las funciones lineales estimadas para las parcelas CCS presentaron ordenadas al origen (β_0) y pendientes (β_1) menores que las estimadas para los controles (p de la prueba t < 0,001). Estos resultados indican que las comunidades vegetales desarrolladas bajo condiciones de mayor aridez produjeron menos biomasa que aquellas desarrolladas bajo el clima actual, también indicando que los incrementos en *NPP*, *Pb* y *Pa* derivados de una mayor riqueza de especies fueron menores en las parcelas CCS que en los controles (Figura 1.5).

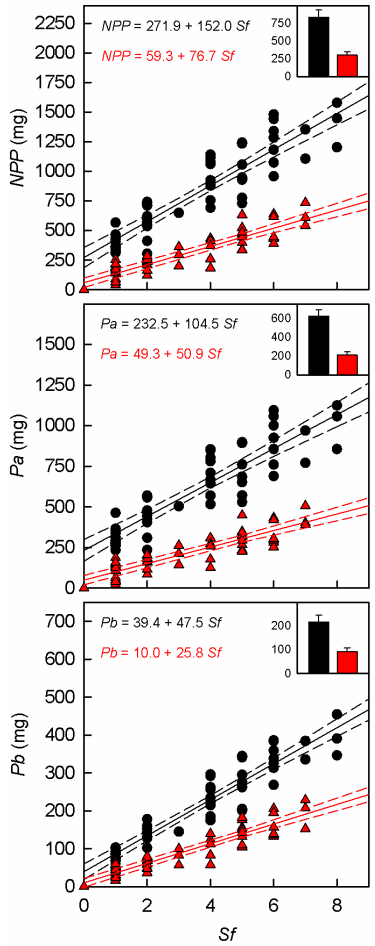


Figura 1.5. Relaciones lineales (límites de confianza del 95 % en líneas discontinuas) entre las variables de biomasa de la comunidad (*NPP* = producción primaria neta; *Pa* = productividad aérea; *Pb* =

productividad subterránea) y la riqueza final de las comunidades (*Sf*) bajo el clima actual (círculos y líneas negras) y en condiciones de simulación de cambio climático (triángulos y líneas rojas). Cada panel muestra las funciones de regresión estimadas para cada tratamiento climático, representadas en el color correspondiente. El gráfico de barras insertado en los paneles indica el valor promedio de la variable de biomasa analizada (± 95% IC) para controles (negro) y parcelas de simulación de cambio climático (rojo).

Las funciones lineales superaron a otros modelos matemáticos para explicar las relaciones entre la biomasa de especies individuales y *Sf*. Estos análisis indicaron que todas las especies alcanzaron valores mayores de *Tb*, *Sb* y *Rb* bajo el clima actual que en condiciones de mayor aridez. Sin embargo, los efectos de las interacciones interespecíficas sobre la producción de biomasa variaron según la especie y el tratamiento climático (Tabla 1.1, Figura 1.6). No se hallaron relaciones entre variables de biomasa y *Sf* para *Verbesina encelioides* ni *Sphaeralcea angustifolia* en ninguno de los tratamientos climáticos (Figura 1.6). Por otro lado, los valores de *Tb, Rb* y *Sb* de *Bidens pilosa, Bothriochloa laguroides* y *Bouteloua gracilis* mostraron una relación negativa con *Sf* en ambos tratamientos climáticos, siendo esta relación más pronunciada en controles que en parcelas CCS (Figura 1.6). Las variables de biomasa de *Eriophyllum confertiflorum, Bouteloua curtipendula* y *Chloris virgata* presentaron una relación negativa con *Sf* únicamente en los controles, mientras que no se observaron relaciones en las parcelas CCS (Figura 1.6). En cambio, los valores de biomasa de *Sanvitalia procumbens* y *Salvia tiliifolia* no se relacionaron con *Sf* en los controles, pero los valores de *Tb* y *Sb* de esas especies mostraron una relación positiva con *Sf* en las parcelas CCS (Figura 6). Una única especie, *Xanthisma gracile*, exhibió relaciones opuestas con *Sf* entre controles y parcelas CCS, siendo negativa bajo el clima actual y positiva en condiciones de mayor aridez (Figura 1.6).

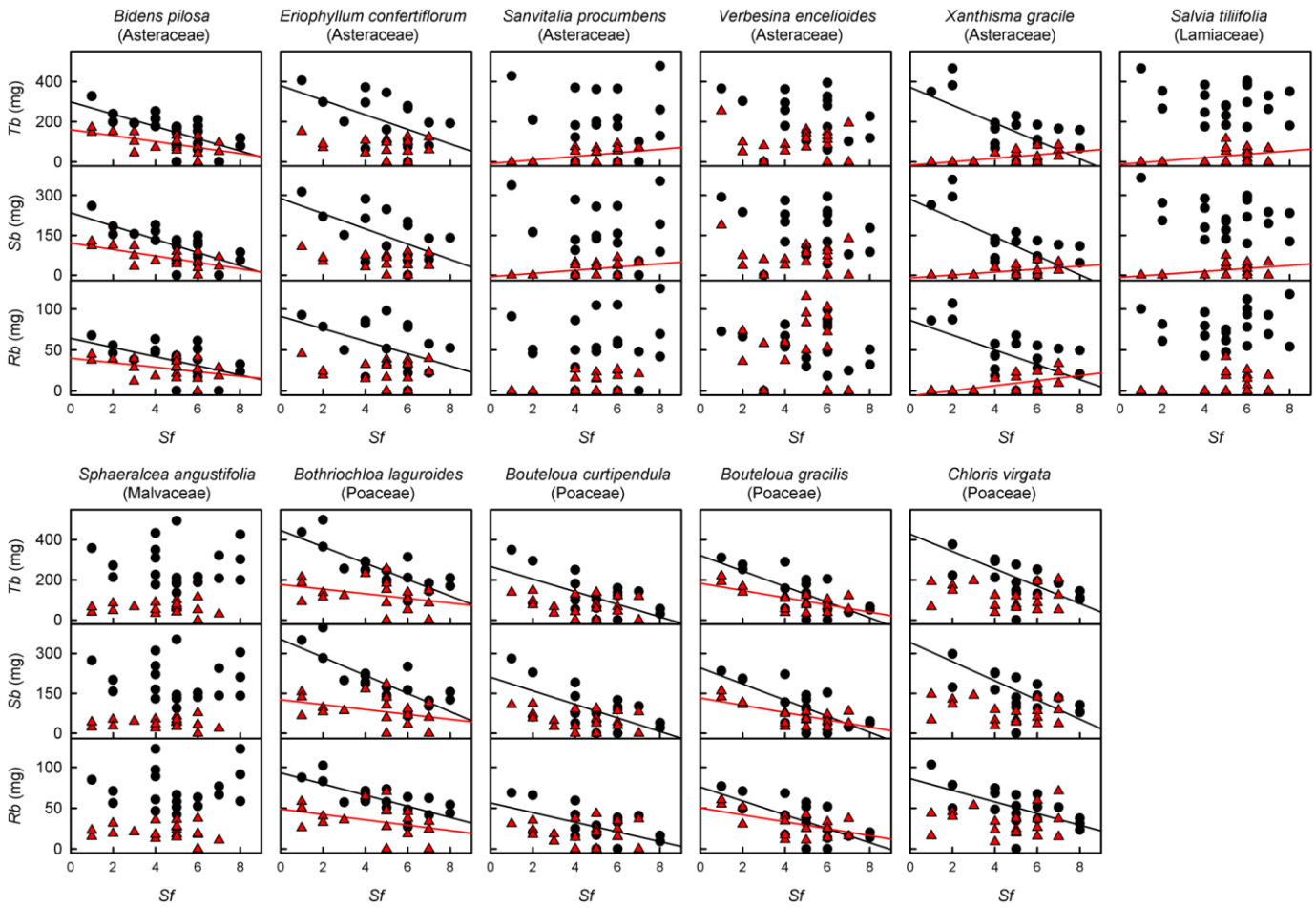


Figura 1.6. Relaciones lineales entre variables de biomasa de cada especie (*Tb* = biomasa total; *Sb* = biomasa aérea; *Rb* = biomasa radicular) y la riqueza final de la comunidad (*Sf*) bajo el clima actual (círculos y líneas negras) y en condiciones de simulación de cambio climático (triángulos y líneas rojas). No se muestran las curvas de regresión cuando las pendientes (β_1) de las funciones lineales no difieren significativamente de cero. Los parámetros de las funciones de regresión se presentan en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Resultados estadísticos de los análisis de regresión lineal con variables categóricas dirigidos a evaluar cómo el cambio climático y las interacciones interespecíficas afectan la biomasa total (*Tb*), la biomasa del tallo (*Sb*) y la biomasa de las raíces (*Rb*) de cada especie vegetal a través de los niveles de riqueza. La tabla también muestra los valores del intercepto (β_0 ± 95% IC) y la pendiente (β_1 ± 95% IC) estimadas para las funciones de regresión de cada tratamiento climático (parcelas control vs. parcelas de CCS). Un asterisco al lado de los valores de los parámetros indica que difieren entre los tratamientos climáticos (valor crítico de la prueba t = 0.05). Las figuras de las relaciones entre las variables de biomasa y la riqueza de especies se presentan en la Figura 6.

Family	Species	Statistics	Total biomass	Root biomass	Shoot biomass
Asteraceae	***Bidens pilosa***	**Results**	$F_{(3,36)} = 11.756$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.495$	$F_{(3,36)} = 5.038$, $p = 0.005$, $R^2 = 0.296$	$F_{(3,36)} = 14.698$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.551$
		b_0	298.7 (±44.0) vs. 160.8 (±22.2) *	64.3 (±32.7) vs. 39.9 (±15.5)	234.5 (±11.6) vs. 120.9 (±6.8) *
		b_1	-30.5 (±8.4) vs. -14.9 (±4.6) *	-5.6 (±6.2) vs. -2.7 (±3.2)	-24.9 (±2.2) vs. -12.1 (±1.4) *
	Eriophyllum confertiflorum	**Results**	$F_{(3,30)} = 8.913$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.471$	$F_{(3,30)} = 6.135$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.380$	$F_{(3,30)} = 9.962$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.499$
		b_0	379.8 (±81.2) vs. 112.7 (±33.9) *	91.2 (±59.7) vs. 31.3 (±23.3) *	288.5 (±21.9) vs. 81.4 (±10.8) *
		b_1	-36.3 (±15.1) vs. -7.5 (±6.6) *	-7.6 (±11.1) vs. -1.6 (±4.5) *	-28.7 (±4.1) vs. -5.9 (±2.1) *
	Sanvitalia procumbens	**Results**	$F_{(3,33)} = 9.218$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.456$	$F_{(3,33)} = 9.003$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.450$	$F_{(3,33)} = 9.275$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.457$
		b_0	258.5 (±90.6) vs. -7.6 (±16.2) *	53.2 (±68.1) vs. -2.1 (±11.1) *	205.3 (±23.0) vs. -5.4 (±5.3) *
		b_1	-9.3 (±16.4) vs. 8.8 (±3.4) *	0.5 (±12.3) vs. 2.8 (±2.3)	-9.9 (±4.1) vs. 6.0 (±1.1) *
	Verbesina encelioides	**Results**	$F_{(3,32)} = 5.546$, $p = 0.004$, $R^2 = 0.342$	$F_{(3,32)} = 3.452$, $p = 0.028$, $R^2 = 0.245$	$F_{(3,32)} = 6.270$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.370$
		b_0	297.3 (±79.8) vs. 117.0 (±46.3) *	62.8 (±61.5) vs. 29.5 (±33.3) *	234.5 (±18.6) vs. 87.5 (±13.1) *
		b_1	-14.8 (±14.8) vs. -3.9 (±9.4)	-1.6 (±11.4) vs. 0.0 (±6.8)	-13.2 (±3.5) vs. -3.9 (±2.7)
	Xanthisma gracile	**Results**	$F_{(3,35)} = 17.793$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.604$	$F_{(3,35)} = 14.077$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.547$	$F_{(3,35)} = 19.029$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.620$
		b_0	371.3 (±65.6) vs. -16.4 (±12.9) *	86.2 (±48.8) vs. -6.0 (±8.4) *	285.1 (±17.2) vs. -10.4 (±4.6) *
		b_1	-44.5 (±12.5) vs. 8.6 (±2.7) *	-9.0 (±9.3) vs. 3.1 (±1.7)	-35.4 (±3.3) vs. 5.5 (±0.9) *
Lamiaceae	***Salvia tiliifolia***	**Results**	$F_{(3,37)} = 47.406$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.794$	$F_{(3,37)} = 44.621$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.783$	$F_{(3,37)} = 47.647$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.794$
		b_0	346.6 (±66.7) vs. -11.9 (±15.4) *	70.2 (±50.4) vs. -3.7 (±10.1) *	276.4 (±16.9) vs. -8.2 (±5.3) *
		b_1	-6.9 (±12.3) vs. 8.3 (±3.3) *	2.1 (±9.3) vs. 2.7 (±2.2)	-9.1 (±3.1) vs. 5.6 (±1.1) *
Malvaceae	***Sphaeralcea angustifolia***	**Results**	$F_{(3,36)} = 26.806$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.691$	$F_{(3,36)} = 22.780$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.655$	$F_{(3,36)} = 27.958$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.700$
		b_0	279.4 (±63.0) vs. 67.9 (±18.4) *	70.4 (±46.1) vs. 25.7 (±12.1) *	209.0 (±17.4) vs. 42.2 (±6.4) *
		b_1	-1.8 (±11.7) vs. -2.6 (±3.9)	1.1 (±8.6) vs. -1.2 (±2.6)	-2.9 (±3.2) vs. -1.4 (±1.4) *
Poaceae	***Bothriochloa laguroides***	**Results**	$F_{(3,33)} = 18.857$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.632$	$F_{(3,33)} = 11.924$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.513$	$F_{(3,33)} = 20.993$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.649$
		b_0	446.6 (±41.9) vs. 177.1 (±37.4) *	93.1 (±34.7) vs. 48.9 (±27.5) *	353.5 (±8.4) vs. 126.1 (±10.1) *
		b_1	-40.8 (±8.0) vs. -11.5 (±7.8) *	-6.8 (±6.6) vs. -3.3 (±5.7)	-34.0 (±1.6) vs. -9.2 (±2.1) *
Poaceae	***Bouteloua curtipendula***	**Results**	$F_{(3,34)} = 5.875$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.341$	$F_{(3,34)} = 3.216$, $p = 0.035$, $R^2 = 0.221$	$F_{(3,34)} = 6.813$, $p = 0.001$, $R^2 = 0.375$
		b_0	267.0 (±55.2) vs. 110.0 (±29.1) *	56.4 (±39.2) vs. 24.2 (±21.0) *	210.6 (±12.6) vs. 85.8 (±8.3) *
		b_1	-31.4 (±10.4) vs. -8.4 (±6.2) *	-5.9 (±3.1) vs. -0.7 (±4.4) *	-25.5 (±2.4) vs. -7.7 (±1.8) *
Poaceae	***Bouteloua gracilis***	**Results**	$F_{(3,34)} = 11.094$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.495$	$F_{(3,34)} = 7.267$, $p = 0.001$, $R^2 = 0.391$	$F_{(3,34)} = 12.435$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.523$
		b_0	321.8 (±50.3) vs. 182.7 (±24.7) *	75.8 (±37.8) vs. 50.1 (±17.5)	246.0 (±12.9) vs. 132.6 (±7.5) *
		b_1	-38.8 (±9.5) vs. -17.9 (±5.0) *	-8.5 (±7.2) vs. -4.2 (±3.6)	-30.3 (±2.5) vs. -13.7 (±1.5) *
Poaceae	***Chloris virgata***	**Results**	$F_{(3,34)} = 13.110$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.536$	$F_{(3,34)} = 6.656$, $p = 0.001$, $R^2 = 0.370$	$F_{(3,34)} = 14.997$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.570$
		b_0	427.4 (±57.5) vs. 138.8 (±33.7) *	86.0 (±46.2) vs. 32.1 (±23.8) *	341.4 (±12.0) vs. 106.7 (±10.1) *
		b_1	-43.2 (±10.6) vs. -5.5 (±6.9) *	-7.1 (±8.5) vs. 0.2 (±4.8) *	-36.1 (±2.2) vs. -5.7 (±2.1) *

