



Universidad
Rey Juan Carlos

SEMEJANZA FUNCIONAL Y ASOCIACIÓN ESPACIAL EN UN MATORRAL GIPSÓFILO

Pedro Manuel Rodríguez Santos

TFG, Curso 4º, Grado de Biología.

TUTOR: Marcelino de la Cruz Rot.

ÍNDICE

1. Resumen	2
2. Introducción	3
3. Métodos	4
4. Resultados	8
5. Discusión	12
6. Conclusiones	13
7. Bibliografía	13

1. RESUMEN

Comprender la relación entre la asociación espacial de especies y la respuesta funcional de las especies a las condiciones ambientales del sitio y a las interacciones bióticas, es importante para conocer los procesos que determinan la estructuración de una comunidad. Se tienen en cuenta procesos como la competencia, que puede producir una segregación espacial de especies con disimilitud de rasgos; y el filtrado ambiental, que puede producir una agregación espacial de especies con similitud de rasgos. Además, la influencia de estos procesos varía con la escala. Sin embargo, en una comunidad de matorral mediterráneo, como la de este estudio, el mecanismo principal es la facilitación, donde existe convergencia funcional de los rasgos que promueven la coexistencia entre especies. Evaluamos estas premisas en un matorral enano mediterráneo cuantificando el grado de asociación espacial en dos escalas diferentes (0,25 m y 2 m), y evaluando su relación con el grado de disimilitud funcional entre especies a partir cinco rasgos importantes como el área foliar específica, el contenido de materia seca de la hoja, espesor foliar, masa de la semilla y la altura máxima. Nuestra hipótesis es que el filtrado ambiental sea el factor más significativo en el ensamblaje de esta comunidad y que las especies coexistentes presenten similitud entre sus rasgos.

Los resultados muestran que las especies de esta comunidad tienden a agregarse como respuesta a las condiciones ambientales, aunque también una importante proporción de especies se segregan por diferentes preferencias ambientales; y que la relación entre el grado de asociación espacial de especies y el grado de disimilitud de rasgos se correlacionan significativamente y negativamente en ambas escalas. Debido a la influencia del filtrado ambiental en el ensamblaje de esta comunidad, y sugiere la presencia de procesos facilitativos.

Este TFG demuestra que el estudio sobre la relación entre las distribuciones de los rasgos funcionales y la asociación espacial entre especies a diferentes escalas es importante para obtener información valiosa sobre los procesos que determinan la estructura espacial de una comunidad vegetal.

2. INTRODUCCIÓN

Una de las ideas dominantes en la ecología de comunidades actual es que los rasgos funcionales de las especies regulan tanto la respuesta a las condiciones ambientales locales como las interacciones entre individuos vecinos en una comunidad (*Kraft et al. 2014, Lasky et al. 2014, Burns & Strauss, 2011; Cadotte et al., 2019; Cadotte & Tucker, 2017; Cavender-Bares et al., 2009; Kraft & Ackerly, 2010*). También es ampliamente aceptada la idea de que los procesos ecológicos dejan su señal en la estructura espacial de poblaciones y comunidades vegetales (*Seabloom et al. 2005, McIntire y Fajardo 2009, Biswas et al. 2016*). Por lo tanto, el estudio de las posibles relaciones entre la estructura funcional y las asociaciones espaciales entre especies puede ayudar a comprender los procesos que determinan el ensamblaje de especies en la comunidad (*Bartlett et al. 2015, Velázquez et al. 2015, He and Biswas 2019, Wong et al. 2021, Yin et al. 2021*).

Por ejemplo, se asume que las condiciones ambientales de una localidad ejercen una especie de filtro que selecciona aquellas especies que poseen determinados rasgos, provocando la agregación espacial de especies con rasgos semejantes, mientras que la competencia provoca la segregación espacial de especies con rasgos diferentes (*Southwood 1977, Weiher et al. 1998, Cavender-Bares y Wilczek, 2003, Kluge & Kessler 2011, Lasky et al. 2013 He & Biswas, 2019*). Por un lado, se generan agregaciones espaciales a escala de parche ambiental (*HilleRisLambers et al. 2012, Biswas et al. 2016, He and Biswas 2019, Pescador et al. 2020*), por otro lado, la teoría de la "limitación de la similitud" (*limiting similarity*) sugiere lo opuesto, es decir, que a causa de la competencia, las especies coexistentes presentarán rasgos diferentes en el uso de los recursos o, lo que es lo mismo, divergencia funcional (*MacArthur y Levins 1967, Weither y Keddy 1995, Wilson y Stubbs 2012*), produciéndose una segregación espacial de los rasgos a escala de vecindad (*HilleRisLambers et al. 2012, Biswas et al. 2016, He and Biswas 2019*). Es importante tener en cuenta que la trascendencia del filtrado ambiental y la competencia en la estructura de una comunidad vegetal suele variar según la escala espacial (*Wiens 1989, Gotzenberger et al. 2012, Bartlett et al. 2015, Zhang et al. 2018*), por lo que es necesario considerar este aspecto en el estudio del ensamblaje de las comunidades (*Wiegand et al. 2007 y 2012, Wang et al. 2010*). Por ejemplo, la influencia de las interacciones bióticas varía desde algunas decenas de metros en bosques tropicales (*Wiegand et al. 2007, Espinosa et al. 2016*) hasta unos pocos metros o centímetros para comunidades de matorral mediterráneo (*Escudero et al. 2005, de la Cruz et al. 2008, Chacón et al. 2016b*). En una comunidad de matorral mediterráneo camefítico (como la de este

estudio), las interacciones planta a planta ocurren dentro de un rango entre 0 y 1 m (*Escudero et al. 2005, de La Cruz et al. 2008, Chacón et al. 2016a, Chacón et al. 2016b*).

Por otro lado, en este tipo de comunidades existen evidencias de que las especies influyen fuertemente de manera individual a su estructura funcional, y el mecanismo principal es la partición de los recursos mediante la facilitación indirecta, y no por mecanismos competitivos (*Chacón et al. 2016b*). En este tipo de comunidades, a escala fina, existen también evidencias de convergencia funcional de los rasgos asociados a la longevidad y aumentan la tolerancia o resistencia de las especies ante las limitaciones abióticas presentes en este ambiente (*de la Riva et al. 2016*), por lo que las interacciones bióticas impulsan la coexistencia entre las especies (*Law et al. 2009, Chacón et al. 2016b*).

Pero la facilitación puede involucrar también a especies funcionalmente distintas (divergencia de los rasgos) (*Callaway 2007*), evitando que las especies coexistentes sean muy similares, y aumentando así la diversidad funcional de la comunidad (*Schöb et al. 2012*).

