



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Ciencias Biológicas

Instituto de Ecología

Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas

Comunidades sintéticas para la restauración sucesional del bosque de encino y el matorral xerófilo del Ajusco medio, Distrito Federal, México

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

PEDRO ELOY MENDOZA HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Instituto de Ecología

COMITÉ TUTOR: Dra. María Teresa Valverde Valdés

Facultad de Ciencias

Dr. Miguel Martínez Ramos

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

TUTOR INVITADO: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Facultad de Ciencias

MÉXICO, D.F. AGOSTO DE 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Ciencias Biológicas

Instituto de Ecología

Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas

Comunidades sintéticas para la restauración sucesional del bosque de encino y el matorral xerófilo del Ajusco medio, Distrito Federal, México

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

PEDRO ELOY MENDOZA HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Instituto de Ecología

COMITÉ TUTOR: Dra. María Teresa Valverde Valdés

Facultad de Ciencias

Dr. Miguel Martínez Ramos

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

TUTOR INVITADO: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Facultad de Ciencias

MÉXICO, D.F. AGOSTO DE 2013

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 08 de abril de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **MENDOZA HERNÁNDEZ PEDRO ELOY** con número de cuenta 4080137788 con la tesis titulada: "**Comunidades sintéticas para la restauración sucesional del bosque de encino y el matorral xerófilo del Ajusco medio, México, D.F.**", realizada bajo la dirección del de la **DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA**:

Presidente:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDING CISNEROS
Vocal:	DR. ZENÓN CANO SANTANA
Secretario:	DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente:	DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
Suplente	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de agosto de 2013.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el soporte académico, económico e institucional que recibí durante mi periodo de estudio que abarcó del semestre 2007-2 al 2011-1.

Agradezco a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el apoyo económico, para realizar estudios de posgrado durante el periodo de marzo de 2007 a febrero de 2009 como parte del Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico (PASPA) de la UNAM.

Gracias por el apoyo económico de los siguientes proyectos de investigación PAPIIT-DGAPA-UNAM IN222508 “Estudios ecológicos para la restauración de zonas de bosques y matorrales que rodean al Distrito Federal” a cargo de la Dra. Alma Orozco Segovia, adscrita al Instituto de Ecología. PAPIIT-DGAPA-UNAM IN201912 “Respuesta germinativa de especies de ecosistemas contrastantes al acondicionamiento hídrico y al acondicionamiento natural” a cargo de la Dra Alma Orozco Segovia.

Agradezco infinitamente a la Dra. Alma Orozco Segovia por su amistad y profesionalismo durante la dirección de esta tesis. Gran parte del trabajo de gabinete se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología Fisiológica del Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología de la UNAM.

De igual manera agradezco a los miembros de mi comité tutorial que estuvo integrado por la Dra. María Teresa Valverde Valdés, el Dr. Miguel Martínez Ramos y el profesor invitado Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, a todos ellos mi admiración y respeto. GRACIAS.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Gracias a Dios por mis padres. Ellos me trajeron a esta hermosa aventura que es la vida. El tiempo se ha llevado a mi mamá –Gloria Hernández Flores– pero por fortuna cada mañana la recibo al salir los primeros rayos del sol. Gracias *gordita santa* por ayudarme a llegar a puerto. Mi papá –Efrén Mendoza de los Santos– tiene los años impresos en la piel, pero siempre con el ánimo y la fortaleza de sus consejos he logrado muchos triunfos. Gracias mi campeón eres lo máximo.

Tres ENORMES CHICAS equilibran mi mundo. Han sido el motor y el combustible de mi vida. Gracias a Rafaela Vázquez, Osiris Saharai y Areli Roxanna por todo, TODO su apoyo en la producción de plantas, la plantación de las mismas y por aguantar las ausencias, enojos y sacrificios que pasaron durante mi doctorado:) LAS AMO.

Soy afortunado una gran ESTRELLA iluminó mi camino. Gracias Dra. Alma Orozco Segovia por la confianza, las enseñanzas y las motivaciones para ser cada día una mejor persona y además investigador. Un ángel siempre me auxilio, pero sobre todo me ofreció durante mi estancia en el Laboratorio de Ecología Fisiológica su enorme alegría y profesionalismo:) GRACIAS María Esther Sánchez Coronado. No olvido a los buenos amigos (la lista sería muy sustanciosa) que encontré durante mi estancia en el Instituto de Ecología a TODOS, todos, todos un enorme agradecimiento por los momentos vividos, por las porras y ánimos que me ofrecieron, por la agradable convivencia profesional. MUCHAS GRACIAS.