Discusión

Nuestros hallazgos indican que la manipulación climática aumentó la aridez en las parcelas CCS, lo cual coincide con las expectativas climáticas generales para el Desierto Chihuahuense. En comparación con los valores climáticos actuales de la región, las predicciones a corto plazo (2041-2060) indican que la temperatura media anual aumentará entre 2.3 y 2.7 °C y la precipitación anual disminuirá entre un 5.1 % y un 7.2 %, mientras las predicciones a largo plazo (2081-2100) indican que el aumento de temperatura podría superar los 5 °C y la precipitación podría reducirse en más de un 11 % (Gutiérrez *et al*. 2021). Por consiguiente, nuestros resultados sugieren que las parcelas CCS simularon con éxito las condiciones climáticas previstas para mediados de siglo en el sitio de estudio. Estos cambios en temperatura y precipitación podrían ser la causa de la menor humedad del suelo en las parcelas CCS, dado que experimentos previos han demostrado que las cámaras de techo abierto aumentan la evaporación del agua del suelo y las estructuras de exclusión de lluvia reducen la recarga hídrica del mismo, generando así condiciones de escasez de agua para las plantas (Sandoval-Martínez *et al*. 2022, Esparza-Esparza *et al*. 2025).

La pérdida de especies observada en ambos tratamientos climáticos sugiere que la exclusión competitiva o el estrés físico redujeron la diversidad de las comunidades vegetales durante el experimento. La exclusión competitiva se produjo con mayor frecuencia bajo el clima actual que bajo condiciones de mayor aridez. Este patrón estuvo determinado por relaciones negativas entre las variables de biomasa individual (*Tb, Rb* y *Sb*) y *Sf* en más de la mitad de las especies de los grupos de control (7 de 11), lo que respalda la evidencia previa de que una mayor riqueza de la comunidad intensifica la competencia interespecífica (Michalet y Touzard 2010, Soliveres *et al*. 2015, Hargreaves 2024). Por el contrario, solo tres especies mostraron estas relaciones negativas en las parcelas CCS, lo que indica que la pérdida de especies tras la manipulación climática se debió principalmente a la mayor aridez y no a la competencia interespecífica. Estos resultados de las parcelas

CCS concuerdan con las predicciones de que el cambio climático alterará las interacciones planta-planta (Lancaster *et al*. 2017, Mulhouse *et al*. 2017) y provocará la pérdida de especies en ecosistemas desérticos (Sosa *et al*. 2019, González-Zamora y Pérez-Morales 2025).

Las relaciones positivas entre la *NPP* y *Sf* en los controles sugieren que esta función ecosistémica está actualmente regulada por la complementariedad de nicho, y parece que este mecanismo de regulación de *NPP* persistirá a pesar del avance del cambio climático. La naturaleza lineal de estas relaciones indica que la *NPP* aumenta a una tasa constante directamente proporcional a la riqueza de especies. Esto contrasta con otros enfoques teóricos que explican cómo la diversidad de especies influye en el funcionamiento ecosistémico, que asumen que las comunidades contienen taxones redundantes (es decir, dos o más especies que realizan contribuciones similares a una función determinada), generando relaciones asintóticas entre el funcionamiento del ecosistema y la riqueza de la comunidad (Lawton y Brown 1994, Naeem 1998). Estas relaciones asintóticas podrían describirse mediante funciones de potencia o exponenciales, pero en nuestro caso *NPP* aumentó de forma lineal con la riqueza de la comunidad. Esto que sugiere que algunas de especies utilizadas en el experimento ejercen efectos aditivos sobre la *NPP* y, en consecuencia, la pérdida de cualquiera de ellas podría reducir esta función ecosistémica.

Se han demostrado efectos aditivos de la riqueza de especies vegetales sobre *NPP* en una amplia variedad de ecosistemas (Chapin *et al*. 1998, Hooper *et al*. 2005, Van Ruijven y Berendse 2005, Flombaum y Sala 2008), lo que podría explicar por qué esta función ecosistémica disminuyó en comunidades expuestas a condiciones de cambio climático. En general, las especies de las parcelas CCS alcanzaron valores *Tb* más bajos que las de los controles, lo que atenuó la relación *NPP-S* en condiciones de mayor aridez. Además, las comunidades de las parcelas CCS experimentaron una mayor pérdida de especies, lo que redujo aún más la acumulación total de biomasa. Estos hallazgos respaldan nuestra primera hipótesis, la cual postula que el

cambio climático reducirá la dependencia de la *NPP* respecto a la riqueza vegetal al afectar el desempeño de las especies, disminuir la riqueza de especies o ambas cosas (Figura 1A). A la fecha, ningún estudio previo había reportado estos efectos negativos del calentamiento y la reducción de precipitaciones sobre la relación *NPP-S* en ecosistemas áridos. Sin embargo, nuestros resultados coinciden con predicciones generales que señalan que el funcionamiento de los ecosistemas se verá mermado por el cambio climático futuro debido a la pérdida de biodiversidad y a la reducción del desempeño de las especies (Cardinale *et al*. 2012, Hooper *et al*. 2012, Hong *et al*. 2022, Pereira *et al*. 2024).

Las especies de las parcelas CCS no mostraron la compensación esperada ante la sequía, la cual implicaba asignar biomasa al crecimiento radicular a expensas del desarrollo aéreo para mejorar la captación de agua (Eziz *et al*. 2017). Todas las especies redujeron su biomasa radicular y aérea (*Rb* y *Sb*, respectivamente) en las parcelas CCS, alcanzando valores *Tb* inferiores a los de individuos coespecíficos en los controles. En consecuencia, la *NPP* de las comunidades desarrolladas bajo condiciones de mayor aridez también fue menor. Esto nos lleva a rechazar nuestra segunda hipótesis, que proponía que los efectos negativos del cambio climático sobre *NPP* podrían mitigarse si las disminuciones en *Pa* se compensaran con aumentos en *Pb* (Figura 1B). Cabe señalar que, en ecosistemas áridos, la compensación entre el desarrollo radicular y el aéreo ocurre con mayor frecuencia en especies leñosas que en herbáceas, principalmente porque estas últimas dependen casi totalmente de las precipitaciones de verano que se acumulan en la superficie del suelo (Gibbens y Lenz 2001, Kirschner *et al*. 2021). De hecho, estudios recientes sugieren que temperaturas más elevadas y menores precipitaciones pueden perjudicar tanto el del tallo como de las raíces en especies herbáceas de ecosistemas áridos, y estos efectos negativos se intensifican bajo condiciones del cambio climático debido a la reducción en la asimilación de carbono (Li *et al*. 2021, Guasconi *et al*. 2023). Nuestros resultados respaldan esta evidencia y sugieren que, si las temperaturas en el Desierto

Chihuahuense aumentan entre 1.5 y 1.7 °C, mientras las precipitaciones disminuyen un 7-8% en las próximas décadas, las plantas herbáceas nativas reducirán su productividad tanto aérea como subterránea, lo que a su vez disminuirá la *NPP* de esas comunidades.

Las interacciones de facilitación entre plantas herbáceas parecen poco probables bajo el clima actual, ya que ninguna especie de los controles aumentó sus valores de *Tb, Rb* o *Sb* a medida que aumentaba la riqueza de la comunidad. En cambio, como se ha mencionado anteriormente, la competencia interespecífica parece ser más común bajo estas condiciones climáticas. Estos hallazgos no respaldan plenamente el marco teórico de la complementariedad de nichos, dado que este mecanismo regulador de la productividad asume que las especies poseen nichos bien diferenciados y, por tanto, la competencia interespecífica debería reducirse (Naeem *et al*. 2002, Cardinale *et al*. 2007). Por consiguiente, las relaciones positivas entre *NPP* y la riqueza de especies observadas bajo el clima actual podrían estar impulsadas por especies que aparentemente no compiten con otras (Hooper 1998, Yachi y Loreau 2007). Este patrón se observó en *Salvia tiliifolia, Sanvitalia procumbens, Sphaeralcea angustifolia* y *Verbesina encelioides*, cuyos valores de *Tb, Rb* y *Sb* no se relacionaron con la riqueza de la comunidad y, por lo tanto, sus contribuciones a la productividad de la comunidad podrían estar compensando las menores contribuciones de las especies competidoras. No obstante, las interacciones competitivas no son el principal factor que determina la composición de comunidades vegetales en ecosistemas áridos (Maestre *et al*. 2009, Al-Namazi *et al*. 2017) y su intensidad podría no ser suficiente para contrarrestar totalmente los efectos aditivos de las especies sobre *NPP*. Esto suele ocurrir cuando los nichos de las especies no se solapan completamente, compitiendo solamente por un conjunto limitado de recursos mientras se complementan en el uso de otros (Godoy *et al*. 2020). Estos procesos podrían explicar por qué *NPP* aumentó con la riqueza de la comunidad bajo el clima actual, conciliando así la teoría de la complementariedad de nichos con la competencia interespecífica. Los rasgos

funcionales de las especies también podrían explicar estas relaciones positivas entre *NPP* y la riqueza de especies. Las especies herbáceas pueden presentar una amplia gama de estrategias de captura de recursos, desde adquisitivas (plantas de crecimiento rápido que priorizan la captación acelerada de recursos) hasta conservadoras (plantas de crecimiento lento que priorizan la conservación de recursos), y estas estrategias contrastantes pueden fomentar la complementariedad de nicho y reducir la competencia, permitiendo la coexistencia de especies (Reich 2014, Díaz *et al*. 2016). Esta diversidad de estrategias se ha observado en comunidades de plantas anuales de zonas áridas (Kurze *et al*. 2021, Gresse *et al*. 2026), pero nuestro experimento no se diseñó para evaluar estos efectos específicos. Se requieren más investigaciones para determinar el grado de solapamiento de nicho entre las especies herbáceas del Desierto Chihuahuense y cómo esto puede influir en sus interacciones competitivas.

A diferencia de la fuerte competencia interespecífica sugerida bajo el clima actual, una mayor aridez podría atenuar estas interacciones negativas. Esto está respaldado por las especies de los controles cuyos valores de *Tb, Rb* y *Sb* mostraron una relación negativa con la riqueza de la comunidad, pero que pasaron a relaciones neutras en las parcelas CCS (ej., *Bouteloua curtipendula, Chloris virgata* y *Eriophyllum confertiflorum*). Además de reducir la competencia, una mayor aridez también fomentaría la facilitación, ya que algunas especies de los controles que inicialmente mostraron relaciones neutras o negativas entre sus variables de biomasa y la riqueza, pasaron a presentar relaciones positivas en las parcelas CCS (ej., *Salvia tiliifolia, Sanvitalia procumbens* y *Xanthisma gracile*). Estos hallazgos concuerdan con la hipótesis del gradiente de estrés, donde bajo estrés ambiental severo las plantas priorizan la asignación de recursos a la supervivencia antes que a la competencia y, en consecuencia, la intensidad de las interacciones competitivas disminuye a medida las condiciones ambientales son más adversas (Bertness y Callaway 1994, Lortie y Callaway 2006). Esta hipótesis también plantea que la importancia de la facilitación aumenta con la severidad

ambiental, dado que la supervivencia de una mayor proporción de especies depende de la mitigación del estrés por parte de plantas vecinas (Callaway *et al*. 2002, Armas *et al*. 2011). Por tanto, nuestros resultados sugieren que el avance del cambio climático podría constituir un gradiente temporal de estrés para las plantas, en el cual el aumento de la aridez reduciría la intensidad de la competencia y aumentaría la importancia de la facilitación. En conjunto, estos resultados respaldan parcialmente nuestra tercera hipótesis, la cual propone que la facilitación contribuye a preservar la complementariedad de nicho como mecanismo regulador de *NPP* bajo condiciones de cambio climático (Figura 1C). No obstante, la relación *PPN-S* fue más débil en parcelas CCS que en los controles, sugiriendo que estas interacciones positivas podrían no ser suficientes para compensar los impactos negativos de una mayor aridez sobre la productividad de la comunidad vegetal.