El resultado de estas interacciones puede cambiar a través de la ontogenia (*Espinosa et al. 2016, He and Biswas 2019*), y los patrones espaciales generados por procesos como la limitación de dispersión y el reclutamiento (*Legendre et al. 2009, Tilman et al. 2004*) pueden interferir en los patrones creados por procesos bióticos y del entorno (*Espinosa et al. 2016, Pescador et al. 2020*). A medida que la limitación de dispersión es más fuerte, puede disminuir la influencia de las interacciones bióticas sobre el ensamblaje de la comunidad (*Hubbell 2006*), y puede producirse una aleatorización en el patrón de especies (*Chacón et al. 2016a*), ocasionando una falta de similitud o diferencia entre los rasgos (*Hubbell 2005, Wiegand et al. 2012*), por lo que se predice que cambiara la estructura de rasgos de la comunidad a un estado neutro a medida que la escala es mayor.

En este Trabajo Fin de Grado examinamos la relación entre la semejanza funcional y la asociación espacial en una comunidad de matorral mediterráneo enano (*Pescador et al. 2020*). Los objetivos específicos de este trabajo son: 1) cuantificar la asociación espacial entre especies del matorral y 2) estimar la relación entre las asociaciones espaciales de especies y la disimilitud de rasgos en dos escalas espaciales diferentes, una escala fina y otra escala mayor, para poder valorar su influencia sobre la estructura de la comunidad. Se espera que las asociaciones espaciales positivas predominen en ambas escalas, y que las especies que coexistan espacialmente muestren similitud de rasgos funcionales.

3. MÉTODOS

. Sitio de Estudio.

Los datos utilizados en este estudio son de los datos recogidos para el trabajo de *Pescador et al. 2020*, se obtuvieron en un matorral mediterráneo enano cerca de la localidad de Los Santos de la Humosa, 50 km al este de Madrid, España. El sitio de estudio se encuentra en un paisaje mediterráneo bien conservado, con parches de bosques de *Quercus faginea* y *Q. ilex* subsp. *ballota*. El clima que se considera en esta región es el Mediterráneo Continental Semiárido, con inviernos muy fríos y húmedos, y veranos calurosos y muy secos. Las temperaturas medias mensuales varían desde los 5,6°C hasta los 25,2°C, mientras que la precipitación media anual es de 385 mm (Estación Meteorológica de Torrejón de Ardoz). Los suelos de la zona de estudio, desarrollados sobre margas de yesos y calizas, se clasifican como típicos Entisoles (*Xerorthents*) (*Pescador et al. 2020*).

La comunidad vegetal estudiada se caracteriza por presentar un alto número de especies con diversas estrategias funcionales, con individuos que se distribuyen con algo de suelo desnudo entre ellos. Se estableció una parcela de 8,5m × 8,5m en una ladera de escasa pendiente (18°) con orientación norte (40°29'50.26" N, 3°15'58.26" W ETRS89; 818 m a.s.l.).

El área de mapeo y muestreo se eligió para garantizar muestrear un gran número de individuos y diversidad taxonómica. Se identificaron, cartografiaron y midieron in situ todos los individuos perennes (más de 8000 plantas) a nivel de especie (47 especies en total) y se estimaron las coordenadas espaciales en proyección UTM 30N – ETRS89 utilizando un GPS con precisión subcéntrica y colocándolo en el punto de raíz o en el centroide de las plantas.

Para los análisis de este trabajo sólo empleamos las especies que presentaron más de 50 individuos, ya que con menos ejemplares los análisis de patrones de puntos pueden verse sesgados a causa de la estocasticidad (*Velázquez et al. 2015*). Se trata, por lo tanto, de 19 especies con más de 50 individuos.

. Medición de rasgos funcionales.

Siguiendo la metodología habitual en este tipo de estudios (*Chacón et al. 2016a, He and Biswas et al. 2019*) se han considerado cinco rasgos funcionales: área foliar específica (*SLA*), contenido de materia seca de la hoja (*LDMC*), espesor foliar (*LT*), masa de la semilla (*seed mass*), y altura máxima (*h*) de cada especie. Se siguió el método de medición de los rasgos de *Chacón et al. 2016a*, y los datos de medición se pueden ver en la *Tabla S2* del material complementario de *Chacón et al. 2016a*.

El área foliar específica (*SLA*) es la relación entre el área de un lado de una hoja fresca y su masa seca en el horno, y es importante en el análisis del crecimiento de la planta, ya que se relaciona positivamente con la tasa de crecimiento relativo, con la tasa fotosintética y la longevidad de la hoja

(Pérez-Harguindeguy et al. 2013). El contenido de materia seca de la hoja (*LDMC*) es la masa seca al horno (mg) de una hoja dividida por su masa fresca saturada en agua (g). *LDMC* depende de *SLA* y *LT*, y se relaciona con la tasa de crecimiento, con el contenido de agua en la hoja, la inflamabilidad (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), con las propiedades físicas de la hoja, la descomposición de la hojarasca, la resistencia a peligros físicos y con la dureza (Cornelissen et al. 2003; Hodgson et al. 2011). Para estos dos rasgos (*SLA*, *LDMC*), se pesaron 2 hojas frescas totalmente expandidas por cada individuo de un total de 10 individuos por especies (20 hojas por especie en total). Posteriormente, las hojas se secaron en horno a 60°C durante 72 horas y se midió la masa seca. Para el espesor foliar (*LT*) se midió el grosor de estas mismas hojas usando un medidor de grosor de cuadrante (Mitutoyo, Aurora, IL, EE.UU.). *LT* es un rasgo determinante en la resistencia física de las hojas, y se relaciona con la dureza de la hoja, con el tipo de ambiente presente (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), con la adquisición de recursos, y a veces correlacionado con *SLA* y *LDMC* (Vile et al. 2005). También se va a considerar la altura máxima (*h*), que es la altura máxima registrada en la parcela para cada especie, y para ello se midió la distancia desde el suelo hasta los tejidos fotosintéticos más altos. Este rasgo está asociado a la supervivencia de la planta, a su valor competitivo, a su longevidad promedio (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) y a su tolerancia al estrés (Cornelissen et al. 2003). Finalmente se mide la masa de la semilla (μg , *seed mass*), relacionado con la reproducción y con la producción de propágulos frente a los recursos (Cornelissen et al. 2003), y que influye en las estrategias de establecimiento, colonización, de competencia y de respuesta a la variación ambiental de las especies (Combes et al. 2002). Se recolectaron semillas de 10 individuos por especies, se almacenaron en bolsas de papel dentro de frascos sellados con gel de sílice, y se pesaron individualmente. Para todas las mediciones de peso se utilizó una microbalanza (incertidumbre de peso $\pm 1 \mu\text{g}$; Mettler Toledo MX5, Columbus, OH, USA).

. Cuantificación de la disimilitud de rasgos.

Para cada rasgo se calculó la distancia funcional entre cada par de especies (Td_{ij}), usando la distancia euclídea. Se calculó también la distancia multivariada entre cada par de especies teniendo en cuenta todos los rasgos multivariados (cinco rasgos conjuntamente) mediante la distancia de Gower (Gower 1971).

. Test de asociación espacial de especies.