Miguelito te admiro. Gracias al Dr. Miguel Martínez por acompañarme en esta tesis y ofrecerme con gran sencillez tus enormes conocimientos y experiencias. Tere eres luz. Gracias a la Dra. Teresa Valverde por la claridad, el orden y la amistad. Jorge eres mi ídolo. Gracias al Dr. Jorge Meave por todo el conocimiento ofrecido sobre el Pedregal de San Ángel, por la fineza de las aclaraciones y puntualizaciones. Gracias a mi –*supercomité*–

Durante mi doctorado recibí el apoyo de mis compañeros de trabajo: Consuelo Bonfil, Irene Pisanty, Jaime Zúñiga, Mariana Hernández y Tere Valverde. Además recibí de muchos, MUCHOS estudiantes del Laboratorio Especializado de Ecología porras y ánimos, así como ayuda en la depuración de la base de datos de los HoBos, a TODOS GRACIAS.

Quiero agradecer a Ana Mendoza, Alejandro Zavala, Diego Pérez, Horacio Paz y Miguel Martínez por haber participado en mi candidatura, en esta fase crecí mucho académicamente. De igual forma quiero dar las gracias a los doctores del jurado que revisaron el manuscrito final de la

tesis: Alejandro Zavala, Diego Pérez, Miguel Martínez, Roberto Linding y Zenón Cano, sus aportaciones mejoraron la presente tesis: GRACIAS a todos.

Durante el trabajo de campo y la propagación de plantas nativas del pedregal tuve la valiosa ayuda de muchas personas. Con especial admiración quiero agradecer a Mauricio Villegas y Maritza Peña, así como al personal de la Administración del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), sobre todo a la Sra. Juana. Muchos amigos del área de educación ambiental y del vivero de PRONATURA Ajusco medio observaron los trabajos de campo de la tesis y se motivaron para llevar a cabo plantaciones experimentales con comunidades sintéticas, GRACIAS por sus buenas vibras.

Quiero dar las gracias al matemático Santiago Hernández Orozco quien me ayudó durante el modelaje de la dinámica de las sombras. De igual forma recibí el apoyo técnico de la arquitecta del paisaje Jennifer Miranda quien elaboró algunos de los modelos digitales, tanto de los árboles como del terreno para complementar el análisis de la dinámica de sombras y la selección de micrositios. GRACIAS amigos.

Quiero dar las gracias también al Dr. Víctor Barradas por la instalación de una microestación meteorológica en el PECM, así como por su asesoría para construir las torres de HoBos, donde se tomaron los datos de temperatura del aire y la humedad relativa: GRACIAS DOC. De igual forma agradezco la asesoría y la coautoría del Dr. Ignacio Méndez del Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas en el capítulo 3.

Con gran estimación quiero agradecer a Sonia Juárez, Christina Siebe y Lorenzo Vázquez por las caminatas y buenos momentos sobre las lavas del pedregal y los bosques de encinos que visitamos en el PECM. Estudiar el pedregal desde los sistemas de información geográfica (Sonia), la edafología (Christina) y la geología (Lorenzo) me abrió nuevas ventanas para ver e investigar este ecosistema. GRACIAS y felicidades por nuestro capítulo.

Por último, quiero agradecer a la M. en C. Patricia Olguín, responsable del invernadero de la Facultad de Ciencias por su apoyo durante el mantenimiento de algunas plantas usadas en esta investigación. Así como al personal del área de biblioteca y de cómputo del Instituto de Ecología, UNAM por todo el apoyo técnico brindado durante mi doctorado: GRACIAS Daniel y Alejandro.