Este estudio sugiere que la complementariedad de nicho es el principal mecanismo que regula la productividad primaria neta (*NPP*) en comunidades de plantas herbáceas del Desierto Chihuahuense y, aunque algunas especies podrían estar compitiendo entre ellas, nuestros resultados indican que ejercen efectos aditivos sobre esta función ecosistémica. Es probable que estas relaciones positivas *NPP-S* persistan a pesar del avance del cambio climático, aunque podrían atenuarse en comparación con las observadas bajo el clima actual debido a la pérdida de especies y a una menor productividad de las plantas sobrevivientes. Además, aunque una mayor aridez podría reducir la competencia y aumentar la facilitación en estas comunidades, estos cambios en interacciones interespecíficas no compensarían totalmente los efectos negativos del cambio climático sobre *NPP*. Cabe señalar, que dichas interacciones podrían haberse visto condicionadas por el espacio reducido en el que se establecieron las comunidades (bolsas de vivero). Por consiguiente, es probable que la intensidad de las interacciones interespecíficas no sea completamente comparable a la que se produce en comunidades vegetales establecidas de forma natural.

CAPÍTULO II: DIVERSIDAD DE ESPECIES HERBACEAS, INVASIONES BIOLÓGICAS Y FUNCIONAMIENTO ECOSISTÉMICO

Introducción

El intercambio continuo de materia y energía entre las comunidades bióticas y los componentes físicos de un hábitat generan el funcionamiento ecosistémico, donde el resultado de subconjuntos específicos de procesos biofísicos son las funciones ecosistémicas (Chapin *et al*. 2011). Comúnmente, el funcionamiento ecosistémico está positivamente relacionado con la riqueza de especies (número de especies), lo que se ha explicado mediante la complementariedad de nicho. Este marco teórico propone que la diferenciación de nicho conlleva a la partición de recursos entre especies, optimizando el flujo de materia y energía e incrementando el funcionamiento ecosistémico (Hooper *et al*. 2005, Cardinale *et al*. 2007, Godoy *et al*. 2020).

La producción primaria de biomasa (*PBP*) de los ensambles de plantas es una medida aproximada del funcionamiento ecosistémico porque involucra los ciclos de carbono, agua y nutrientes (Clark *et al*. 2001, Chapin 2003, Barnes *et al*. 2018). Diversos estudios señalan que la *PBP* es regulada por la complementariedad de nicho, donde una mayor riqueza de especies (*S*) incrementa la generación y el almacenamiento de biomasa en la vegetación (Spehn *et al*. 2005, Fargione *et al*. 2007, Badano y Marquet 2008, Cardinale *et al*. 2011, Zuppinger-Dingley *et al*. 2014, Huang *et al*. 2018). Por lo tanto, *PBP* es una variable sensible a cambios en la diversidad de las comunidades de plantas, así como del desempeño de las especies (Díaz *et al*. 2006, Tilman *et al*. 2012, Hong *et al*. 2022).

Las invasiones biológicas que resultan del transporte de organismos vivos por las actividades humanas a través de barreras biogeográficas constituyen uno de los principales factores del cambio global. Esto se debe a que, una vez establecidas, estas especies exóticas pueden afectar la

diversidad de las comunidades nativas en las regiones receptoras y alterar el funcionamiento de los ecosistemas (Vitousek *et al*. 1997, Feng *et al*. 2022, Haubrock *et al*. 2026). Aunque se han estudiado ampliamente los rasgos funcionales que permiten a estas especies volverse invasoras (Alpert *et al*. 2000, Hierro *et al*. 2005, Lamarque *et al*. 2011, Richardson y Pyšek 2012, Hui *et al*. 2016), aún no está claro cómo pueden alteran las relaciones entre el funcionamiento del ecosistema y la diversidad de especies. Por ejemplo, las plantas exóticas pueden encontrar oportunidades de nicho al llegar a nuevas comunidades si exhiben un solapamiento de nicho mínimo con las especies residentes y acceden a recursos subutilizados localmente (Shea y Chesson 2002, MacDougall *et al*. 2009, Vilà *et al*. 2011). En estas comunidades vegetales mixtas (compuestas tanto por especies nativas como exóticas), se puede proponer que las plantas invasoras actúan como adiciones funcionales, potenciando las relaciones *PBP-S* en comparación con las observadas en comunidades compuestas únicamente por nativas (Figura 2.1A). No obstante, pueden surgir escenarios alternativos cuando las especies nativas y exóticas ocupan nichos superpuestos y compiten por recursos limitantes.

La producción de biomasa de las plantas nativas puede disminuir al competir con especies exóticas que exhiben una mayor eficiencia en el uso de recursos –ej., cuando producen más biomasa por unidad de recurso consumido que las nativas (Levine *et al*. 2003, Funk y Vitousek 2007). Esto ocurre porque estas invasoras monopolizan el uso de recursos críticos, perjudicando así el desempeño de las plantas nativas (Gioria y Osborne 2014, Ens *et al*. 2015, Cadotte *et al*. 2018). Bajo este escenario, las invasoras podrían tener efectos netos neutros sobre *PBP* si su acumulación de biomasa compensa completamente el déficit en el desempeño de las nativas con que compiten y, en consecuencia, las relaciones *PBP-S* en comunidades vegetales mixtas deberían asemejarse a las de comunidades compuestas únicamente por nativas (Figura 2.1B). Por el contrario, si exóticas altamente competitivas no logran compensar la pérdida de biomasa nativa, las relaciones *PBP-S* en

comunidades mixtas deberían caer por debajo de las observadas en comunidades compuestas solamente por nativas (Figura 2.1C).

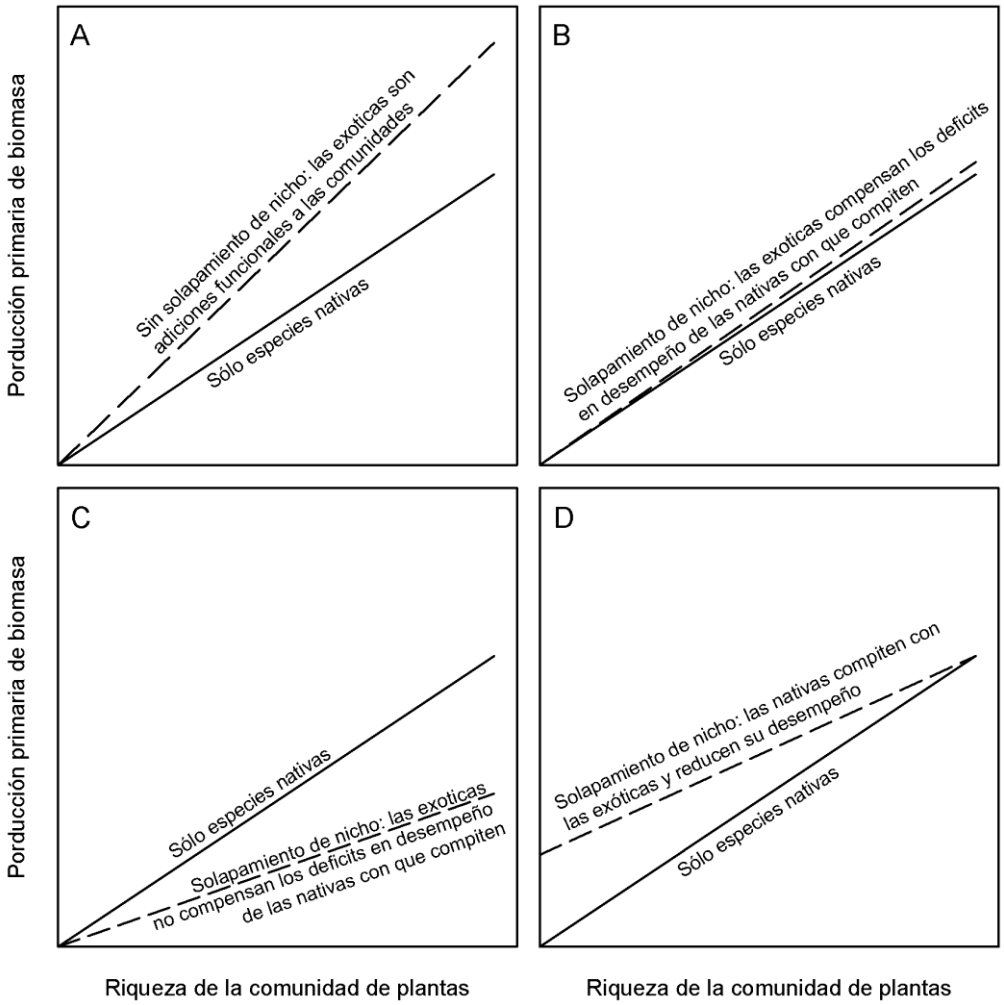


Figura 2.1. Relaciones hipotéticas entre la producción de biomasa vegetal (*PBP*) y la riqueza de especies (*S*) dirigidas por complementariedad de nicho en ausencia y presencia de especies exóticas (líneas continuas y discontinuas, respectivamente). La primera hipótesis (panel A) asume que las exóticas son adiciones funcionales a las comunidades debido a que sus nichos ecológicos no se solapan con los de las nativas; por lo tanto, desplazan la relación *PBP-S* hacia arriba, en comparación con la observada en comunidades compuestas únicamente por nativas. La segunda y tercera hipótesis (paneles B y C) asumen un solapamiento de nicho entre exóticas y nativas, en el cual las exóticas ejercen fuertes efectos competitivos sobre las nativas y reducen su desempeño. Las predicciones divergentes de estas dos hipótesis dependen de si las exóticas compensan la pérdida de biomasa nativa. Si las exóticas producen suficiente biomasa para contrarrestar este déficit de rendimiento, la relación *PBP-S* debería aproximarse a la observada en las comunidades compuestas únicamente por nativas (panel B). Por el contrario, si las exóticas no logran compensar este déficit, la relación *PBP-S* debería caer por debajo de la observada en las comunidades de solo nativas (panel C). La cuarta hipótesis (panel D) asume que las oportunidades de nicho para las exóticas disminuyen, o que aumenta su probabilidad de encontrar competidores fuertes, a mayor riqueza de la comunidad; por lo tanto, las contribuciones de las exóticas a la *PBP* disminuyen a medida que *S* aumenta, haciendo que la relación *PBP-S* converja con la observada en las comunidades de solo nativas.

Un alto solapamiento de nicho entre plantas exóticas y nativas también puede limitar el desempeño de las invasoras (Fridley *et al*. 2007). De acuerdo con la hipótesis de la resistencia biótica, planteada inicialmente por Elton (1958), la disponibilidad de recursos no explotados disminuye a medida que aumenta la diversidad de la comunidad, reduciendo así las oportunidades de nicho para las invasoras (Levine y D'Antonio 1999, Kennedy *et al*. 2002). La resistencia biótica se puede incrementar aún más debido a efectos de muestreo, donde la probabilidad de que las invasoras encuentren competidores nativos fuertes aumenta con la riqueza de la comunidad (Wardle 2001, Fargione *et al*. 2003). Siguiendo este marco teórico, las plantas exóticas podrían realizar contribuciones sustanciales a la *PBP* en comunidades pobres en especies, pero contribuciones mínimas en aquellas altamente diversas. En consecuencia, las relaciones *PBP-S* en comunidades vegetales mixtas deberían converger con las de las comunidades compuestas únicamente por nativas a medida que aumenta la riqueza (Figura 2.1D).

Un aspecto crítico de estas hipótesis es que el resultado de la competencia entre especies nativas y exóticas depende de los recursos específicos por los cuales compiten. Por ejemplo, cuando la luz es limitante, los efectos negativos de la competencia deberían ser más pronunciados en la productividad aérea que en la subterránea, mientras que lo contrario debería ocurrir cuando la competencia está determinada por los recursos del suelo (Cahill 2002, Kiær *et al*. 2013). Por lo tanto, evaluar de manera integral cómo las plantas invasoras alteran la *PBP* requiere ir más allá de la biomasa total de la comunidad para analizar las consecuencias aéreas y subterráneas de estas interacciones interespecíficas.

En este estudio, pusimos a prueba esas hipótesis con un experimento de campo con plantas herbáceas nativas y exóticas del Desierto Chihuahuense. Nos centramos en las plantas herbáceas porque su rápido crecimiento en respuesta a plantas vecinas permite realizar evaluaciones rápidas de las interacciones entre especies y de las relaciones *PBP-S* (Tilman 1997, Hooper y Vitousek 1997, Loreau y Hector 2001). Además,

seleccionamos este sistema de estudio debido a que las zonas áridas cubren más del 40% de la superficie terrestre del planeta y enfrentan cambios críticos en la composición de su vegetación y el funcionamiento de sus ecosistemas a causa de las invasiones biológicas (Yu *et al*. 2016, Garbowski *et al*. 2021, Ravi *et al*. 2022). En el Desierto Chihuahuense, las plantas exóticas más extendidas son gramíneas africanas y europeas introducidas para pastoreo de ganado, varias de las cuales han escapado del cultivo e invadido comunidades nativas (Williams y Baruch 2000, Wied *et al*. 2020, Siller-Clavel *et al*. 2022). Ensamblamos comunidades experimentales a lo largo de un gradiente de riqueza con proporciones variables de especies nativas y exóticas y, dado que la mayoría de las especies son anuales, las comunidades se cultivaron en el campo durante una sola temporada de lluvias. Posteriormente, medimos la *PBP* total, así como la producción de biomasa aérea y subterránea, para evaluar cómo las especies exóticas alteraron las relaciones *PBP-S* entre comunidades compuestas únicamente por nativas, únicamente por exóticas y mixtas. Adicionalmente, determinamos cómo la riqueza de especies nativas puede influir en el rendimiento de las invasoras y viceversa.