Para conocer el número de asociaciones positivas, negativas o neutras entre las especies de la comunidad (342 pares de especies; i.e. C_{19}^2), hemos empleado dos herramientas diferentes: la función de correlación de par cruzada $g_{ij}(r)$, y la función *K-cruzada inhomogénea* $K_{ij}(r)$.

La función cruzada de correlación de par $g_{ij}(r)$ se define como la densidad de puntos en un radio r alrededor de una ubicación x y dividida por el cuadrado de la densidad de puntos promedio en el área (Diggle 1983). Se calcula de la siguiente manera:

$$g_{ij}(r) = \frac{1}{\lambda_i \lambda_j} \frac{1}{2\pi r A} \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N w_{ij}^{-1} k_h(\|x_i - x_j\| - r),$$

donde λ_i y λ_j son la densidad promedio de puntos de las especies i y j en el área A , x_i y x_j son las ubicaciones de las especies, M y N son el número de individuos de las especies i y j respectivamente, w_{ij} es la función de ponderación que explica los efectos del borde creados por los puntos no observables fuera del área de estudio mediante el método de Ripley (Ripley 1977), k_h es una función de núcleo (*kernel*) con ancho de banda h que se utiliza para estimar la densidad de puntos.

Los resultados de esta función se interpretan de modo que si $g_{ij}(r) = 1$, las dos especies son independientes entre sí; si $g_{ij}(r) > 1$, la especie j se agrega alrededor de la especie i ; si $g_{ij}(r) < 1$, la especie j se segrega espacialmente de la especie i (Diggle 1983).

Para el modelo inhomogéneo he utilizado función K -cruzada inhomogénea, ya que la función $K_{ij}(r)$ es muy sensible a las desviaciones respecto al modelo nulo y se usa para este tipo de test (Condit et al. 2000, Wiegand y Moloney 2004). La función $K_{ij}(r)$ inhomogénea se podría definir como el número promedio de vecinos de tipo j dentro de un círculo de radio r alrededor de un individuo de tipo i como patrón (Ripley 1979). Se calcula cómo:

$$K_{ij} \text{ inhom} (r) = \left(\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} k_{ij} \right) \left(\frac{1}{\lambda(s_i) \lambda(s_j)} \right),$$

donde N es el número de puntos del patrón, k_{ij} es la función indicadora, $\lambda(s_i)$ es la densidad (variable espacialmente) de puntos de la especie i , y $\lambda(s_j)$ es la densidad de puntos de la especie j . Para cuantificar la asociación espacial hemos empleado la función $L_{ij}(r)$, versión normalizada de la función $K_{ij}(r)$:

$$L_{ij}(r) = \sqrt{\frac{K_{ij} \text{ inhom} (r)}{\pi}} - r$$

Los resultados de esta función se interpretan de modo que si $L_{ij}(r) = 0$, las dos especies son independientes entre sí; si $L_{ij}(r) > 0$, la especie j se agrega alrededor de la especie i ; si $L_{ij}(r) < 0$, la especie j se segrega espacialmente de la especie i

Para testar la significatividad estadística de las asociaciones detectadas con las funciones anteriores hemos empleado dos modelos nulos de independencia: Poisson homogéneo y Poisson inhomogéneo (Chacón *et al.* 2016a, He and Biswas *et al.* 2019, Pescador *et al.* 2020).

El modelo Poisson homogéneo considera que los procesos espaciales son estacionarios y permite valorar los efectos del filtro ambiental (habitualmente a escalas grandes). Para testar este modelo se testó la función de correlación par cruzada g_{ij} observada frente a g_{ij} aleatorias generadas mediante un modelo nulo de independencia Poisson homogéneo para la especie j , es decir, se simularon patrones de puntos en los que las ubicaciones de la especie focal i se mantienen fijas y las ubicaciones de la especie j se distribuyen al azar e independientemente de la especie focal con una densidad λ_j idéntica a la observada.

El modelo Poisson inhomogéneo considera que los procesos espaciales no son estacionarios y permite controlar los efectos (la confusión) de la heterogeneidad espacial sobre los patrones espaciales a escala fina, lo que permite abordar los procesos de limitación a la similaridad (Wiegand *et al.* 2007). Por su mayor sensibilidad a la heterogeneidad ambiental (Getzin *et al.* 2008), para este modelo empleamos la función $L_{ij}(r)$. Para testar este modelo se comparó la función L_{ij} observada frente a L_{ij} aleatorias generadas mediante un modelo nulo de independencia Poisson inhomogéneo para la especie j , es decir, un modelo en el cual las ubicaciones de los individuos de la especie focal i se mantienen fijas y las ubicaciones de la segunda especie j se aleatorizan siguiendo una función de intensidad inhomogénea $\lambda_j(x)$ estimada a partir de las observaciones originales.

En ambos casos se realizaron 999 simulaciones del correspondiente modelo nulo y se calcularon las envueltas para la función g_{ij} y para la función L_{ij} . A partir de los 342 test para cada función, calculamos la proporción de pares de especies que presentaron asociaciones positivas, asociaciones negativas o asociaciones neutras.

. Cuantificación de la asociación espacial interespecífica.

En base a las funciones anteriores hemos estimado la fuerza de la asociación espacial entre especies para una escala espacial determinada R . En el caso de la función de correlación de par cruzada $g_{ij}(r)$, hemos calculado el área bajo la función $A_{ij}(R)$ (He y Biswas 2009; Law *et al.* 2009, Brown *et al.* 2013) mediante la función:

$$A_{ij}(R) = \int_0^R \log(g_{ij}(r)) dr.$$

Para la función normalizada $L_{ij}(r)$, el propio valor obtenido para la escala R , es decir $L_{ij}(R)$, resume la relación espacial a dicha escala, ya que se deriva del sumatorio del número de individuos de la especie j alrededor de un individuo de la especie i en un radio r .

Para una escala R determinada, un valor cada vez mayor de $A_{ij}(R)$ y de $L_{ij}(R)$ indica una asociación espacial más fuerte entre las especies i y j ; un valor positivo de A_{ij} y de L_{ij} indica agregación espacial; y un valor negativo de A_{ij} y L_{ij} indica segregación espacial.

Para comprobar si las asociaciones espaciales entre especies son asimétricas (Wiegand et al. 2012, Velázquez et al. 2015) realizamos un test de Mantel (Mantel 1967) comparando A_{ij} con A_{ji} , que demostró una elevada simetría ($r = 0.9928$, p -valor = 0,001), por lo que en el resto del estudio trabajamos con A_{ij} . En el caso de las funciones inhomogéneas (L_{ij}), en donde es más fuerte la asimetría, usamos directamente el estimador de Lotwick y Silverman (1982), es decir, la media ponderada de $L_{ij}(R)$ y $L_{ji}(R)$, al que, por simplificar, denominamos en adelante L_{ij} .

Las escalas que hemos seleccionado para las matrices de asociación espacial han sido $R= 2$ m para el modelo homogéneo ($A_{ij}(R=2)$), la máxima escala recomendada para el análisis dada las dimensiones de nuestra parcela (Baddeley y Turner 2005), y $R= 0,25$ m para el modelo inhomogéneo (es decir, $L_{ij}(R=0,25)$), escala a la que el análisis inhomogéneo mostró el máximo de asociaciones significativas.