DEDICATORIA

*... al pasado, al presente y al futuro
de la restauración ecológica de los
pedregales.*

*Camina a la par del tiempo. No te
rindas ante las adversidades. Nuestro
hogar merece ser productivo y
conservado, amigablemente.*



Índice

Resumen

Abstract

Capítulo 1

Introducción general..... 13

Capítulo 2

Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity:
searching tools for ecosystem restoration.... 30

Capítulo 3

Vegetation patches and mulching improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by
modifying microclimatic conditions.... 46

Capítulo 4

Evaluación del crecimiento y la supervivencia de los integrantes de una comunidad sintética de
restauración establecida bajo la copa de especies facilitadoras y en áreas expuestas.... 61

Capítulo 5

Discusión general.... 133

Resumen

Los ecosistemas asentados en los campos de lava del Pedregal del Xitle han sido alterados por la urbanización. La creación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) rescató 9.3 % de los 80 km² del pedregal original. Algunas de sus áreas requieren ser restauradas para recuperar la estructura y función del ecosistema. En esta tesis se proponen estrategias de restauración para esta zona. Por ello, fue necesario llevar a cabo un diagnóstico actual del ecosistema y tres objetivos particulares fueron abordados en igual número de capítulos. (1) se analizaron la composición y atributos estructurales (altura, área basal y cobertura) de la comunidad vegetal y se evaluó su posible relación con el nivel de disturbio antrópico (alto, medio y bajo). Adicionalmente, se exploró el posible papel facilitador de especies arbustivas o arbóreas importantes de las áreas alteradas del PECM. Se encontró que el disturbio redujo la diversidad y la biomasa vegetal; mientras que la riqueza y los atributos estructurales aumentaron al decrecer el nivel de disturbio. Algunas especies (p. ej. *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata* y *Sedum oxypetalum*) estuvieron presentes en todos los niveles de disturbio, mientras que la importancia relativa de las especies sensibles (p. ej. *Quercus rugosa*) decreció conforme aumentó el nivel de disturbio. *A. glabrata*, *B. cordata* y *S. oxypetalum* fueron especies facilitadoras porque tuvieron más especies e individuos debajo de su copa, a diferencia de los sitios desprovistos de vegetación arbórea o arbustiva. (2) se evaluó el papel facilitador de los parches de vegetación remanentes dentro de las áreas fragmentadas del PECM y las modificaciones microclimáticas que aquellos generan. Para ello se midió el efecto de la proyección de la sombra de estos parches sobre la temperatura superficial del suelo (T_{ss}) en combinación con un acolchado plástico (externo al sistema) y la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) para evaluar de forma integrada el efecto de éstos sobre el crecimiento y supervivencia de *Salvia mexicana*, una especie sensible al disturbio humano. La sombra redujo la T_{ss} durante el día mejor que el acolchado plástico, pero ambos factores, en distintos escenarios incrementaron el crecimiento y la supervivencia de *S. mexicana*. La sombra redujo la DFFF pero fue suficiente para saturar la fotosíntesis de cualquier planta heliófila. Las complejas variaciones térmicas del sustrato y de la DFFF determinaron la calidad de los micrositos en torno de los

parches de vegetación. (3) las especies facilitadoras se integraron a un esquema de reintroducción de plantas nativas para evaluar si ellas son puntos de entrada a las comunidades vegetales alteradas. Esto puede, acelerar y enriquecer la sucesión secundaria y la restauración de la vegetación del PECM. Se seleccionaron 32 individuos de *A. glabrata*, *B. cordata*, *Dodonaea viscosa* y *S. oxypetalum*, y se plantaron debajo de su copa cinco especies nativas (*Agave salmiana*, *D. viscosa*, *Q. rugosa*, *S. mexicana* y *S. oxypetalum*) en seis posiciones en torno al tallo de la planta. El esquema se replicó en sitios abiertos y a cada módulo se le llamó “comunidad sintética”. Los micrositios localizados debajo de las especies facilitadoras incrementaron de forma diferencial la supervivencia y el crecimiento de las especies. La temperatura del suelo y la humedad relativa variaron entre los micrositios (debajo y fuera de la copa de las especies facilitadoras), al igual que algunos parámetros edáficos. Esta investigación tuvo un enfoque integrativo que abordó el reto que significa restaurar la cubierta vegetal de áreas alteradas. La restauración ecológica del PECM es un desafío pues tiene ecosistemas extremos con marcada estacionalidad, un suelo somero, aridez edáfica y con alteración antrópica. La evaluación del nivel de disturbio a través del diagnóstico de los parámetros estructurales y la composición de una comunidad vegetal es un paso primordial de la restauración. El nuevo esquema de plantación basado en la formación de comunidades sintéticas combina el uso de la vegetación preexistente, como puntos de “nucleación” y la selección de micrositios como puntos de “entrada” a las comunidades en restauración con la finalidad de incrementar el éxito del establecimiento de plantas nativas. La facilitación para el establecimiento propiciada por las comunidades sintéticas puede incorporarse a las estrategias que guían la restauración de la vegetación en ecosistemas estacionales y con disturbio antrópico.