Materiales y métodos

Sitio experimental

El sitio experimental se ubicó dentro de un campo agrícola abandonado de 2 hectáreas en el extremo sur del Desierto de Chihuahuense, en el Estado de San Luis Potosí, México central (22° 13’ 41’’ N, 100° 51’ 35’’ O). El clima local es templado-árido (temperatura media anual de 17.8 °C; precipitación media anual de 355 mm) con lluvias predominantemente estivales (Medina-García *et al*. 2005). El suelo es calcáreo, somero (10–15 cm de profundidad) y pobre en materia orgánica (Martínez-Montoya 2019). La vegetación en los ecosistemas vecinos consiste en matorral xérico secundario compuesto por arbustos dispersos de gobernadora (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae) y cactáceas (principalmente *Opuntia* spp.), aunque varias plantas herbáceas

nativas y exóticas crecen en los espacios entre arbusto durante la temporada de lluvias (Kemp 1983, Jurado-Guerra *et al*. 2021).

Diseño experimental

Para ensamblar nuestras comunidades experimentales, entre octubre y noviembre de 2022 recolectamos semillas maduras de plantas herbáceas en de tres ecosistemas que rodean el sitio experimental. Identificamos 15 especies coexistentes que estaban produciendo semillas en estos lugares, de las cuales 11 son nativas del Desierto Chihuahuense y 4 son invasoras exóticas. Las especies nativas pertenecen a las familias Asteraceae (*Bidens pilosa, Eriophyllum confertiflorum, Sanvitalia procumbens, Verbesina encelioides* y *Xanthisma gracile*), Poaceae (*Bothriochloa laguroides, Bouteloua curtipendula, Bouteloua gracilis* y *Chloris virgata*), Lamiaceae (*Salvia tiliifolia*) y Malvaceae (*Sphaeralcea angustifolia*). Todas las plantas invasoras identificadas pertenecen a la familia Poaceae y son nativas de África (*Cenchrus ciliaris, Chloris gayana* y *Eragrostis curvula*) y Europa (*Setaria verticillata*). Las semillas se recolectaron de al menos 10 individuos diferentes por especie en cada sitio y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente (18–20 °C) hasta el montado del experimento.

En junio de 2023, justo antes de la temporada de lluvias, ensamblamos lotes de semillas con diferentes niveles de *S*. Estos lotes consistieron únicamente de plantas nativas (*S* = 1, 2, 4, 6, 8 especies), plantas exóticas (*S* = 1, 2, 4 especies) y mezclas que combinaban ambos grupos en diferentes proporciones de riqueza de nativas a exóticas ($S_{\text{(nativas: exóticas)}}$ = 1:1, 1:2, 1:4, 2:1, 2:2, 2:4, 4:1, 4:2, 4:4, 6:1, 6:2, 6:4, 8:1, 8:2, 8:4). Todos los lotes de semillas se ensamblaron seleccionando especies al azar de sus respectivos conjuntos sin reemplazo (Apéndice B). Dentro de este diseño experimental, los monocultivos (*S* = 1) se replicaron una vez por especie (11 monocultivos para nativas; 4 monocultivos para exóticas). Además, el monocultivo de cada especie nativa se emparejó con los diferentes niveles de *S* de exóticas ($S_{(nativas:exoticas)}$ = 1:1, 1:2, 1:4). Esto dio como resultado 33 combinaciones

únicas de especies nativas individuales y niveles de riqueza de exóticas (11 especies nativas x 3 niveles de riqueza de exóticas). Todas las demás combinaciones de riqueza de nativas a exóticas se replicaron diez veces cada una.

Debido a que las tasas de germinación eran desconocidas para la mayoría de las especies, utilizamos altas densidades de siembra para asegurar su establecimiento exitoso dentro de las comunidades experimentales. Los lotes de semillas compuestos exclusivamente por plantas nativas o exóticas contenían 48 semillas cada uno, distribuidas equitativamente entre las especies (ej., S =1 con 48 semillas, S =2 con 24 semillas por cada especie, S = 4 con 12 semillas por cada especie, y así sucesivamente). Las mezclas de especies contenían 48 semillas nativas y 48 semillas exóticas (96 semillas en total), también distribuidas equitativamente entre las especies de cada grupo. De esta manera, la densidad de semillas nativas actuó como la línea base a la cual se añadieron las semillas exóticas, simulando su introducción en las comunidades vegetales locales.

Tras el ensamblaje de los lotes de semillas, se recolectó suelo superficial (5 cm superiores) en el sitio de estudio y se tamizó a través de una malla de 1 mm para eliminar rocas, detritos y semillas. Este sustrato se utilizó para llenar 228 bolsas de vivero de tela biodegradable (15 cm de diámetro, 10 cm de profundidad). Los lotes de semillas se sembraron en estas bolsas y se trasladaron a un invernadero, donde se regaron diariamente para facilitar la germinación. Esta fase de invernadero se implementó debido a que las precipitaciones infrecuentes e impredecibles en los ecosistemas áridos a menudo dificultan el establecimiento de las plantas (Chesson *et al*. 2004, Prado-Tarango *et al*. 2019). Después de 10 días en el invernadero, los conteos de plántulas en todas las bolsas de vivero reflejaron las densidades de siembra iniciales, lo que indicó un alto éxito de germinación. Estas comunidades vegetales de 10 días de edad se trasplantaron al campo el 3 de julio de 2023. El trasplante se llevó a cabo en una cuadrícula rectangular de 15 x 16 puntos espaciados regularmente 2.5 m entre sí (240 puntos en total). Las

comunidades vegetales se asignaron al azar a estos puntos (12 puntos permanecieron vacíos) y se marcaron con banderas que indicaban la composición de especies de los lotes de semillas iniciales.

Variables de respuesta y análisis estadísticos

Las comunidades vegetales se cultivaron en el campo durante 14 semanas y se cosecharon justo antes del inicio de la estación seca. La cosecha se realizó excavando cuidadosamente alrededor de cada unidad experimental para evitar daños en las raíces. Esto también confirmó que las bolsas de vivero se habían degradado completamente sin restringir la expansión radicular. Las comunidades se llevaron al laboratorio y se enjuagaron con agua para eliminar los residuos de suelo. Las plantas de cada comunidad se clasificaron por especie y se separaron su parte aérea (brotes) y subterránea (raíces). Los órganos de las plantas se colocaron en sobres de papel (etiquetados con el nombre de la especie y la comunidad de origen) y se secaron a 60 °C en una estufa de aire forzado hasta que su biomasa (peso seco) se mantuvo constante. La biomasa aérea y subterránea de cada especie dentro de cada comunidad se determinó mediante una balanza analítica (Cubis, Sartorius; precisión = 0,01 mg), y la *PBP* de cada comunidad se calculó sumando los valores de biomasa de las especies que la componían. Estos datos también se utilizaron para calcular la biomasa aérea y subterránea de las comunidades (*ABP* y *BBP*, respectivamente).

Al momento de la cosecha, observamos que varias comunidades habían perdido algunas especies nativas y/o exóticas durante el experimento. En consecuencia, los niveles finales de riqueza de especies (*S*) y las proporciones entre nativas y exóticas difirieron de las sembradas originalmente. Para determinar si estas pérdidas de especies comprometían la integridad del experimento, utilizamos regresiones lineales simples para evaluar si los niveles finales de *S* de cada tipo de comunidad (solo nativas, solo exóticas y mixtas) estaban relacionados con sus niveles iniciales de *S*. En el caso de las comunidades mixtas, las regresiones para las especies nativas

y exóticas se realizaron por separado. Los niveles finales de *S* de todos los tipos de comunidades se relacionaron positivamente con sus niveles iniciales de *S* (Figura 2.2), lo que indica que la mayoría de las comunidades mantuvieron su riqueza y composición originales. Por lo tanto, los niveles finales de *S* se utilizaron como variables predictoras en los análisis descritos a continuación.

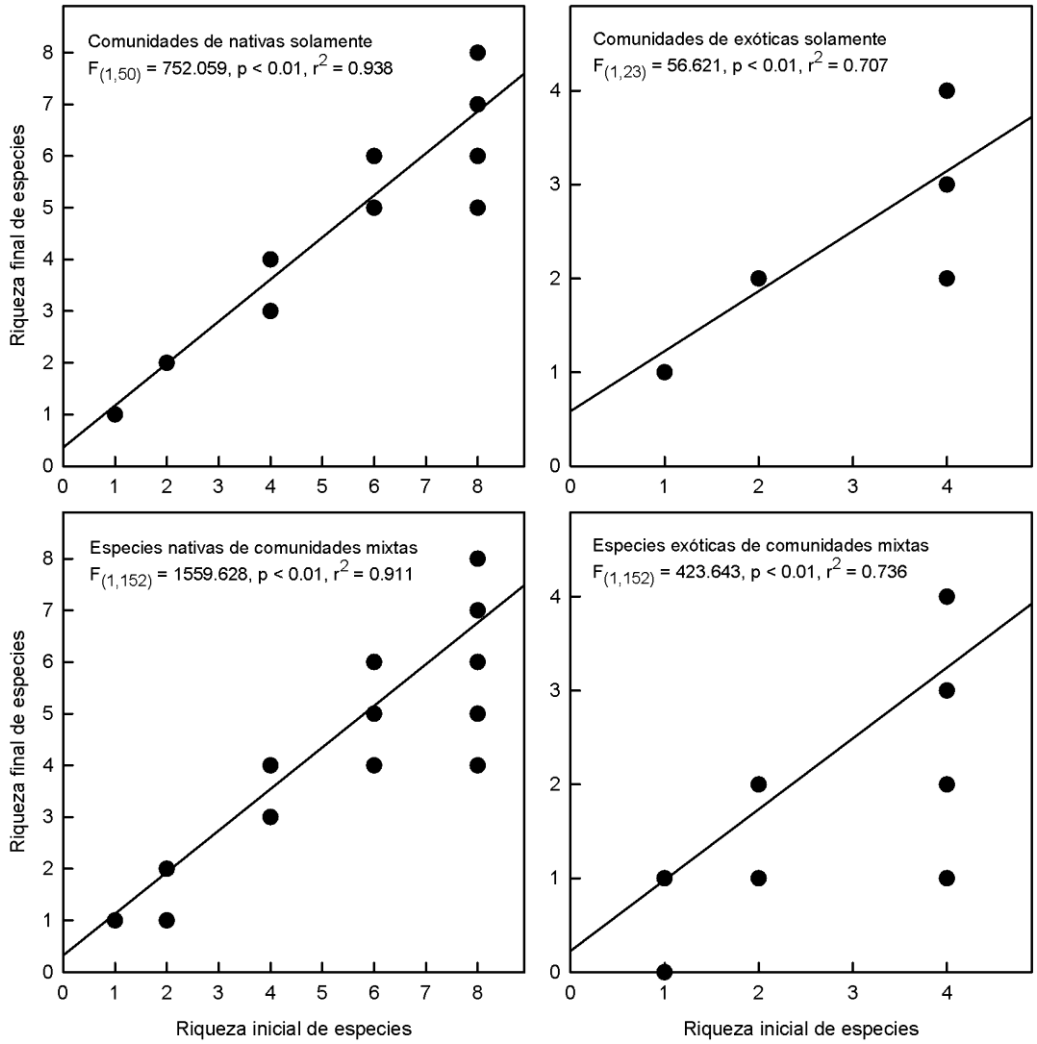


Figura 2.2. Relaciones lineales entre la riqueza de especies nativas y exóticas que las comunidades conservaron al final del experimento y sus respectivos valores iniciales de riqueza. La figura muestra los estadísticos de regresión para los diferentes grupos de especies dentro de cada tipo de comunidad (solo nativas, solo exóticas y mezclas de nativas y exóticas).

Se utilizaron regresiones lineales múltiples con variables categóricas para evaluar los efectos de *S* sobre las variables de biomasa de la comunidad

y para comparar estas relaciones entre los tipos de comunidades. En estos análisis, *PBP, ABP* y *BBP* se analizaron por separado como variables de respuesta continuas, mientras que la *S* final fue la variable predictora continua y el tipo de comunidad fue la variable predictora categórica con tres niveles (solo nativas, solo exóticas y mixtas). Los modelos de regresión incluyeron todos los términos de interacción entre las variables predictoras. Se utilizaron pruebas *t*-Student para muestras independientes para comparar las ordenadas y las pendientes estimadas para las funciones de regresión entre los tipos de comunidad, aplicando correcciones de Bonferroni a los niveles de significancia para ajustar por comparaciones múltiples (Zar 2010).

Para evaluar los efectos recíprocos entre especies nativas y exóticas, utilizamos regresiones lineales múltiples en las que los valores finales de riqueza, tanto de nativas como de exóticas, se incluyeron como variables predictoras continuas. Para evaluar los efectos de las exóticas sobre las nativas, se utilizaron como variables de respuesta la biomasa total, aérea y subterránea producida por las plantas nativas en comunidades mixtas y solamente compuestas por nativas. En estos análisis, la biomasa nativa debería aumentar con la riqueza de especies nativas si opera la complementariedad de nicho, pero la acumulación de biomasa nativa debería verse limitada por el aumento en la riqueza de exóticas si estos grupos compiten. Posteriormente se realizaron análisis análogos con las mismas expectativas teóricas para evaluar los efectos de las nativas sobre las exóticas, utilizando como variables de respuesta la biomasa total, aérea y subterránea producida por las plantas exóticas en comunidades mixtas y solamente compuestas por exóticas.