. Análisis estadístico.

Para estimar la relación entre la asociación espacial A_{ij} (o L_{ij}) y la disimilitud de rasgos Td_{ij} , hemos realizado test de Mantel entre las matrices de distancia correspondientes (Mantel 1967, He and Biswas 2019).

Para ello se permuta la matriz A_{ij} 99 veces y se calcula la estadística de correlación entre A_{ij} y Td_{ij} para cada permutación. El coeficiente de correlación observado se compara con la distribución de las estadísticas de prueba de las permutaciones mediante intervalos de confianza. Para rechazar la hipótesis nula, se va a considerar un intervalo de confianza del 95 %.

Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante el programa estadístico R versión 4.2.3. (R Core Team, 2023), utilizando diversas funciones con diferentes paquetes: la función `pcfcross()` y `Kcross.inhom()` del paquete *spatstat* (Baddeley y Turner 2005) para calcular respectivamente la función de correlación de par cruzada y la función K inhomogénea cruzada. El cálculo de la distancia de Gower se realizó con la función `gowdis()` del paquete *FD* (Etienne Laliberté et al. 2010); y los test de Mantel mediante la función `mantel()` del paquete *ecodist* (Goslee et al. 2007).

4. RESULTADOS

. Asociación espacial de especies.

El patrón general de la asociación espacial de especies varió según la escala y el modelo utilizado. Para la función $L_{ij}(r)$ (modelo nulo de independencia Poisson inhomogéneo), a escala fina ($r = 0,25$ m) se observó un máximo de agregación significativa entre especies (21,64%) y no se detectó señal de asociaciones negativas (segregación), manteniéndose este resultado más o menos constante hasta la máxima escala ($r = 2$ m) (Fig. 1). Bajo la función $g_{ij}(r)$ (modelo nulo de independencia Poisson homogéneo), a escala fina ($r = 0,25$ m) hay mayor proporción de asociaciones positivas significativas (33%) que de asociaciones negativas significativas (8%), disminuyendo ambas su valor a medida que se aumenta la escala ($r = 2$ m) (Fig. 2). Sin tener en cuenta la significación estadística, las asociaciones espaciales (L_{ij}) a la escala de 0,25 m fueron positivas para el 33% de los pares de especies y negativas para el 67% de los pares de especies (Fig. 3), y en la escala espacial de 2 m las asociaciones espaciales (A_{ij}) fueron positivas para el 71,35% y negativas para el 28,65% (Fig. 4).

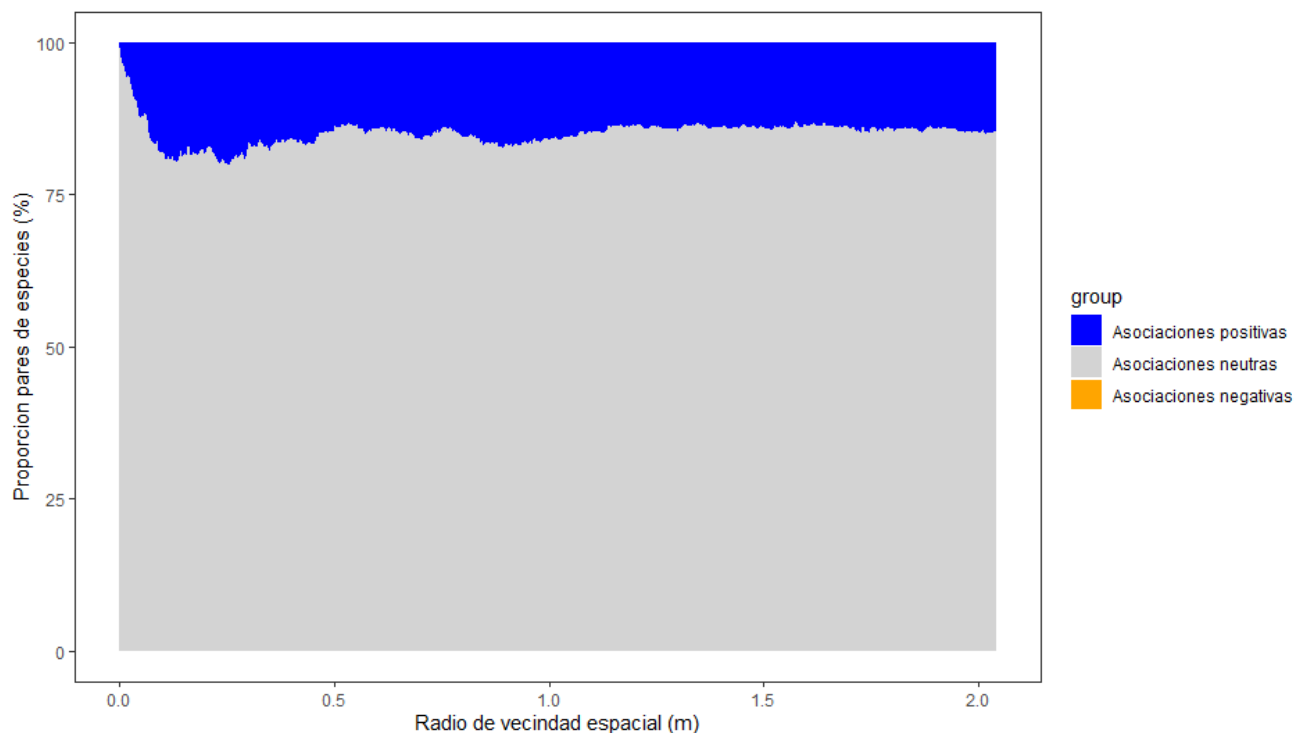


Figura 1. Proporción de asociaciones negativas, positivas y neutras (o aleatorias) estimadas mediante la función $L_{ij}(r)$ inhomogénea y en base al modelo nulo de independencia Poisson inhomogéneo.