Palabras clave: Biodiversidad, Ecología funcional, Ensamblajes, Suelo de Conservación, Volcán Xitle.

Abstract

Ecosystems established on the lava fields, known as Pedregal del Xitle have been altered by urbanization. The creation of the Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) rescued 9.3 % of the 80 km² of the original lava field area. Part of this surface needs to be restored to recover the structure and function of the ecosystems. The purpose of this research project is to generate successful restoration strategies for these lava fields. Thus, it is necessary to carry out a diagnosis of the prevailing conditions of these ecosystems and three particular objectives were addressed in the chapters of this doctoral thesis. (1) We analyzed the vegetation structure and composition (basal area, crown cover and height) of the plant community and evaluated their possible relation to anthropic disturbance levels (high, medium and low). Additionally, we assessed the facilitator role for establishment of tree and shrubs with high importance level in disturbed areas in the PECM. We found that disturbance reduced plant diversity and biomass, while richness and structural traits increased as the disturbance level decreased. Some species (e.g. *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata* y *Sedum oxypetalum*) that tolerate disturbance were present in all the disturbance levels; while the relative importance of mores sensitive species (e.g. *Quercus rugosa*) decreased as disturbance increased. *A. glabrata*, *B. cordata* and *S. oxypetalum* were facilitator species which had more individuals and more species beneath their crown cover than areas deprived of shrubs and trees. (2) We evaluated the facilitator role of small remnant patches of vegetation within the fragmented areas in the PECM, and assessed the climatic modification generated by these patches. With this purpose we measured the effect of the shade projected by them on the soil surface temperature (T_{ss}) acting in combination with plastic mulch (external to the ecosystem) and the photosynthetic photon flux density (PPFD) in order to have an integrated evaluation of their effect on the growth and survival of *Salvia mexicana*, a sensitive species to human disturbance. We found that shade reduced diurnal T_{ss} better than plastic mulch; however, both factors, in different scenarios increased the growth and survival of *S. mexicana*. The plant shade reduced PPFD, but it is enough to saturate photosynthesis of any heliophyte. The complex thermal variations of the substrate and of PPFD determined the quality of microsities around the vegetation patches. (3) Facilitators

species were integrated to a scheme for the reintroduction of native plants in order to evaluate if facilitators are the entry point of individuals and species in the disturbed areas. This may accelerate and enrich secondary succession and restoration in the PECM. We select 32 individuals of *A. glabrata*, *B. cordata*, *Dodonaea viscosa* and *S. oxypetalum* and we planted five native species (*Agave salmiana*, *D. viscosa*, *Q. rugosa*, *S. mexicana* and *S. oxypetalum*) in six positions around the facilitator plant stem. This scheme was replicated in open sites. Each module was called synthetic community. The microsites beneath the facilitator species differentially increased the survival and growth of the species growing around the facilitator. The soil temperature and air relative moisture varied between microsites, (beneath or outside the facilitator species) as well as some edaphic parameters. This research has an integrative approach that addresses the challenge of restoring the plant cover of disturbed areas. The ecological restoration of the PECM is a challenge because the area contains extreme ecosystems with sharply seasonal changes, shallow soils, edaphic aridity and human disturbance. The evaluation of the disturbance level based on the initial diagnostic study of the vegetation traits is fundamental for restoration strategies. The new scheme of plantation based on synthetic communities combines the use of the pre-existent vegetation as nucleation “points” and the selection of microsite quality in order to increase the successful establishment of native plants. The facilitation for establishment created by the synthetic communities can be incorporated into the strategies that guide the restoration of vegetation in seasonal ecosystems with anthropic disturbance.

Key words: Assemblages, Biodiversity, Functional ecology, Soil conservation, Volcano Xitle

Capítulo 1

1. Introducción general

1.1. Deterioro ambiental y restauración ecológica

La parte central de México ha tenido una larga historia de ocupación humana y transformación del paisaje (Challenger 1998). El crecimiento urbano de la zona metropolitana de la ciudad de México (ZMCM), que incluye al Distrito Federal (D.F.) y a varios municipios del Estado de México, Hidalgo y Tlaxcala es una de las transformaciones más notables (Ezcurra et al. 2006). Las concentraciones urbanas que tienen más de 10 millones de habitantes, como es el caso de la ZMCM se conocen como megaciudades (UN 2012). Las tendencias de urbanización *versus* la conservación de los recursos naturales es una disyuntiva que enfrentan muchas megaciudades en el mundo. Para resolver o al menos mitigar los problemas complejos que surgen de esta confrontación se requiere, entre otras cosas, de la participación organizada, informada y financiada de muchos actores de la sociedad en proyectos de distintas escalas (Ingram 2008).