Resultados

Efectos de la riqueza de especies sobre la biomasa de la comunidad

Las regresiones lineales múltiples con variables categóricas indicaron que las variables de biomasa aumentaron linealmente con la riqueza final de especies en todos los tipos de comunidad (*PBP*: $F_{(5,222)} = 211.979$, $p < 0.001$,

R^2 = 0.823; *ABP*: $F_{(5,222)}$ = 179.525, p < 0.001, R^2 = 0.797; *BBP*: $F_{(5,222)}$ = 276.533, p < 0.001, R^2 = 0.859; Figura 2.3). No obstante, dentro de cada uno de estos análisis de regresión, las intercepciones y las pendientes de las funciones difirieron entre tipos de comunidad.

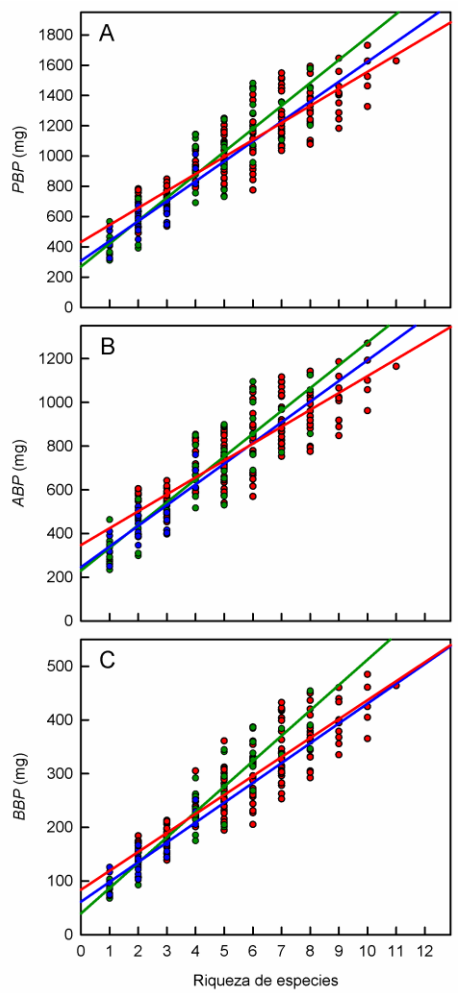


Figura 2.3. Relaciones lineales simples entre las variables de biomasa y la riqueza de especies (S) en comunidades vegetales compuestas solo por especies nativas (símbolos y líneas verdes), solo por especies exóticas (símbolos y líneas azules) y mezclas que contienen ambos grupos de especies (símbolos y líneas rojas). Estas relaciones se presentan para la producción total de biomasa vegetal (*PBP*; panel A), la producción de biomasa aérea (*ABP*; panel B) y la producción de biomasa subterránea (*BBP*; panel C). Los parámetros de regresión (ordenadas y pendientes) estimados para las relaciones de cada tipo de comunidad se proporcionan en la Tabla 1.

No se encontraron diferencias entre las intercepciones de las funciones de regresión para las relaciones *PBP-S* estimadas para las comunidades de solo nativas y de solo exóticas, pero la pendiente de regresión de las comunidades de solo nativas fue más pronunciada que la de las comunidades

de solo exóticas (Figura 2.3A; Tabla 2.1). Además, las relaciones *PBP-S* de estas dos comunidades de un solo grupo de especies presentaron intercepciones menores y pendientes más pronunciadas que las estimadas para las comunidades mixtas (Figura 2.3A; Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Parámetros de regresión (intercepciones y pendientes ± 95% IC) estimados para las relaciones entre las variables de biomasa (producción de biomasa primaria = *PBP*; productividad aérea = *ABP*; productividad subterránea = *BBP*) y la riqueza de especies en los distintos tipos de comunidad (solo especies nativas, solo especies exóticas y mezclas que contienen ambos grupos). Cada parámetro de regresión se comparó entre los tipos de comunidad mediante pruebas de *t*-Student. En la tabla, diferentes letras indican diferencias significativas entre los tipos de comunidad (α crítico corregido por Bonferroni = 0.02).

Variable de biomasa	Tipo de comunidad	Ordenada	Pendiente
PBP	**Solo nativas**	270.037 ± 41.985 [a]	151.689 ± 5.776 [a]
	Solo exóticas	307.600 ± 55.186 [a]	131.556 ± 6.055 [b]
	Comunidades mixtas	432.574 ± 32.296 [b]	112.411 ± 4.312 [c]
ABP	**Solo nativas**	230.403 ± 32.687 [a]	104.389 ± 4.519 [a]
	Solo exóticas	246.168 ± 42.409 [a]	94.632 ± 5.949 [a]
	Comunidades mixtas	347.543 ± 23.981 [b]	77.284 ± 3.944 [b]
BBP	**Solo nativas**	39.634 ± 10.083 [a]	47.299 ± 2.319 [a]
	Solo exóticas	61.432 ± 11.533 [ab]	36.923 ± 3.408 [b]
	Comunidades mixtas	83.658 ± 9.068 [b]	35.346 ± 1.491 [b]

Ni las ordenadas ni las pendientes difirieron significativamente entre las relaciones *ABP-S* estimadas para las comunidades de solo nativas y de solo exóticas (Figura 2.3B; Tabla 2.1). Sin embargo, las relaciones *ABP-S* de ambas comunidades de un solo grupo de especies tuvieron ordenadas menores y pendientes más pronunciadas que las estimadas para las comunidades mixtas (Figura 2.3B; Tabla 2.1).

No se encontraron diferencias entre las ordenadas estimadas para las relaciones *BBP-S* en comunidades de solo nativas y de solo exóticas, pero la ordenada estimada para comunidades mixtas fue mayor que la estimada para las comunidades de solo nativas (Figura 2.3C; Tabla 2.1). La pendiente estimada para la relación *BBP-S* de las comunidades de solo nativas fue más pronunciada que la estimada para las comunidades de solo exóticas y mixtas, mientras que no se encontraron diferencias significativas entre las pendientes de estos dos últimos tipos de comunidad (Fig. 2.3C; Tabla 2.11).

Interacciones recíprocas entre especies nativas y exóticas

Las regresiones múltiples que evaluaron los efectos de las especies exóticas sobre las nativas indicaron que, aunque la biomasa total de las plantas nativas aumentó con la riqueza de este grupo, un mayor número de exóticas dentro de las comunidades mixtas redujo la acumulación de biomasa nativa ($F_{(3,200)}$ = 440.503, < 0.01, R^2 = 0.867; Figura 2.4A). Estos efectos opuestos de la riqueza de nativas y exóticas fueron consistentes tanto para la producción de biomasa aérea ($F_{(3,200)}$ = 388.246, < 0.01, R^2 = 0.851; Figura 2.4B) como para la biomasa subterránea ($F_{(3,200)}$ = 547.259, < 0.01, R^2 = 0.890; Figura 2.4C).

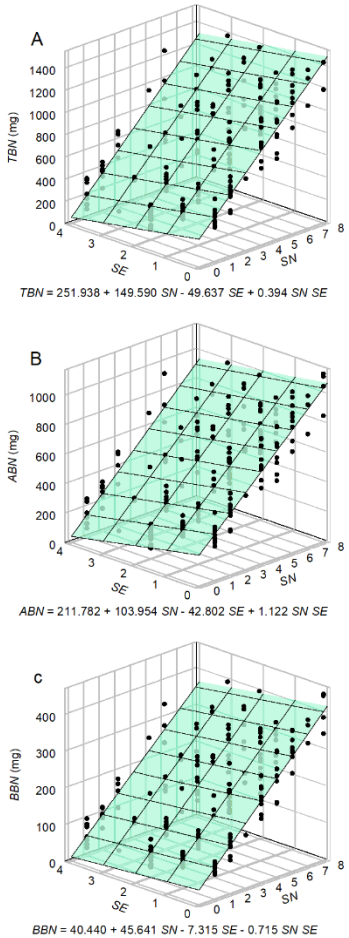


Figura 2.4. Relaciones lineales múltiples entre variables de biomasa de los ensambles de plantas nativas y la riqueza de especies nativas y exóticas (*SN* y *SE*, respectivamente). Estas relaciones se presentan para la producción de biomasa total (*TBN*: panel A), la producción de biomasa aérea (*ABN*; panel B) y la producción de biomasa subterránea (*BBN*; panel C). La función de regresión múltiple que describe cada relación se incluye debajo del panel correspondiente.

La biomasa total de las plantas exóticas también aumentó con su propia riqueza, pero disminuyó con una mayor riqueza de nativas en las comunidades vegetales mixtas ($F_{(5,173)}$ = 248.861, < 0.01, R^2 = 0.809; Figura 2.5A). Se encontraron relaciones similares para la biomasa aérea de las plantas exóticas ($F_{(5,173)}$ = 241.610, < 0.01, R^2 = 0.804; Figura 2.5B) y su biomasa subterránea ($F_{(5,173)}$ = 219.650, < 0.01, R^2 = 0.788; Figura 2.5C).

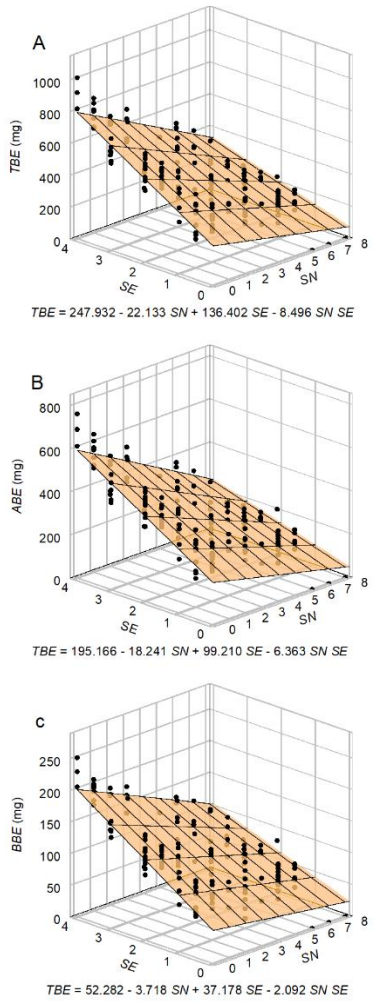


Figura 2.5. Relaciones lineales múltiples entre las variables de biomasa de los ensambles de plantas exóticas y la riqueza de especies nativas y exóticas (*SN* y *SE*, respectivamente). Estas relaciones se presentan para la producción de biomasa total (*TBE*: panel A), la producción de biomasa aérea (*ABE*; panel B) y la producción de biomasa subterránea (*BBE*; panel C). La función de regresión múltiple que describe cada relación se incluye debajo del panel correspondiente.

Discusión

La complementariedad de nicho dirige la acumulación de biomasa en las comunidades de plantas herbáceas del desierto de Chihuahua. Esto quedó

demostrado por las fuertes relaciones positivas entre las métricas de biomasa de las comunidades vegetales experimentales (*PBP, ABP* y *BBP*) y su riqueza de especies (*S*). De hecho, la complementariedad de nicho operó independientemente de si las comunidades estaban compuestas únicamente por especies nativas, únicamente por especies exóticas, o por ambas. Efectos aditivos similares de la riqueza de plantas sobre la acumulación de biomasa han sido ampliamente documentados y atribuidos a la partición de recursos entre especies con nichos ecológicos diferenciados (Tilman 1999, Loreau y Hector 2001, Van Ruijven y Berendse 2005, Grace *et al*. 2007, Cardinale *et al*. 2007). Sin embargo, nuestros resultados indican que la adición de plantas exóticas a ensamblajes de plantas nativas debilita la complementariedad de nicho, con amortiguaciones más fuertes a medida que aumenta el número de exóticas.

La regulación de la producción de biomasa mediante la complementariedad de nicho fue más fuerte en las comunidades compuestas solo por nativas que en las compuestas solo por exóticas. Este patrón se sustenta en la pendiente menos pronunciada de la relación *PBP-S* en las comunidades de solo exóticas. Dado que especies estrechamente emparentadas tienen una mayor probabilidad de compartir nichos superpuestos que las lejanamente emparentadas (Mayfield y Levine 2010, Burns y Strauss 2011), la menor complementariedad de nicho en estas comunidades experimentales puede derivarse de una mayor competencia interespecífica entre especies, las cuales pertenecían a una sola familia taxonómica (Poaceae). En contraste, las comunidades de solo nativas abarcaron cuatro familias taxonómicas (Asteraceae, Poaceae, Lamiaceae y Malvaceae), lo que proporcionó una mayor oportunidad para la diferenciación de nichos y la partición de recursos. De manera consistente con este patrón, las pendientes menos pronunciadas de las relaciones *ABP-S* y *BBP-S* en las comunidades de solo exóticas sugieren que la complementariedad de nicho también desempeñó un papel decreciente en la regulación de la acumulación de biomasa aérea y subterránea. Además, dado que la diferencia en la

pendiente entre los tipos de comunidad fue mucho más pronunciada para las relaciones *BBP-S* que para las *ABP-S*, el debilitamiento de la complementariedad de nicho en las comunidades de solo exóticas parece estar impulsado por la competencia por recursos subterráneos (ej., agua y nutrientes) más que por recursos aéreos (ej., luz).