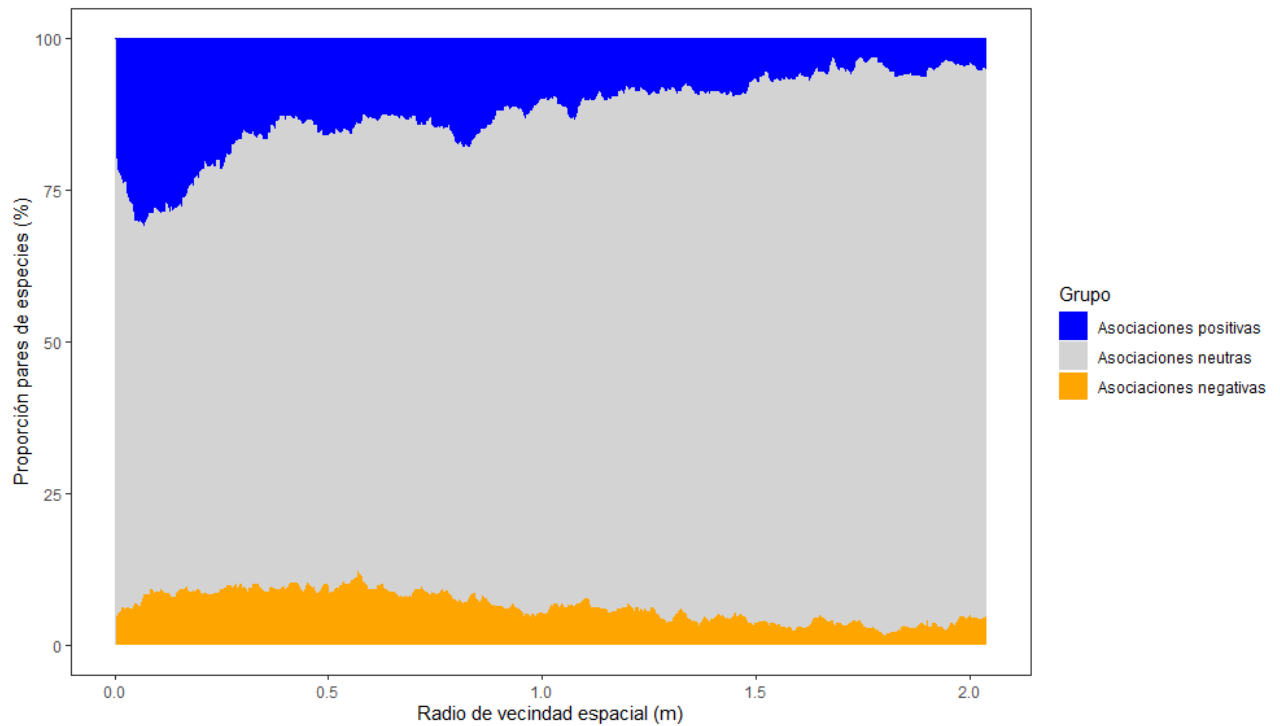


Figura 2. Proporción de asociaciones negativas, positivas y neutras (o aleatorias) estimadas mediante la función $g_{ij}(r)$ y en base al modelo nulo de independencia Poisson homogéneo.

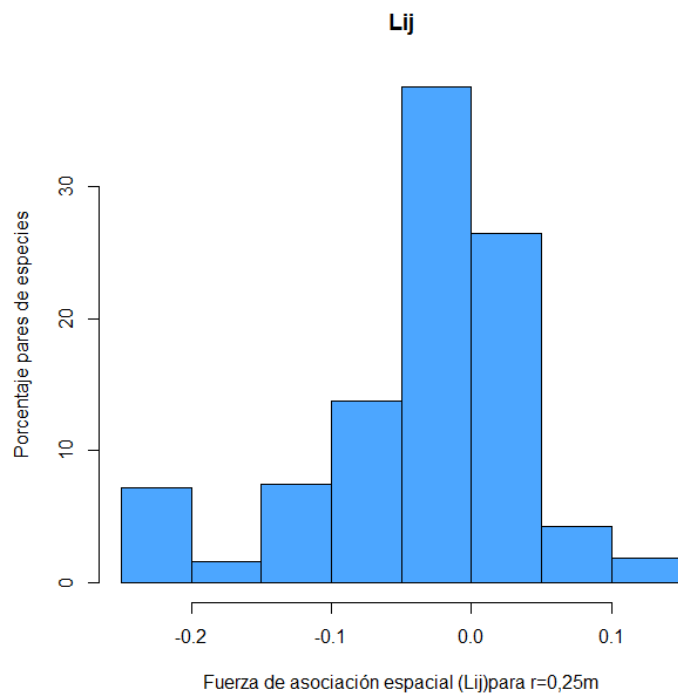


Figura 3. Distribución de las fortalezas de la asociación espacial entre pares de especies ($L_{ij}(r)$) a escala $r = 0,25$ m.

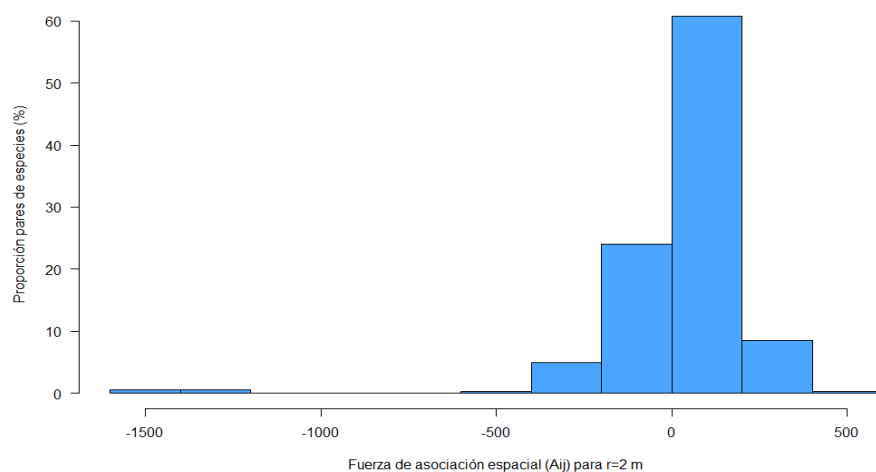


Figura 4. Distribución de las fortalezas de la asociación espacial entre especies (A_{ij}). A_{ij} en este caso es una integral de la función de correlación de pares g_{ij} (homogénea), y resume la relación predominante de los pares de especies a dicha escala, en este caso a 2 m.

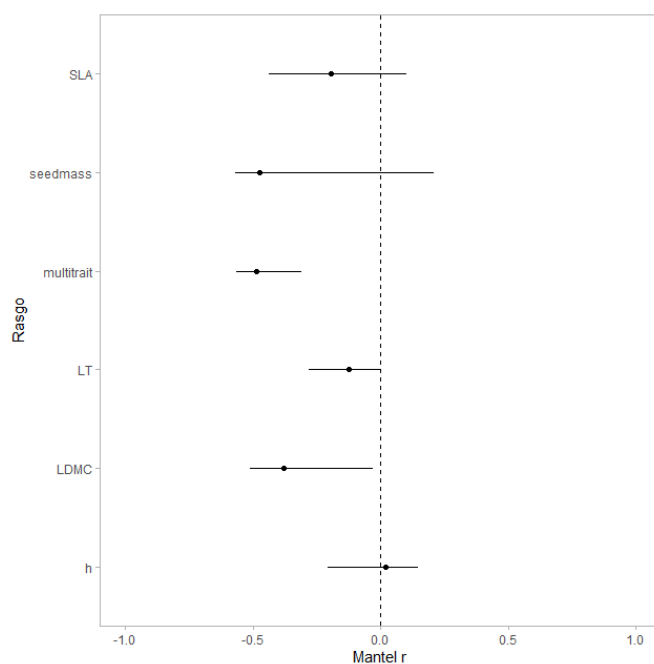


Figura 5. Correlaciones de Mantel entre la distancia de rasgos entre especies (Td_{ij}) y la asociación espacial (A_{ij}) obtenida a partir de $L_{ij}(r)$ inhomogénea. Correlaciones de Mantel entre las matrices de distancias funcionales entre especies (Td_{ij}) y la matriz de asociación espacial $L_{ij}(r)$ inhomogénea para $r=0,25$ m. Los puntos representan el coeficiente de correlación y las barras horizontales el intervalo de confianza del 95%. Se consideran correlaciones significativas los intervalos que no corten la línea punteada central de la figura (Mantel $r_m = 0$). Abreviaturas de rasgos: área foliar específica (SLA), contenido de materia seca de la hoja (LDMC), espesor foliar (LT), masa de la semilla (seed mass), y altura máxima (h). "Multitrait" significa todos los rasgos juntos.