La creación de reservas naturales ha sido una de las formas de mitigar el avance de la urbanización sobre los ecosistemas. El Suelo de Conservación Ecológica (SCE), que abarca más de 87.000 ha es un ejemplo en el D. F. (SMA 2007). No obstante, cientos de hectáreas del SCE han sido invadidas por asentamientos urbanos irregulares, en los últimos treinta años (Aguilar 2008). Por ejemplo, la Sierra del Ajusco ha sido el escenario de fuertes conflictos de tenencia de la tierra, invasiones y desalojos, sobre todo entre 1982 y 1990 (Díaz y Kleiber 1996). En casos excepcionales, los asentamientos han sido disueltos por las autoridades del D. F., y el terreno ha

sido expropiado con la finalidad de crear reservas, como es el caso del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), ubicado en la parte media de la Sierra del Ajusco, sobre el derrame de lava del volcán Xitle (Cano-Santana et al. 2006), y donde se llevó a cabo esta investigación doctoral. Las comunidades biológicas del PECM, después de la expropiación del asentamiento urbano irregular quedaron con “cicatrices” del disturbio; las más notables fueron, la fragmentación del paisaje y la eliminación de la cubierta vegetal (Bonfil 2006). En general, los disturbios antrópicos como la urbanización, la fragmentación y la sobreexplotación de los recursos naturales producen cambios negativos en la biodiversidad, la resiliencia del sistema y en los servicios tangibles (agua, oxígeno, madera) e intangibles (belleza escénica, recreación, relajamiento) que los ecosistemas ofrecen a las sociedades humanas (Bullock et al. 2011).

La capacidad de recuperación natural de los ecosistemas dependerá de la duración, extensión e intensidad del disturbio, así como de los mecanismos sucesionales de cada ecosistema (Coop et al. 2007). Para evaluar la capacidad de recuperación de las comunidades vegetales resulta útil un diagnóstico de las distintas características ecológicas y procesos en diferentes escalas, por ejemplo, a través de un análisis cuantitativo de atributos estructurales y de la composición de la vegetación (Maestre et al. 2006, Lebrija-Trejos et al. 2008). Además, el análisis también resulta útil para diseñar actividades de restauración, sobre todo cuando la severidad de los disturbios ha reducido la resiliencia de los ecosistemas (Young et al. 2001). La restauración ecológica es una disciplina que pretende recuperar la composición, estructura y función de los ecosistemas. Para lograr lo anterior, se han planteado distintos modelos conceptuales, que proponen diferentes rutas de recuperación de los ecosistemas (Hobbs y Norton 1996, SER 2004, Chazdon 2008). Cabe señalar, que las rutas variarán debido a que (1) cada ecosistema es único, (2) habrá distintas condiciones iniciales de deterioro, y (3) los investigadores tendrán diferentes metas de recuperación e incluso capacidades distintas de inversión económica para lograrlas (Higgs 2003).

Como se ha mencionado, las comunidades vegetales del PECM presentan distintas alteraciones, de manera que las rutas de recuperación y los puntos finales o alternativos para la restauración de la vegetación deberán definirse con base en la composición, la estructura y la función del bosque de encino y el matorral xerófilo, que son las comunidades vegetales existentes sobre el campo de lava del volcán Xitle (Rzedowski 1954). Estas comunidades se estructuraron durante las fases iniciales de la sucesión primaria, en la que los procesos de formación de suelo, la marcada estacionalidad del área y el arribo de organismos de las comunidades aledañas jugaron papeles importantes (Cano-Santana y Meave 1996). Como se señaló anteriormente, en el PECM se estableció un asentamiento urbano irregular en 1980 que alteró más de 200 ha; en consecuencia, las comunidades vegetales fueron forzadas a regresar a fases serales tempranas, e iniciaron un proceso de sucesión secundaria (Cano-Santana et al. 2006). Cabe señalar, que estas 200 ha fueron afectadas de manera diferente por los pobladores del asentamiento durante casi diez años, entre 1980 y 1989: un 25 % del área se alteró con maquinaria pesada, que removió tanto la parte aérea como subterránea de la vegetación, de manera que los sitios quedaron con alto disturbio; por otro lado, un 60 % del área sufrió una alteración intermedia, ya que sólo se usaron herramientas manuales para eliminar la parte aérea de la vegetación; por último, se llevaron a cabo actividades de bajo impacto en 15 % del área, como la recolección de leña y de plantas medicinales, que no modificaron la estructura y composición de la vegetación. Las áreas con bajo disturbio del PECM tienen gran utilidad para la restauración de sus comunidades vegetales pues se consideran la condición de referencia que orientará los esfuerzos de intervención (SER 2004).