Las plantas exóticas pueden realizar aportes funcionales importantes cuando se integran en comunidades nativas pobres en especies. Esto quedó demostrado por las ordenadas más altas en las comunidades vegetales mixtas en todas las relaciones de biomasa-riqueza (*PBP-S, ABP-S* y *BBP-S*), en comparación con las comunidades de solo nativas y de solo exóticas. Si bien un solapamiento de nicho reducido entre nativas y exóticas probablemente explica la elevada producción de biomasa en comunidades vegetales pobres en especies (Funk y Vitousek 2007, Vilà *et al*. 2011), nuestros resultados sugieren que existe un umbral de riqueza en el cual la contribución combinada de ambos grupos de especies a la producción de biomasa convergió con la de las comunidades de solo nativas. Este umbral se produjo alrededor de 4 especies, donde las relaciones biomasa-riqueza de las comunidades mixtas y de solo nativas se interceptan, lo que probablemente indica efectos compensatorios decrecientes de las exóticas sobre los déficits funcionales de las nativas o viceversa.

Agregar especies exóticas más allá de ese umbral de riqueza provocó que las relaciones biomasa-riqueza de las comunidades mixtas cayeran por debajo de aquellas de las comunidades de solo nativas. Este cambio en las comunidades vegetales mixtas puede atribuirse al aumento de la competencia interespecífica entre especies nativas y exóticas con nichos superpuestos (Gioria y Osborne 2014, Uricchio *et al*. 2019). Además, las pendientes menos pronunciadas de las relaciones *ABP-S* y *BBP-S* en comunidades mixtas, en comparación con las de solo nativas, sugieren que la reducción en la complementariedad de nicho estuvo impulsada tanto por la competencia subterránea como aérea. Por lo tanto, aunque las relaciones positivas biomasa-riqueza en comunidades mixtas respaldan la premisa de que mayor

diversidad de especies potencia los procesos del ecosistema (Loreau y Hector 2001, Hooper *et al*. 2005, Eisenhauer *et al*. 2016, Godoy *et al*. 2020), nuestros hallazgos indican que las exóticas pueden constituir adiciones funcionalmente redundantes a las comunidades vegetales más allá de un nivel de riqueza dado, ya que es probable que desempeñen funciones que ya cumplen las especies nativas (Díaz y Cabido 2001, Naeem *et al*. 2002, Osler 2002, Kaushik *et al*. 2022).

Los efectos competitivos unidireccionales de las exóticas sobre las nativas no pueden explicar por completo la disminución de biomasa observada más allá del umbral de riqueza de aproximadamente 4 especies. Nuestros análisis de regresión múltiple sugieren que, si bien una mayor riqueza de exóticas intensifica la competencia y reduce la producción de biomasa nativa en comunidades vegetales mixtas, las plantas nativas también ejercen una fuerte presión competitiva aérea y subterránea sobre las exóticas. Aunque estos hallazgos no permiten determinar si los efectos negativos de una mayor riqueza nativa sobre la acumulación de biomasa exótica se debieron a la reducción de oportunidades de nicho (Levine y D'Antonio 1999, Kennedy *et al*. 2002) o a una mayor probabilidad de encontrar competidores fuertes (Wardle 2001, Fargione *et al*. 2003), respaldan la propuesta de que una elevada diversidad de especies puede conferir resistencia biótica contra los pastos invasores en los ensamblajes de plantas herbáceas del Desierto Chihuahuense.

En conclusión, este estudio destaca cómo las plantas exóticas pueden alterar la relación entre la diversidad de especies y el funcionamiento del ecosistema al invadir comunidades nativas. Sin embargo, estos hallazgos deben interpretarse con cautela debido a las limitaciones experimentales. Por ejemplo, el cultivo de comunidades vegetales dentro de una extensión espacial restringida (bolsas de vivero) puede haber forzado interacciones entre especies que finalmente influyeron en las relaciones biomasa-riqueza. Además, el experimento incluyó un subconjunto restringido de especies herbáceas que estaban produciendo semillas el año anterior al estudio (11

nativas y 4 exóticas), mientras que el conjunto más amplio de especies en estos ecosistemas está compuesto por varias otras especies herbáceas, leñosas y suculentas (Jurado-Guerra *et al*. 2021), cuya inclusión en estudios futuros podría revelar relaciones biomasa-riqueza bastante diferentes. Por lo tanto, aunque este estudio contribuye a la comprensión de los efectos teóricos de las invasiones biológicas sobre el funcionamiento del ecosistema, nuestros resultados no capturan completamente los procesos del ecosistema que ocurren en comunidades vegetales establecidas de forma natural.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Nuestros resultados sugieren que dos de los componentes del cambio ambiental global, el cambio climático y las invasiones biológicas, afectan negativamente la relación entre la producción de biomasa y la diversidad de especies de comunidades de plantas herbáceas nativas del Desierto Chihuahuense. Se encontró que la complementariedad de nicho es el mecanismo que regula la producción primaria de biomasa, tanto en condiciones climáticas actuales como en las simuladas a futuro, así como en comunidades vegetales nativas invadidas por plantas exóticas.

También se encontró que una alta diversidad de especies en las comunidades nativas tiene mejores capacidades para hacer frente al cambio climático y a las invasiones biológicas. Sin embargo, aunque estos componentes del cambio ambiental global se analizaron con experimentos independientes, en ecosistemas naturales esos dos factores actúan de manera sinérgica (Feng *et al*. 2022) y esto pudiera cambiar la relación entre la diversidad de especies y el funcionamiento ecosistémico encontradas en este estudio.

Los resultados de esta tesis también apuntan hacia otros mecanismos por los que la relación entre el funcionamiento ecosistémico y la diversidad de especies pudiera mantenerse ante el cambio climático y las invasiones biológicas. Por una parte, aunque el aumento de la aridez esperado para mediados de siglo afectará negativamente la relación entre la riqueza de especies nativas y la producción de biomasa, encontramos que las interacciones de competencia predominantes del clima actual cambian hacia interacciones neutras o incluso positivas en condiciones de mayor aridez. Aunque el cambio en el tipo de interacción no fue suficiente para contrarrestar las perdidas por el estrés físico, encontramos sustento a la hipótesis del gradiente de estrés, lo que indica que las interacciones de competencia pueden relajarse al interior de las comunidades y así aminorar las perdidas en el funcionamiento ecosistémico causadas por el cambio climático. Por otra parte, encontramos que las especies exóticas invasoras también pueden tener

aportes funcionales particularmente cuando la diversidad de los ecosistemas es baja.

Finalmente, es importante destacar que este estudio tiene una aproximación limitada a un conjunto particular de especies que conforman un ecosistema más complejo, por lo que es posible que la respuesta sea distinta en comunidades naturales. Sin embargo, esta aproximación experimental y teórica permite comprender los mecanismos que dirigen el funcionamiento ecosistémico y la relación con la diversidad de especies en ambientes desérticos y, más aún, bajo los efectos de dos de los principales componentes del cambio ambiental global.

BIBLIOGRAFÍA

Al-Namazi, A. A., El-Bana, M. I. and Bonser, S. P. 2017. Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. - Ecol. Evol. 7: 2747–2755.

Alpert, P., Bone, E. and Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. - Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 3: 52–66.

Aragón-Gastélum, J. L., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Badano, E. I., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortíz, J. P. and González-Salvatierra, C. 2014. Induced climate change impairs photosynthetic performance in Echinocactus platyacanthus, an especially protected Mexican cactus species. - Flora 209: 499–503.

Archer, S. R. and Predick, K. I. 2008. Climate change and ecosystems of the southwestern United States. - Rangelands 30: 23–28.

Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S. and Pugnaire, F. I. 2011. A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. - J. Veg. Sci. 22: 818–827.

Aschehoug, E. T., Brooker, R., Atwater, D. Z., Maron, J. L. and Callaway, R. M. 2016. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 47: 263–281.

Badano, E. I. and Marquet, P. A. 2008. Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. - Oecologia 155: 821–829.

Barnes, A. D., Jochum, M., Lefcheck, J. S., Eisenhauer, N., Scherber, C., O'Connor, M. I., de Ruiter, P. and Brose, U. 2018. Energy flux: the link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. - Trends Ecol. Evol. 33: 186–197.

Bertness, M. D. and Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. - Trends Ecol. Evol. 9: 191–193.

Burns, J. H. and Strauss, S. Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 108: 5302–5307.

Cadotte, M. W., Campbell, S. E., Li, S. P., Sodhi, D. S. and Mandrak, N. E. 2018. Preadaptation and naturalization of nonnative species: Darwin's two fundamental insights into species invasion. - Annu. Rev. Plant Biol. 69: 661–684.

Cahill, J. F. 2002. What evidence is necessary in studies which separate root and shoot competition along productivity gradients? - J. Ecol. 90: 201–205.

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D. and Cook, B. J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. - Nature 417: 844–848.

Cantarel, A. A. M., Bloor, J. M. G. and Soussana, J. 2013. Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem (S Güsewell, Ed.). - J. Veg. Sci. 24: 113–126.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. and Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. - Nature 486: 59–67.

Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M. I. and Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. - Am. J. Bot. 98: 572–592.

Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M. and Weis, J. J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. - Proc. Natl. Acad. Sci. 104: 18123–18128.

Cavanaugh, J. E. 1997. Unifying the derivations for the Akaike and corrected Akaike information criteria. - Stat. Probab. Lett. 33: 201–208.

Chapin, F. S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. - Ann. Bot. 91: 455–463.

Chapin, F. S., Matson, P. A. and Vitousek, P. M. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. - Springer.

Chapin, F.S., Sala, O.E., Burke, I.C., Grime, J.P., Hooper, D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Mooney, H.A., Mosier, A.R., Naeem, S., Pacala, S.W., Roy, J., Steffen, W.L., Tilman, D., 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. Bioscience 48, 45–52.

Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A. and Weltzin, J. F. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. - Oecologia 141: 236–253.

Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R. and Ni, J. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. - Ecol. Appl. 11: 356–370.

Cowles, J. M., Wragg, P. D., Wright, A. J., Powers, J. S. and Tilman, D. 2016. Shifting grassland plant community structure drives positive interactive effects of warming and diversity on aboveground net primary productivity. - Glob. Chang. Biol. 22: 741–749.

Craven, D., Isbell, F., Manning, P., Connolly, J., Bruelheide, H., Ebeling, A., Roscher, C., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B., Beierkuhnlein, C., de Luca, E., Griffin, J. N., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Loreau, M., Meyer, S. T., Mori, A. S., Naeem, S., Palmborg, C., Polley, H. W., Reich, P. B., Schmid, B., Siebenkäs, A.,

Seabloom, E., Thakur, M. P., Tilman, D., Vogel, A. and Eisenhauer, N. 2016. Plant diversity effects on grassland productivity are robust to both nutrient enrichment and drought. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 371: 20150277.

De Boeck, H. J., Lemmens, C. M. H. M., Gielen, B., Bossuyt, H., Malchair, S., Carnol, M., Merckx, R., Ceulemans, R. and Nijs, I. 2007. Combined effects of climate warming and plant diversity loss on above- and below-ground grassland productivity. - Environ. Exp. Bot. 60: 95–104.

Díaz, S. and Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. - Trends Ecol. Evol. 16: 646–655.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S. and Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. - PLoS Biol. 4: e277.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet Ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D. and Gorné, L. D. 2016. The global spectrum of plant form and function. - Nature 529: 167–171.

Eisenhauer, N., Barnes, A. D., Cesarz, S., Craven, D., Ferlian, O., Gottschall, F., Hines, J., Sendek, A., Siebert, J., Thakur, M. P. and Türke, M. 2016. Biodiversity–ecosystem function experiments reveal the mechanisms underlying the consequences of biodiversity change in real world ecosystems (M Palmer, Ed.). - J. Veg. Sci. 27: 1061–1070.

Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. - University of Chicago Press.

Ens, E., Hutley, L. B., Rossiter-Rachor, N. A., Douglas, M. M. and Setterfield, S. A. 2015. Resource-use efficiency explains grassy weed invasion in a low-resource savanna in north Australia. - Front. Plant Sci. 6: 150964.

Esparza-Esparza, M. A., Badano, E. I., Flores-Flores, J. L., Alvarado, F., Barragán-Torres, F., Flores, J., Sandoval-Martínez, J. and Siller-Clavel, P. 2025. Development of a Mexican corn landrace, Northern Conical, under temperature and rainfall conditions predicted by the middle of this century: an experimental field approach. - Bot. Sci. 103: 120–138.

Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z. and Fang, J. 2017. Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis. - Ecol. Evol. 7: 11002–11010.

Fargione, J., Brown, C. S. and Tilman, D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 100: 8916–20.

Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J. H. R., Clark, C., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Reich, P. B. and Loreau, M. 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. - Proc. R. Soc. B 274: 871–876.

Feng, Y. L., Du, D. and Van Kleunen, M. 2022. Global change and biological invasions. - J. Plant Ecol. 15: 425–428.

Flombaum, P., Sala, O.E., 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 105, 6087–6090.

Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D. and von Holle, B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. - Ecology 88: 3–17.

Funk, J. L. and Vitousek, P. M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. - Nature 446: 1079–1081.

Garbowski, M., Johnston, D. B., Baker, D. V. and Brown, C. S. 2021. Invasive annual grass interacts with drought to influence plant communities and soil moisture in dryland restoration. - Ecosphere 12: e03417.

García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. - Universidad Nacional Autónoma de México.

Gibbens, R. P. and Lenz, J. M. 2001. Root systems of some Chihuahuan Desert plants. - J. Arid Environ. 49: 221–263.

Gioria, M. and Osborne, B. A. 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. - Front. Plant Sci. 5: 103442.

Godoy, O., Gómez-Aparicio, L., Matías, L., Pérez-Ramos, I. M. and Allan, E. 2020. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. - Nat. Commun. 11: 1–10.

González-Zamora, A. and Pérez-Morales, R. 2025. Loss of biodiversity and effect of climate change on the vascular flora of the Chihuahuan Desert of Mexico. - In: Demolin-Leite, G. L. (ed), Terrestrial biomes: global biome conservation and global warming impacts on ecology and biodiversity. Academic Press, pp. 45–61.