. Correlación entre la asociación espacial entre especies y la disimilitud de rasgos.

Al analizar la correlación entre las matrices de asociación espacial y de disimilitud de rasgos, la mayoría de las correlaciones son negativas en ambas escalas y modelos nulos, es decir, cuanto más agregadas aparecen las especies, más semejantes son funcionalmente excepto para la altura máxima (h), que muestra correlación positiva con la asociación espacial, es decir, las especies que se agregan presentan alturas diferentes (Fig. 5 y 6). Sin embargo, sólo resultaron significativas las correlaciones de la asociación espacial con la distancia funcional "multitrait" (en los dos casos estudiados) y con la distancia funcional para el contenido de materia seca de la hoja ($LDMC$) y para el espesor foliar (LT) a escala fina ($r=0,25$ m) y en base a la función $L_{ij}(r)$ inhomogénea (Fig. 5).

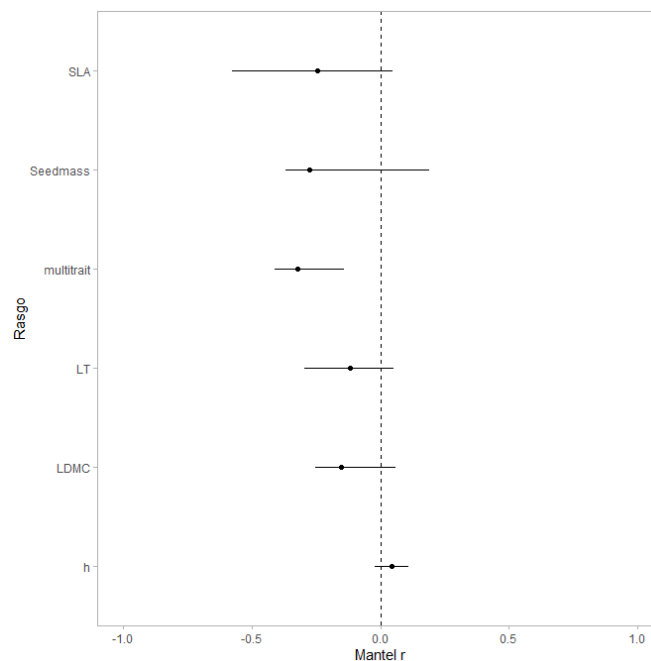


Figura 6. Correlaciones de Mantel entre las matrices de distancias funcionales entre especies (Td_{ij}) y la matriz de asociación espacial ($A_{ij}(r)$) obtenida a partir de la función $g_{ij}(r)$ homogénea para $r= 2$ m. Los puntos representan el coeficiente de correlación y las barras horizontales el intervalo de confianza del 95%. Se consideran correlaciones significativas los intervalos que no corten la línea punteada central de la figura ($r_m= 0$).

5. DISCUSIÓN

El análisis de patrones de puntos espaciales permite inferir las interacciones y procesos ecológicos responsables de la organización de las comunidades vegetales a partir de la señal que estos dejan en la distribución espacial de especies e individuos (McIntire y Fajardo 2009). Los resultados de nuestro

análisis muestran que un importante porcentaje de especies de la comunidad estudiada coexisten siguiendo patrones no aleatorios. Aunque el análisis con la función $g_{ij}(r)$ homogénea, que asume condiciones ambientales estacionarias, sugiere la existencia de interacciones tanto positivas como negativas a todas las escalas consideradas (Fig. 2), el uso de un modelo de independencia inhomogéneo, que evita la posible confusión entre los efectos de la heterogeneidad ambiental y las interacciones entre especies (Wiegand *et al.* 2007) muestra que tan sólo serían destacables asociaciones positivas (Fig. 1). Esto quiere decir que también un porcentaje significativo de especies se segregan espacialmente y no aparecen juntas por tener diferentes preferencias ambientales. Por otro lado, el análisis inhomogéneo muestra también una proporción menor de asociaciones positivas a escalas espaciales finas, lo que quiere decir que una parte de las especies aparecen juntas por compartir preferencias ambientales. Estos resultados conformarían por lo tanto el papel del filtrado ambiental en el ensamblaje de la comunidad estudiada, donde las especies tienden a agregarse como respuesta a las condiciones presentes (Kluge & Kessler 2011, Lasky *et al.* 2013, He and Biswas *et al.* 2019). Apoyando esta interpretación, Pescador *et al.* 2020 encontraron que las especies en esta misma comunidad de matorral mostraban diferentes afinidades por una serie de cationes y propiedades del suelo, condicionando así que la heterogeneidad edáfica pueda ejercer el papel de filtro ambiental incluso a escalas espaciales finas (Luzuriaga *et al.* 2015; Mudrak *et al.* 2016, Tamme *et al.* 2016, Schouten y Houseman, 2019). La importancia del filtrado ambiental tambien se refleja en otro tipo de comunidades, como en bosques tropical y subtropical (Bartlett *et al.* 2015, Velazquez *et al.* 2015).

La ausencia de asociaciones negativas una vez tenido en cuenta el efecto de la heterogeneidad ambiental (Fig. 1) sugiere que la "limitacion a la semejanza" no tiene un papel destacado en esta comunidad, algo habitual en comunidades de ambientes semiaridos o estresantes, donde son mas habituales las interacciones facilitativas en vez de competitivas (Pescador *et al.* 2014, Chacon *et al.* 2016a), pudiendo producirse patrones agregados como parches ambientales (Chacon *et al.* 2016a).

La elevada proporción de pares de especies que muestran asociaciones espaciales neutras en ambos modelos sugiere que puede estar influyendo la limitacion de dispersion (Hubbell 2006) u otros procesos subyacentes no considerados, como la dispersion de las semillas (Plotkin *et al.* 2000; Schurr *et al.* 2004), procesos ontogenicos (Espinosa *et al.* 2016, He and Biswas 2019), o procesos estocasticos (Vellend *et al.* 2014).