Uno de los primeros objetivos de esta tesis, como se desarrolla más adelante, fue evaluar el efecto del disturbio humano diferencial sobre la capacidad de recuperación de la vegetación del PECM, con base en un análisis cuantitativo de la estructura y composición de las comunidades vegetales a más de 20 años de la expropiación del sitio. Además, se llevó a cabo una exploración

del potencial papel facilitador de algunas especies arbustivas y arbóreas dominantes de las comunidades vegetales sobre la regeneración natural del PECM.

1.2. Interacciones bióticas y ensamblaje de especies

En años recientes, las interacciones positivas entre las plantas, como la facilitación han sido consideradas como fuerzas que favorecen el ensamblaje de especies, particularmente en comunidades vegetales de ecosistemas áridos, semiáridos y marcadamente estacionales (Brooker et al. 2008). Estos ensambles son elementos importantes de la estructura de las comunidades debido a que modifican algunas características del espacio, como la captura y almacenamiento de agua, la acumulación y descomposición de materia orgánica, la incidencia de la radiación solar, así como la reducción de la temperatura del aire y del suelo, entre otras (Maestre et al. 2006, Shachak et al. 2008).

La facilitación es una interacción que varía a través del tiempo y del espacio. Su variación puede tener distintas causas: la edad y/o el tamaño del individuo protector, la arquitectura de la copa de los individuos, la fase fenológica en la que se encuentre y la estación del año (Brooker et al. 2008). La interacción entre estas diferentes causas de variación puede determinar un establecimiento preferencial de las especies durante la regeneración natural. Por ejemplo, Valiente-Banuet et al. (1991) reportaron que *Coriphanta pallida* se establece preferentemente, de forma natural, en el lado norte y oeste de la planta nodriza que la protege, en contraste con el lado sur, donde los individuos (plántulas y juveniles) quedan más expuestos a las amplias variaciones microclimáticas. Igualmente, *Carnegiea gigantea* se establece preferentemente bajo las secciones más abiertas de la copa de *Larrea tridentata*, que es la nodriza principal de este cactus (Drezner 2006). En las áreas alteradas del PECM, Cabrera et al. (1998) concluyeron que la supervivencia

de plantas, de un año de edad de *Quercus rugosa* se incrementó en relación directa con el aumento de la cobertura de la copa de individuos arbóreos de *Buddleja cordata*, que los protegen.

Los ejemplos anteriores sugieren que hay una interacción fuerte entre el proceso de facilitación y el concepto de sitio seguro (*sensu* Harper 1977). Fowler (1988) enfatizó la relevancia ecológica de los sitios seguros en la dinámica de las poblaciones y la estructuración de las comunidades. Además, los sitios seguros también tiene gran relevancia práctica, por ejemplo, durante la restauración ecológica (Brooker et al. 2008). En la práctica aprovechar las ventajas de las condiciones microclimáticas naturales que se presentan en los ecosistemas y que aumentan la supervivencia y el establecimiento de las plantas constituye un paso inicial fundamental para contribuir a recuperar la vegetación durante la restauración ecológica (Meiners et al. 2002). Como se ha mencionado, el PECM es un paisaje fragmentado, donde los parches de vegetación, dentro de las áreas alteradas pueden ser micrositos que optimicen el reclutamiento inducido de plantas. En este estudio, se reconoce que hay poca información sobre el efecto combinado de los parches de vegetación preexistentes y el uso de elementos externos, como el acolchado plástico artificial, para incrementar la probabilidad de establecimiento de ciertas especies de plantas, particularmente aquellas que son sensibles al efecto del disturbio humano. Además, se conoce poco acerca de la variabilidad estacional de la temperatura del aire y del suelo, así como de la densidad de flujo fotónico fotosintético cerca de los parches de vegetación y el posible efecto sobre la mortalidad y crecimiento de las plantas. Medir las interacciones abióticas y bióticas en los diferentes ecosistemas es un gran reto. Varios índices han sido propuestos para medir las interacciones, tomando en cuenta el desempeño (principalmente del crecimiento y la supervivencia) de una o varias especies “focales”, en relación con distintos tipos de presiones ambientales (Kikvidze y Armas 2010). De acuerdo con los autores mencionados, los individuos de la especie focal se conocen como “fitómetros”, es decir, con base en su desempeño es posible