Grace, J. B., Anderson, T. M., Smith, M. D., Seabloom, E., Andelman, S. J., Meche, G., Weiher, E., Allain, L. K., Jutila, H., Sankaran, M., Knops, J., Ritchie, M. and Willig, M. R. 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? - Ecol. Lett. 10: 680–689.

Gresse, J., Götzenberger, L., Lepš, J., Liancourt, P., Seifan, M., Tielbörger, K. and Májeková, M. 2026. Drought resistance drives population temporal stability of annuals in drylands. - J. Ecol. 114: e70257.

Guasconi, D., Manzoni, S. and Hugelius, G. 2023. Climate-dependent responses of root and shoot biomass to drought duration and intensity in grasslands–a meta-analysis. - Sci. Total Environ. 903: 166209.

Guerra-Coss, F. A., Badano, E. I., Cedillo-Rodríguez, I. E., Ramírez-Albores, J. E., Flores, J., Barragán-Torres, F. and Flores-Cano, J. A. 2021. Modelling and validation of the spatial distribution of suitable habitats for the recruitment of invasive plants on climate change scenarios: an approach from the regeneration niche. - Sci. Total Environ. 777: 146007.

Gutiérrez, J. M., Jones, R. G., Narisma, G. T., Alves, L. M., Amjad, M., Gorodetskaya, I. V., Grose, M., Klutse, N. A. B., Krakovska, S., Li, J., Martínez-Castro, D., Mearns, L. O., Mernild, S. H., Ngo-Duc, T., van den Hurk, B. and Yoon, J. H. 2021. Atlas. - In: Masson-Delmotte, V. *et al*. (eds), Climate change 2021: the physical science basis. Cambridge University Press, pp. 1927–2058.

Hargreaves, A. L., 2024. Geographic gradients in species interactions: from latitudinal patterns to ecological mechanisms. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 55: 369–393.

Haubrock, P. J., Everts, T., Abreo, N. A. S., Bojko, J., Deklerck, V., Dickey, J. W. E., Franco, A. C. S., García-Berthou, E., Katsanevakis, S., Kirichenko, N. I., Mammola, S., Nuñez, M. A., Parker, B., Scalera, R., Soto, I., Strubbe, D., Tarkan, A. S., Vilizzi, L., Adriaens, T., Balzani, P., Błońska, D., Briski, E., Brys, R., Burgess, A. L., Byers, J. E., Cano-Barbacil, C., Castaldelli, G., Dick, J. T. A., Dominguez Almela, V., Dimarco, R. D., Florencio, M., Kouba, A., Kourantidou, M., Kurtul, I., Martín-Forés, I., Morissette, O., Olden, J. D., Soares, B. E., Truszkowski, J., Verreycken, H., Kenis, M., Sousa, R. and Britton, J. R. 2026. The impacts of biological invasions. - Biol. Rev. 101: 1255–1310.

Heitman, J. L., Xiao, X., Horton, R. and Sauer, T. J. 2008. Sensible heat measurements indicating depth and magnitude of subsurface soil water evaporation. - Water Resour. Res. 44: 0–05.

Hierro, J. L., Maron, J. L. and Callaway, R. M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. - J. Ecol. 93: 5–15.

Hong, P., Schmid, B., De Laender, F., Eisenhauer, N., Zhang, X., Chen, H., Craven, D., De Boeck, H. J., Hautier, Y., Petchey, O. L., Reich, P. B., Steudel, B., Striebel, M., Thakur, M. P. and Wang, S. 2022. Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. - Ecol. Lett. 25: 555–569.

Hooper, D. U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. - Ecology 79: 704–719.

Hooper, D. U. and Vitousek, P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. - Science (80-.). 277: 1302–1305.

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L. and Connor, M. I. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. - Nat. 2012 486: 105–108.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. - Ecol. Monogr. 75: 3–35.

Huang, Y., Chen, Y., Castro-Izaguirre, N., Baruffol, M., Schmid, B., *et al*. 2018. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. - Science (80-.). 362: 80–83.

Hui, C., Richardson, D. M., Landi, P., Minoarivelo, H. O., Garnas, J. and Roy, H. E. 2016. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. - Biol. Invasions 18: 971–983.

Ji, S. and Unger, P. W. 2001. Soil water accumulation under different precipitation, potential evaporation, and straw mulch conditions. - Soil Sci. Soc. Am. J. 65: 442–448.

Jochum, M., Fischer, M., Isbell, F., Roscher, C., van der Plas, F., Boch, S., Boenisch, G., Buchmann, N., Catford, J. A., Cavender-Bares, J., Ebeling, A., Eisenhauer, N., Gleixner, G., Hölzel, N., Kattge, J., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Lange, M., Le Provost, G., Meyer, S. T., Molina-Venegas, R., Mommer, L., Oelmann, Y., Penone, C., Prati, D., Reich, P. B., Rindisbacher, A., Schäfer, D., Scheu, S., Schmid, B., Tilman, D., Tscharntke, T., Vogel, A., Wagg, C., Weigelt, A., Weisser, W. W., Wilcke, W. and Manning, P. 2020. The results of biodiversity–ecosystem functioning experiments are realistic. - Nat. Ecol. Evol. 4: 1485–1494.

Johnson, K. H., Vogt, K. A., Clark, H. J., Schmitz, O. J. and Vogt, D. J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. - Trends Ecol. Evol. 11: 372–377.

Jurado-Guerra, P., Velázquez-Martínez, M., Sánchez-Gutiérrez, R. A., Álvarez-Holguín, A., Domínguez-Martínez, P. A., Gutiérrez-Luna, R., Garza-Cedillo, R. D., Luna-Luna, M., Chávez-Ruiz, M. G., Jurado-Guerra, P., Velázquez-Martínez, M., Sánchez-Gutiérrez, R. A., Álvarez-Holguín, A., Domínguez-Martínez, P. A., Gutiérrez-Luna, R., Garza-Cedillo, R. D., Luna-Luna, M. and Chávez-Ruiz, M. G. 2021. The grasslands and scrublands of arid and semi-arid zones of Mexico: Current status, challenges and perspectives. - Rev. Mex. ciencias Pecu. 12: 261–285.

Kahmen, A., Perner, J. and Buchmann, N. 2005. Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. - Funct. Ecol. 19: 594–601.

Kaushik, P., Pati, P. K., Khan, M. L. and Khare, P. K. 2022. Plant functional traits best explain invasive species' performance within a dynamic ecosystem - A review. - Trees, For. People 8: 100260.

Kemp, P. R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. - J. Ecol. 71: 427–436.

Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M. H., Tilman, D. and Reich, P. B. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. - Nature 417: 636–638.

Kiær, L. P., Weisbach, A. N. and Weiner, J. 2013. Root and shoot competition: a meta-analysis. - J. Ecol. 101: 1298–1312.

Kirschner, G. K., Xiao, T. T. and Blilou, I. 2021. Rooting in the desert: a developmental overview on desert plants. - Genes (Basel). 12: 709.

Kurze, S., Engelbrecht, B. M. J., Bilton, M. C., Tielbörger, K. and Álvarez-Cansino, L. 2021. Rethinking the plant economics spectrum for annuals: a multi-species study. - Front. Plant Sci. 12: 640862.

Lamarque, L. J., Delzon, S. and Lortie, C. J. 2011. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. - Biol. Invasions 13: 1969–1989.

Lancaster, L. T., Morrison, G. and Fitt, R. N. 2017. Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372: 20160046.

Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1994. Redundancy in ecosystems. - In: Schulze, E. D. and Mooney, H. A. (eds), Biodiversity and Ecosystem Function. Springer, pp. 255–270.

Leps, J., Brown, V. K., Diaz Len, T. A., Gormsen, D., Hedlund, K., Kailova, J., Korthals, G. W., Mortimer, S. R., Rodriguez-Barrueco, C., Roy, J., Regina, I. S., Van Dijk, C. and Van Der Putten, W. H. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. - Oikos 92: 123–134.

Levine, J. M. and D'Antonio, C. M. 1999. Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. - Oikos 87: 15–26.

Levine, J. M., Vilà, M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K. and Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 270: 775–781.

Li, C., Jiang, Y., Wang, Z., Hogan, J. A., Luo, W., Xu, H., Chu, C. and Fang, S. 2022. Biodiversity stabilizes primary productivity through compensatory effects under warming conditions. - J. Veg. Sci. 33: e13124.

Li, L., Zheng, Z., Biederman, J. A., Qian, R., Ran, Q., Zhang, B., Xu, C., Wang, F., Zhou, S., Che, R., Dong, J., Xu, Z., Cui, X., Hao, Y. and Wang, Y. 2021. Drought and heat wave impacts on grassland carbon cycling across hierarchical levels. - Plant Cell Environ. 44: 2402–2413.

Liu, H., Mi, Z., Lin, L., Wang, Y., Zhang, Z., Zhang, F., Wang, H., Liu, L., Zhu, B., Cao, G., Zhao, X., Sanders, N. J., Classen, A. T., Reich, P. B. and He, J.-S. 2018. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. - Proc. Natl. Acad. Sci. 115: 4051–4056.

Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. - Oikos 82: 600–602.

Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. - Oikos 91: 3–17.

Loreau, M. and Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. - Nature 412: 72–76.

Lortie, C. J. 2010. Synthetic analysis of the stress-gradient hypothesis. - In: Pugnaire, F. I. (ed), Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press, pp. 125–147.

Lortie, C. J. and Callaway, R. M. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. - J. Ecol. 94: 7–16.

Ma, Y., Tian, L., Qu, G., Li, R., Wang, W. and Zhao, J. 2022. Precipitation alters the effects of temperature on the ecosystem multifunctionality in Alpine meadows. - Front. Plant Sci. 12: 824296.

MacDougall, A. S., Gilbert, B. and Levine, J. M. 2009. Plant invasions and the niche. - J. Ecol. 97: 609–615.

Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. and Lortie, C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. - J. Ecol. 97: 199–205.

Marion, G. M., Henry, G. H. R., Freckman, D. W., Johnstone, J., Jones, C. G., Jones, M. H., Lévesque, E., Molau, U., Molgaard, P., Parsons, A. N., Svoboda, J. and Virginia, R. A. 1997. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. - Glob. Chang. Biol. 3: 20–32.

Martínez-Montoya, J. F. 2019. Suelos. - In: Cruz-Angón, A. *et al*. (eds), La biodiversidad de San Luis Potosí: estudio de estado, Volumen I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 53–62.

Martínez-Montoya, J. F., Herrero-Isern, J., Aceves-de Alba, J., Palacio-Núñez, J., Ruiz-Vera, V. M. and Olmos-Oropeza, G. 2012. Approximation of the surface of gypseous soils in San Luis Potosí, Mexico. - Cienc. e Investig. Agrar. 39: 545–556.

Mayfield, M. M. and Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. - Ecol. Lett. 13: 1085–1093.

McCluney, K. E., Belnap, J., Collins, S. L., González, A. L., Hagen, E. M., Holland, J. N., Kotler, B. P., Maestre, F. T., Smith, S. D. and Wolf, B. O. 2012. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. - Biol. Rev. 87: 563–582.

McIntosh, M. M., Holechek, J. L., Spiegal, S. A., Cibils, A. F. and Estell, R. E. 2019. Long-term declining trends in Chihuahuan Desert forage production in relation to precipitation and ambient temperature. - Rangel. Ecol. Manag. 72: 976–987.

Medina-García, G., Díaz-Padilla, G., Loredo-Osti, C., Serrano-Altamirano, V. and Cano-García, M. A. 2005. Estadísticas climatológicas básicas del estado de San Luis Potosí (1961-2001). - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.

Michalet, R. and Touzard, B. 2010. Biotic interactions, biodiversity, and community productivity. - In: Pugnaire, F. I. (ed), Positive Plant Interactions and Community Dynamics. CRC Press, pp. 59–78.

Moreno-de las Heras, M., Turnbull, L. and Wainwright, J. 2016. Seed-bank structure and plant-recruitment conditions regulate the dynamics of a grassland-shrubland Chihuahuan ecotone. - Ecology 97: 2303–2318.

Mulhouse, J. M., Hallett, L. M. and Collins, S. L. 2017. The influence of seasonal precipitation and grass competition on 20 years of forb dynamics in northern Chihuahuan Desert grassland. - J. Veg. Sci. 28: 250–259.

Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. - Conserv. Biol. 12: 39–45.

Naeem, S., Knops, J. M. H., Tilman, D., Howe, K. M., Kennedy, T. A. and Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. - Oikos 91: 97–108.

Naeem, S., Loreau, M. and Inchausti, P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. - In: Loreau, M. *et al*. (eds), Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, pp. 3–11.

Osler, G. H. R. 2002. The need for, and use of power analysis in tests of the role of species richness in ecosystem processes. - Oikos 96: 383–385.

Pereira, H. M., Martins, I. S., Rosa, I. M. D., Kim, H. J., Alkemade, R., *et al*. 2024. Global trends and scenarios for terrestrial biodiversity and ecosystem services from 1900 to 2050. - Science 384: 458–465.

Prado-Tarango, D., Mata-González, R., Melgoza-Castillo, A., Elias, S. G. and Santellano-Estrada, E. 2019. Simulated rainfall sequences affect germination and biomass allocation of Chihuahuan desert native plants. - Arid L. Res. Manag. 33: 22–36.

Ravi, S., Law, D. J., Caplan, J. S., Barron-Gafford, G. A., Dontsova, K. M., Espeleta, J. F., Villegas, J. C., Okin, G. S., Breshears, D. D. and Huxman, T. E. 2022. Biological invasions and climate change amplify each other's effects on dryland degradation. - Glob. Chang. Biol. 28: 285–295.

Reich, P. B. 2014. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: a traits manifesto. - J. Ecol. 102: 275–301.

Richardson, D. M. and Pyšek, P. 2012. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. - New Phytol. 196: 383–396.

Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S. E., Donges, J. F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., von Bloh, W., Feulner, G., Fiedler, S., Gerten, D., Gleeson, T., Hofmann, M., Huiskamp, W., Kummu, M., Mohan, C., Nogués-Bravo, D., Petri, S., Porkka, M., Rahmstorf, S., Schaphoff, S., Thonicke, K., Tobian, A., Virkki, V., Wang-Erlandsson, L., Weber, L. and Rockström, J. 2023. Earth beyond six of nine planetary boundaries. - Sci. Adv. 9: eadh2458.

Rojas-Botero, S., Teixeira, L. H., Prucker, P., Kloska, V., Kollmann, J. and Le Stradic, S. 2023. Root traits of grasslands rapidly respond to climate change, while community biomass mainly depends on functional composition. - Funct. Ecol. 37: 1841–1855.

Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. - Acta Cient. Potosina 5: 5–291.

Sandoval-Martínez, J., Flores-Cano, J. A. and Badano, E. I. 2022. Recruitment of pioneer trees with physically dormant seeds under climate change: the case of Vachellia pennatula (Fabaceae) in semiarid environments of Mexico. - J. Plant Res. 135: 453–463.

Schnabel, F., Liu, X., Kunz, M., Barry, K. E., Bongers, F. J., Bruelheide, H., Fichtner, A., Härdtle, W., Li, S., Pfaff, C. T., Schmid, B., Schwarz, J. A., Tang, Z., Yang, B., Bauhus, J., Von Oheimb, G., Ma, K. and Wirth, C. 2021. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. - Sci. Adv. 7: eabk1643.

Shea, K. and Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. - Trends Ecol. Evol. 17: 170–176.

Siller-Clavel, P., Badano, E. I., Villarreal-Guerrero, F., Prieto-Amparán, J. A., Pinedo-Alvarez, A., Corrales-Lerma, R., Álvarez-Holguín, A. and Hernández-Quiroz, N. S. 2022. Distribution patterns of invasive buffelgrass (Cenchrus ciliaris) in Mexico estimated with climate niche models under the current and future climate. - Plants 11: 1160.

Soliveres, S., Maestre, F. T., Ulrich, W., Manning, P., Boch, S., Bowker, M. A., Prati, D., Delgado-Baquerizo, M., Quero, J. L., Schöning, I., Gallardo, A., Weisser, W., Müller, J., Socher, S. A., García-Gómez, M., Ochoa, V., Schulze, E. D., Fischer, M. and Allan, E. 2015. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. - Ecol. Lett. 18: 790–798.

Sosa, V., Loera, I., Angulo, D. F., Vásquez-Cruz, M. and Gándara, E. 2019. Climate change and conservation in a warm North American desert: effect in shrubby plants. - PeerJ 2019: e6572.

Spehn, E. M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Koricheva, J., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Palmborg, C., Pereira, J. S., Pfisterer, A. B., Prinz, A.,

Read, D. J., Schulze, E. D., Siamantziouras, A. S. D., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S. and Lawton, J. H. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. - Ecol. Monogr. 75: 37–63.

Tilman, D. 1997. Mechanisms of plant competition. - In: Crawley, M. J. (ed), Plant Ecology. 2nd ed.n. Blackwell, pp. 239–261.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. - Ecology 80: 1455–1474.

Tilman, D., Isbell, F. and Cowles, J. M. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45: 471–493.

Tilman, D., Reich, P. B. and Isbell, F. 2012. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. - Proc. Natl. Acad. Sci. 109: 10394–10397.

Uricchio, L. H., Daws, S. C., Spear, E. R. and Mordecai, E. A. 2019. Priority effects and nonhierarchical competition shape species composition in a complex grassland community. - Am. Nat. 193: 213–226.

Van Ruijven, J. and Berendse, F. 2005. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 102: 695–700.

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y. and Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. - Ecol. Lett. 14: 702–708.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. and Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. - Science (80-.). 277: 494–499.

Wardle, D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility - Evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? - Oikos 95: 161–170.

Wied, J. P., Perotto-Baldivieso, H. L., Conkey, A. A. T., Brennan, L. A. and Mata, J. M. 2020. Invasive grasses in South Texas rangelands: historical perspectives and future directions. - Invasive Plant Sci. Manag. 13: 41–58.

Williams, D. G. and Baruch, Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. - Biol. Invasions 2: 123–140.

Yachi, S. and Loreau, M. 2007. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. - Ecol. Lett. 10: 54–62.

Yahdjian, L. and Sala, O. E. 2002. A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. - Oecologia 133: 95–101.

Yu, K., Okin, G. S., Ravi, S. and D'Odorico, P. 2016. Potential of grass invasions in desert shrublands to create novel ecosystem states under variable climate. - Ecohydrology 9: 1496–1506.

Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. - Prentice Hall.

Zuppinger-Dingley, D., Schmid, B., Petermann, J. S., Yadav, V., De Deyn, G. B. and Flynn, D. F. B. 2014. Selection for niche differentiation in plant communities – Nature 515: 108–111.

Apéndice A

La siguiente tabla muestra la composición de especies de las comunidades vegetales ensambladas al azar con diferentes niveles de riqueza (*S*) utilizadas en el experimento de campo del Capítulo 1. Se desarrollaron las mismas combinaciones de especies bajo el clima actual y bajo condiciones de cambio climático simulado.

Riqueza	Especie 01	Especie 02	Especie 03	Especie 04	Especie 05	Especie 06	Especie 07	Especie 08
S = 1	*Bouteloua curtipendula*							
S = 1	*Bouteloua gracilis*							
S = 1	*Sphaeralcea angustifolia*							
S = 1	*Xanthisma gracile*							
S = 1	*Salvia tiliifolia*							
S = 1	*Sanvitalia procumbens*							
S = 1	*Chloris virgata*							
S = 1	*Eriophyllum confertiflorum*							
S = 1	*Bidens pilosa*							
S = 1	*Verbesina encelioides*							
S = 1	*Bothriochloa laguroides*							
S = 2	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*						
S = 2	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*						
S = 2	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*						
S = 2	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua gracilis*						
S = 2	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*						
S = 2	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*						
S = 2	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*						
S = 2	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua curtipendula*						
S = 2	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*						
S = 2	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*						
S = 4	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Verbesina encelioides*				
S = 4	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*				
S = 4	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*				
S = 4	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*				
S = 4	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*				
S = 4	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sphaeralcea angustifolia*				
S = 4	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*	*Salvia tiliifolia*				
S = 4	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*				
S = 4	*Bothriochloa laguroides*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*				
S = 4	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*				
S = 6	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Bidens pilosa*		
S = 6	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*		
S = 6	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*		
S = 6	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*		
S = 6	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*		
S = 6	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*		
S = 6	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*		
S = 6	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*		
S = 6	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*		
S = 6	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*		
S = 8	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*
S = 8	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*
S = 8	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*
S = 8	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*

Continúa→

Riqueza	Especie 01	Especie 02	Especie 03	Especie 04	Especie 05	Especie 06	Especie 07	Especie 08
S = 8	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*
S = 8	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*
S = 8	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*
S = 8	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*
S = 8	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*
S = 8	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*

Apéndice B

La siguiente tabla muestra la composición de las comunidades vegetales ensambladas al azar que varían en riqueza de especies y en sus proporciones de nativas:exóticas. La tabla indica las especies de cada grupo incluidas en cada comunidad, abarcando desde monocultivos de una sola especie hasta comunidades mixtas compuestas por ocho nativas y cuatro exóticas.

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Nativas	*Bouteloua curtipendula*											
Nativas	*Bouteloua gracilis*											
Nativas	*Sphaeralcea angustifolia*											
Nativas	*Xanthisma gracile*											
Nativas	*Salvia tiliifolia*											
Nativas	*Sanvitalia procumbens*											
Nativas	*Chloris virgata*											
Nativas	*Eriophyllum confertiflorum*											
Nativas	*Bidens pilosa*											
Nativas	*Verbesina encelioides*											
Nativas	*Bothriochloa laguroides*											
Nativas	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*										
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*										
Nativas	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*										
Nativas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua gracilis*										
Nativas	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*										
Nativas	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*										
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*										
Nativas	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua curtipendula*										

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Nativas	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*										
Nativas	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*										
Nativas	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Verbesina encelioides*								
Nativas	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*								
Nativas	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*								
Nativas	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*								
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*								
Nativas	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sphaeralcea angustifolia*								
Nativas	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*	*Salvia tiliifolia*								
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*								
Nativas	*Bothriochloa laguroides*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*								
Nativas	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*								
Nativas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Bidens pilosa*						
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*						
Nativas	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*						
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*						
Nativas	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*						
Nativas	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*						
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*						
Nativas	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*						
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*						
Nativas	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*						
Nativas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*				
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*				
Nativas	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*				

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Nativas	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*				
Nativas	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*				
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*				
Nativas	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*				
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*				
Nativas	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*				
Nativas	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*				
Exóticas									*Setaria verticillata*			
Exóticas									*Cenchrus ciliaris*			
Exóticas									*Eragrostis curvula*			
Exóticas									*Chloris gayana*			
Exóticas									*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Exóticas									*Chloris gayana*	*Setaria verticillata*		
Exóticas									*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*		
Exóticas									*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Exóticas									*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*		
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Chloris gayana*		
Exóticas									*Chloris gayana*	*Cenchrus ciliaris*		
Exóticas									*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*		
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Exóticas									*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*								*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Bidens pilosa*								*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*								*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*								*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*								*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Xanthisma gracile*								*Chloris gayana*			
Mixtas	*Salvia tiliifolia*								*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*								*Chloris gayana*			
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*								*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Chloris virgata*								*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*								*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*								*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*								*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Chloris virgata*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*								*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bouteloua gracilis*								*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Salvia tiliifolia*								*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*								*Chloris gayana*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*								*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*		

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Bidens pilosa*								*Setaria verticillata*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*								*Setaria verticillata*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*								*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Salvia tiliifolia*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Chloris virgata*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua gracilis*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Verbesina encelioides*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*								*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*							*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*							*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*							*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*							*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*							*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*							*Chloris gayana*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*							*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*							*Chloris gayana*			
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*							*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*							*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*							*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*		

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*							*Cenchrus ciliaris*	*4*		
Mixtas	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*							*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*							*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*							*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*							*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*							*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Eriophyllum confertiflorum*							*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Sanvitalia procumbens*							*Chloris gayana*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Verbesina encelioides*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*							*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*					*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*					*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*					*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*	*Xanthisma gracile*					*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*					*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*	*Bidens pilosa*					*Chloris gayana*			

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*					*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*					*Chloris gayana*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Bothriochloa laguroides*					*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*					*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*					*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Sanvitalia procumbens*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*					*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Verbesina encelioides*					*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*					*Chloris gayana*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*					*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Salvia tiliifolia*					*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*					*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*					*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua gracilis*	*Bidens pilosa*	*Eriophyllum confertiflorum*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*					*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*			*Eragrostis curvula*			

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*			*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Bidens pilosa*			*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Xanthisma gracile*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*			*Chloris gayana*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*			*Chloris gayana*			
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*			*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Xanthisma gracile*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*			*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*			*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*			*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*			*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Bothriochloa laguroides*			*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Xanthisma gracile*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*			*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Chloris gayana*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Eragrostis curvula*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Sphaeralcea angustifolia*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*	*Eriophyllum confertiflorum*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*	*Bouteloua gracilis*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*			*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua gracilis*	*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bothriochloa laguroides*	*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*	*Setaria verticillata*			
Mixtas	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris gayana*			
Mixtas	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Verbesina encelioides*	*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris gayana*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*	*Verbesina encelioides*	*Xanthisma gracile*	*Cenchrus ciliaris*			
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Eragrostis curvula*			
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Chloris virgata*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*	*Bouteloua curtipendula*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Bouteloua curtipendula*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Xanthisma gracile*	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Bothriochloa laguroides*	*Cenchrus ciliaris*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Salvia tiliifolia*	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Cenchrus ciliaris*	*Setaria verticillata*		
Mixtas	*Bothriochloa laguroides*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Setaria verticillata*	*Eragrostis curvula*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*	*Setaria verticillata*	*Cenchrus ciliaris*		
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua gracilis*	*Chloris virgata*	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*	*Eragrostis curvula*	*Chloris gayana*		
Mixtas	*Xanthisma gracile*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Salvia tiliifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*

Continúa→

Tipo de comunidad	Nativa 01	Nativa 02	Nativa 03	Nativa 04	Nativa 05	Nativa 06	Nativa 07	Nativa 08	Exotica 01	Exotica 02	Exotica 03	Exotica 04
Mixtas	*Eriophyllum confertiflorum*	*Chloris virgata*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Sanvitalia procumbens*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Xanthisma gracile*	*Bothriochloa laguroides*	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua gracilis*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Verbesina encelioides*	*Bouteloua gracilis*	*Bothriochloa laguroides*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*	*Salvia tiliifolia*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Verbesina encelioides*	*Bothriochloa laguroides*	*Bouteloua gracilis*	*Sanvitalia procumbens*	*Chloris virgata*	*Xanthisma gracile*	*Bouteloua curtipendula*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Salvia tiliifolia*	*Bidens pilosa*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Chloris virgata*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Bidens pilosa*	*Bouteloua gracilis*	*Xanthisma gracile*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sanvitalia procumbens*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Salvia tiliifolia*	*Sphaeralcea angustifolia*	*Chloris virgata*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*
Mixtas	*Sphaeralcea angustifolia*	*Sanvitalia procumbens*	*Verbesina encelioides*	*Salvia tiliifolia*	*Bothriochloa laguroides*	*Eriophyllum confertiflorum*	*Bouteloua curtipendula*	*Bidens pilosa*	*Cenchrus ciliaris*	*Chloris gayana*	*Eragrostis curvula*	*Setaria verticillata*