El analisis de la correlacion entre la diferencia funcional de las especies y la asociacion espacial, estimada tanto a escala espacial gruesa con la funcion $g_{ij}(r)$ homogenea como a escala espacial fina con la funcion $L_{ij}(r)$ inhomogenea, produjo resultados muy similares (Figs. 5 y 6), mostrando una tendencia a la agregacion espacial de especies semejantes funcionalmente (y a la segregacion de especies diferentes funcionalmente) para todos los rasgos considerados excepto para la altura (h), para

la que la tendencia es a la agregación de fenotipos diferentes. Este hecho sugiere la posible existencia de un proceso de limitación a la similitud para este rasgo. Habitualmente se considera la altura máxima un rasgo indicador de la capacidad competitiva (por la luz) de las plantas (*Pérez-Harguindeguy et al. 2013*), aunque en comunidades de corta talla y con una estructura abierta, con existencia de claros sin cubrir como en la comunidad estudiada, no suele haber problemas de iluminación.

Para el resto de rasgos funcionales, la tendencia a la agregación de fenotipos semejantes sugiere un papel importante del filtrado ambiental en el ensamblaje de la comunidad. Además de las condiciones ambientales extremas en este tipo de comunidades por estrés hídrico y altas temperaturas, otros aspectos importantes como las propiedades del suelo, la disponibilidad de nutrientes, la topografía o la orientación, podrían influir profundamente en que se asocien las especies con fenotipos semejantes (*SLA, LMDC, LT, seed mass*).

La falta de significación estadística para la mayoría de ellos podría estar motivada por la distribución leptocúrtica de los valores de asociación espacial $A_{ij}(r)$ y $L_{ij}(r)$ (Figs. 3 y 4), con una elevada frecuencia de asociaciones con valor 0 o cercana a 0 (lo que en cierta forma está relacionado también con el elevado número de asociaciones neutrales a todas las escalas (Figs. 1 y 2)), pero la tendencia es clara, y en todo caso queda confirmada por la correlación significativa para la diferencia funcional "multitrait" en ambas escalas espaciales (Figs. 5 y 6). Varios estudios han demostrado que la caracterización funcional de las especies empleando varios rasgos funcionales conjuntamente permite describir con gran precisión las estrategias ecológicas de las mismas (*Kraft et al. 2015, Díaz et al. 2016, de Bello et al. 2021, Mammola et al. 2021*), por lo que resulta lógico que este rasgo sea capaz de explicar las asociaciones a las dos escalas estudiadas.

6. CONCLUSIONES

A partir de los resultados de este estudio se confirma la importancia de analizar las asociaciones espaciales en diferentes escalas, la distribución de los rasgos funcionales y la inclusión de modelos no homogéneos para comprender los procesos que influyen en la distribución y estructura espacial de una comunidad. En la comunidad de este estudio, las especies tienden a agregarse por la importante influencia del filtrado ambiental en el ensamblaje de la comunidad, promoviendo la coexistencia de especies. Además, una vez descontados los efectos ambientales, queda una señal que sugiere la existencia de procesos facilitativos por las limitaciones abióticas. Además, la relación entre la asociación espacial y la estructura funcional de esta comunidad sugiere que las especies con fenotipos

similares tienden a agregarse como respuesta a las condiciones ambientales. Por el mismo motivo, aparecen asociaciones negativas entre especies con rasgos diferentes, que tienden a segregarse.

Un aspecto futuro sería considerar el papel que juegan en el filtrado factores ambientales concretos (por ejemplo, propiedades del suelo: cationes, composición química, textura, ect.) y el papel de la variación intraespecífica en los rasgos. en este filtrado.

7. BIBLIOGRAFÍA

- . Baddeley, A. and Turner, R. (2005). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software* 12: 1-42.
- . Bartlett, M. K.; Zhang, Y.; Yang, J.; Kreidler, N.; Sun, S. W.; Lin, L.; Hu, Y. H.; Cao, K. F.; Sacket, L. (2015). Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology* 97: 503-514.
- . Biswas, S. R.; Mallik, A. U.; Braithwaite, N. T.; Wagner, H. H. (2016). A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. *Oikos* 125: 192-200.
- . Brown, C. et al. 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceeding of Royal Society Biological Sciences* 280: 1-7.
- . Burns, J. H. and Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 5302 – 5307.
- . Cadotte, M. W.; Tucker, C. M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology and evolution* 32: 429 – 437.
- . Cadotte, M.W.; Carboni, M.; Si, X.; Tatsumi S. (2019). Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? *Journal of Ecology* 107: 2065 – 2077.
- . Cavender-Bares J. and Wilczek A. (2003). Integrating Micro- and Macroevolutionary Processes in Community Ecology. *Ecology* 84: 592 – 597.
- . Cavender-Bares, J.; Kozak, K. H., Fine, P. V. A. & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 93–715.
- . Callaway, R. M. (2007). *Species-specific positive interactions. Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht.

- . Chacón-Labela, J.; Cruz, M.; Escudero, A. (2016a). Beyond the classical nurse species effect: Diversity assembly in a Mediterranean semi-arid dwarf shrubland. *Journal of Vegetation Science* 27:80-88.
- . Chacón-Labela, J.; de la Cruz, M.; Pescador, D. S.; Escudero, A. (2016b). Individual species affect plant traits structure in their surroundings: Evidence of functional mechanisms of assembly. *Oecologia* 180: 975-987.
- . Condit, R.; Ashton, P. S. et al. (2000). Spatial pattern in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414 – 1418.
- . Coomes, D. A.; Rees, M.; Grubb, P. J.; Turnbull, L. (2002). Are differences in seed mass among species important in structuring plant communities? Evidence from analyses of spatial and temporal variation in dune-annual populations. *Oikos* 96: 421-432.
- . Cornelissen, J. H. C. A.; Lavorel, S.B.; Garnier, E.B. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- . de Bello, F.; Botta-Dukát, Z.; Lepš, J.; Fibich, P. (2021) Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution* 12: 443– 448.
- . de La Cruz, M.; Romão, R. L.; Escudero, A.; Maestre, F. T. (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31: 720-730.
- . de la Riva, E. (2016). *Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad*. Tesis doctoral Universidad de Córdoba, Córdoba.
- . Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J. et al. (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- . Diggle, P. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press.
- . Escudero, A.; Romão, R. L.; de la Cruz, M.; Maestre, F. T. (2005). Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedling in a Mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science* 16: 383-390.
- . Espinosa, C.; De la Cruz, M.; Jara-Guerrero, A.; Gusmán, E.; Escudero, A. (2016). The effects of individual tree species on species diversity in a tropical dry forest change throughout ontogeny. *Ecography*, 39: 329-337.