evaluar distintas interacciones bióticas y abióticas. En esta investigación, se usó como fitómetro a *Salvia mexicana* un arbusto semidecíduo, estructuralmente importante en los claros de bosques templados (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez 2011) y dentro de los bordes de bosque del PECM (González-Hidalgo et al. 2002) para evaluar el crecimiento y la supervivencia de *S. mexicana* en respuesta a las variaciones del microclima cerca de los parches de vegetación y en interacción con acolchados plásticos.

1.3. Enfoque sintético en la restauración ecológica

La tarea de restaurar los ecosistemas, o al menos llevarlos a algunos estados alternativos ha motivado a los ecólogos de la restauración a adquirir enfoques reduccionistas ante la complejidad de las interacciones que ocurren en los sistemas biológicos. Por ejemplo, Jordan et al. (1987) proponen que el enfoque sintético, es decir abordar selectivamente procesos ecológicos clave pudiera llegar a ser útil en la ecología y, en consecuencia, en la restauración debido a que se tiene una gran tradición de explorar, en micro y mesocosmos los factores abióticos y bióticos que ensamblan y estructuran a las comunidades (Odum 1984). Sin embargo, la experiencia adquirida sobre el ensamblaje y la estructuración de comunidades ha sido, principalmente en condiciones controladas. El gran reto para los practicantes de la restauración ecológica es implementar en condiciones de campo, experimentos cuidadosamente diseñados para conocer algún aspecto particular de su funcionamiento. El diseño deberá basarse en objetivos claros, réplicas, controles e hipótesis bien definidas, con la finalidad de recuperar la composición de especies, los integrantes de las redes tróficas, las interacciones intra e interespecíficas de poblaciones clave, entre otros procesos ecológicos que puedan usarse para monitorear la restauración ecológica en un ecosistema alterado. Evaluar aspectos clave de la biodiversidad, seleccionados con base en un

enfoque sintético resulta útil para explorar cómo “trabaja” la naturaleza, con la finalidad de extraer principios que resulten de utilidad para plantear diferentes objetivos de restauración ecológica (Naeem 2006). Bonnicksen (1988) ha propuesto tres tipos de objetivos generales de la restauración ecológica: (1) los estructurales se usan para promover la recuperación de la diversidad biótica con base en la identificación de especies clave, el reensamblaje y la integración de los paisajes fragmentados; (2) los funcionales se proponen para dar prioridad al análisis de distintos procesos, como la producción de biomasa y los ciclos biogeoquímicos, como indicadores relacionados con la funcionalidad del sistema. (3) Por su parte los objetivos holísticos integran tanto aspectos estructurales como funcionales, además de la dinámica de los disturbios, incluyendo a los naturales, los humanos y los relacionados con el uso de la tierra.

En el contexto de los objetivos estructurales, los atributos de las comunidades vegetales, como la riqueza, la dominancia relativa de las especies, así como algunos índices de diversidad se han usado como criterios para definir qué características predisturbio del ecosistema deberán recuperarse. Estos atributos también resultan útiles para seleccionar especies clave (“keystone”), por ejemplo aquellas que facilitan el establecimiento natural y el orden de arribo de diferentes especies, estas especies son un aspecto importante del ensamblaje de comunidades (Lockwood 1997). Otra forma de influir en el ensamblaje de las comunidades durante la reintroducción de especies es a través de la “formación” de comunidades sintéticas, que son ensambles definidos a criterio del investigador. Las comunidades sintéticas son uno de los modelos ecológicos usados en el contexto de los micro y mesocosmos, para explorar la relación de la biodiversidad y algunas funciones de los ecosistemas (Díaz et al. 2003, Srivastava et al. 2004). Por ejemplo, Van Peer et al. (2004) encontraron que al incrementar la riqueza de especies, usando cuatro tipos de comunidades sintéticas construidas con base en las especies más conspicuas de una pradera europea, la resistencia a las altas temperaturas y el estrés hídrico se reduce. Igualmente, Collins

(2009) reporta que comunidades sintéticas más diversas, es decir, comunidades ensambladas aleatoriamente con base en una composición global, los individuos que las integran tienen una menor supervivencia cuando están sometidos, en condiciones experimentales a incrementos de disponibilidad de nitrógeno y bióxido de carbono.