- . Laliberté E.; Legendre P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- . Getzin, S.; Wiegand, T.; Wiegand, K.; He, F. (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology* 96: 807 – 820.
- . Goslee, S. C.; Urban D. L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22: 1-19.
- . Götzenberger, L.; de Bello, F.; Brathen, K. A.; Davison, J.; Dubuis, A.; Guisan, A.; Pärtel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- . Gower, J.C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-871.
- . He, D.; Biswas, S. R. (2019). Negative relationship between interspecies spatial association and trait dissimilarity. *Oikos* 128: 659-667.
- . HilleRisLambers, J.; Adler, P. B.; Harpole, W. S.; Levine, J. M.; Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.
- . Hodgson, J. G.; Montserrat-Martí, G.; Charles, M. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108: 1337–1345.
- . Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.
- . Hubbell S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387-1398.
- . Legendre P.; Laliberté, E.; Paquette, A.; Bouchard, A. (2009). Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159: 377-388.
- . Kraft N. J. B.; Ackerly, D. D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Society of America* 80: 401 – 422.
- . Kraft, N. J.; Crutsinger, G. M; Forrestel, E. J.; Emery, N. C. (2014). Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos* 123:1391-1399.

- . Kraft, N. J.; Godoy, O.; Levine, J. M (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 797 – 802.
- . Kluge, J.; Kessler, M. (2011). Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeograph* 38:394-405.
- . Lasky, J. R.; Su, S.; Chen, Z.; Keitt, T. H. (2013). Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. *Journal of Ecology* 101: 722-733.
- . Lasky, J. R.; Uriarte, M.; Boukili, V. K.; Chazdon, R. L. (2014). Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 5616-5621.
- . Law, R.; Illian, J.; Burslem, D. F. R. P.; Gratzner, G.; Gunatilleke, C. V. S. (2009). Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology* 97: 616-628.
- . Li, F.; McCulloh, K. A.; Sun, S; Bao; W. (2018). Linking leaf hydraulic properties, photosynthetic rates, and leaf lifespan in xerophytic species: a test of global hypotheses. *American Journal of Botany* 105: 1858-1868.
- . Lotwick, H.W. & Silverman, B. W. (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society* 44: 406-413.
- . Luzuriaga, A. L.; González J. M.; Escudero, A. (2015). Annual plant community assembly in edaphically heterogeneous environments. *Journal of Vegetation Science* 26: 866–875.
- . MacArthur, R.; Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- . Mahalanobis, P. C. (1936). On the generalized distance in statistics. *National Institute of Science of India* 2: 49-55.
- . Mammola, S.; Carmona, C. P.; Guillerme, T.; Cardoso, P. (2021). Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35: 1869– 1885.
- . Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.
- . McIntire, E. J. B.; Fajardo, A. (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecological Society of America* 90: 46 – 56.

- . Mudrak, O.; Janecek, . S.; Gotzenberger, L.; Mason, N. W.; Hornık, J.; Castro, I.; de Bello, F. (2016). Fine-scale coexistence patterns along a productivity gradient in wet meadows: Shifts from trait convergence to divergence. *Ecography* 39: 338–348.
- . Paine, C. E. T.; Stahl, C.; Courtois, E. A.; Patino, S.; Sarmiento, C.; Baraloto, C. (2010). Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology* 24: 1202–1210.
- . Perez-Harguindeguy, N.; Dıaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H. Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornwell, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, D. E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E. J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, I. J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausasv, J. G.; de Vos, A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quetier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; ter Steege, H.; van der Heijden, M. G. A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J. H. C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- . Pescador, D. S.; Chacon-Labela, J.; de la Cruz, M.; Escudero, A. (2014). Maintaining distances with the engineer: Patterns of coexistence in plant communities beyond the patch-bare dichotomy. *New Phytologist* 204: 140–148.
- . Pescador, D. S.; de la Cruz, M.; Escudero, A.; Chacon-Labela, J.; Pavon-Garcıa, J. (2020). Tales from the underground: Soil heterogeneity and not only above-ground plant interactions explain fine-scale species patterns in a Mediterranean dwarf-shrubland. *Journal of Vegetation Science* 31: 497–508.
- . Plotkin, J. B.; Potts, M. D.; Leslie, N. et al. (2000). Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207: 81 – 99.
- . Ripley, B. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society* 39: 172–212.
- . Schob, C.; Butterfield, B. J.; Pugnaire, F. I. (2012) Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* 196: 824–834.
- . Schouten, O. S.; Houseman, G. R. (2019). Effect of soil heterogeneity and endogenous processes on plant spatial structure. *Ecology* 100.
- . Schurr, F. M.; Bossdorf, O.; Milton, S. J.; Schumacher, J. (2004). Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: a priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology* 173: 271 – 282.

- . Seabloom, E. W.; Bjørnstad O. N.; Bolker, B. M.; Reichman, O. J. (2005). Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Society of America* 75: 199–214.
- . Silvertown, J.; Dodd, M.; Gowing, D.; Lawson, C.; McConway, K. (2006). Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* 87: 39-49.
- . Southwood, T. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- . Stoyan, D. and Stoyan, H. (1994). *Fractals, random shapes, and point fields: methods of geometrical statistics*. John Wiley & Sons Incorporated.
- . Tamme, R.; Gazol, A.; Price, J. N.; Hiiesalu, I.; & Pärtel, M. (2016). Cooccurring grassland species vary in their responses to fine-scale soil heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 27, 1012–1022.
- . Van der Valk, A. G. (1981). Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- . Velázquez, E.; Paine, C. E. T.; May, F.; Wiegand, T. (2015). Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 26: 1068-1079.
- . Velázquez, E.; Martínez, I.; Getzin, S.; Moloney, K. A.; Wiegand, T. (2016). An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography* 39: 1042-1055.
- . Vellend, M.; Srivastava, D. S.; Anderson, K. M. et al. (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 123: 1420 – 1430.
- . Wang, X.-G.; Wiegand, T.; Hao, Z.; Li, B.; Ye, J.; Lin, F. (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Journal of Ecology* 98: 674-686.
- . Weiher, E.; Clarke, G. D. P.; Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309-322.
- . Wiegand, T.; Moloney, K. A. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209 – 229.
- . Wiegand, T.; Gunatilleke, S.; Gunatilleke, N. (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist* 170: 77-95.

- . Wiegand, T.; Huth, A.; Getzin, S.; Wang, X.; Hao, Z.; Gunatilleke, C. V. S.; Gunatilleke, I. A. U. N. (2012). Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proceeding of the Royal Society B* 279: 3312-3320.
- . Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- . Wilson, J. B.; Stubbs, W. J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology* 100: 210-221.
- . Wong, M.K.L., Tsang, T.P.N., Lewis, O.T. and Guénard, B. (2021), Trait-similarity and trait-hierarchy jointly determine fine-scale spatial associations of resident and invasive ant species. *Ecography* 44: 589-601.
- . Yin, D, Liu, Y, Ye, Q, Cadotte, MW, He, F. Trait hierarchies are stronger than trait dissimilarities in structuring spatial co-occurrence patterns of common tree species in a subtropical forest. *Ecology and Evolution* 11: 7366– 7377.
- . Zhang, H.; Chen, H. Y. H.; Lian, J.; John, R.; Ronghua, L.; Liu, H.; Ye, W.; Berninger, F.; Ye, Q. (2018). Using functional trait diversity patterns to disentangle the scale-dependent ecological processes in a subtropical forest. *Functional Ecology* 32: 1379-1389.