Con base en la diversidad florística del PECM, que es de alrededor de 456 especies distribuida en 91 familias y 262 géneros (González-Hidalgo et al. 2002), en esta investigación doctoral se propuso seleccionar especies clave de las diferentes comunidades vegetales del parque e incluirlas en una comunidad sintética e introducirlas, bajo la copa de especies facilitadoras para evaluar su utilidad potencial para la restauración. La selección de especies se hizo con base en la importancia relativa de cada una de ellas en la comunidad vegetal. Por ejemplo, en el matorral xerófilo alterado las especies arbóreas dominantes fueron *Buddleja cordata* y *Dodonaea viscosa*, pero también se encontraron algunos parches de vegetación remanente con individuos de *Quercus rugosa*, que es la especie arbórea sucesionalmente tardía del bosque de encino en esta zona (Rzedowski 1954). Otras especies arbustivas dominantes en el matorral fueron: *Agave salmiana*, *Ageratina glabrata*, *Bouvardia terniflora*, *Dhalia* spp., *Eupatorium pazcuarensis*, *Muhlenbergia robusta*, *Sedum oxypetalum*, *Pittocaulon* (= *Senecio*) *praecox* y *Verbesina virgata*. En este trabajo se definió a la comunidad sintética como un grupo mezclado de especies dominantes y escasas, arbustivas y arbóreas seleccionadas a partir de la composición florística de los sitios del PECM con bajo nivel de disturbio antrópico (ver capítulo 2). El uso de las comunidades sintéticas se acopló a un esquema de plantación multiespecífica, así como a especies facilitadoras presentes en las comunidades vegetales del PECM. La definición y el uso de estas comunidades sintéticas para la restauración es la aportación más relevante de este trabajo doctoral. Se espera que las comunidades sintéticas resulten de gran utilidad durante la restauración de la vegetación del PECM, ya que pueden usarse para: (a) compensar la pérdida de

la biomasa vegetal, (b) generar heterogeneidad microambiental, (c) favorecer el establecimiento natural e inducido y (d) enriquecer la composición de especies durante la restauración. Además, con las comunidades sintéticas también se puede hacer una evaluación de la supervivencia y el crecimiento de los elementos que las integran, en el marco de las interacciones bióticas, en particular de la facilitación.

1.4. Área de estudio: Parque Ecológico de la Ciudad de México

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) está ubicado en el sur del Distrito Federal ($19^{\circ}16'23'' - 19^{\circ}14'37''N$ y $99^{\circ}14'35'' - 99^{\circ}10'31''O$, Fig. 1). Tiene una superficie de 727.61 ha y se considera una zona sujeta a conservación ecológica. La mayor parte del parque tiene un clima templado semifrío, subhúmedo, con verano fresco, Cb' (w2) (w), aunque otra parte del parque también tiene un clima templado, subhúmedo con verano fresco, Cb (w2) (w) y su precipitación media anual es de 1000 mm. La mayor parte del PECM presenta rocas ígneas basálticas y existen tres tipos de suelo: el litosol, el feozem húmico y en pequeñas zonas, se encuentra el andosol húmico. Presenta un gradiente altitudinal que varía de 2250 a 2750 m y tiene un riesgo de erosión hídrica, de ligero a moderado. El tipo de vegetación dominante es el matorral, que también se mezcla con bosques de encino. Se estima que hay de dos a diez especies de anfibios; de 12 a 17 especies de reptiles; 62 a 137 especies de aves y entre 30 y 46 especies de mamíferos. Su capacidad de infiltración se estima que es de media a alta y su cubierta vegetal puede contener entre 120 y 150 ton de C por ha. El PECM es un área prioritaria para la conservación de los ecosistemas, la biodiversidad y los servicios ambientales en el Distrito Federal (GDF 2012).

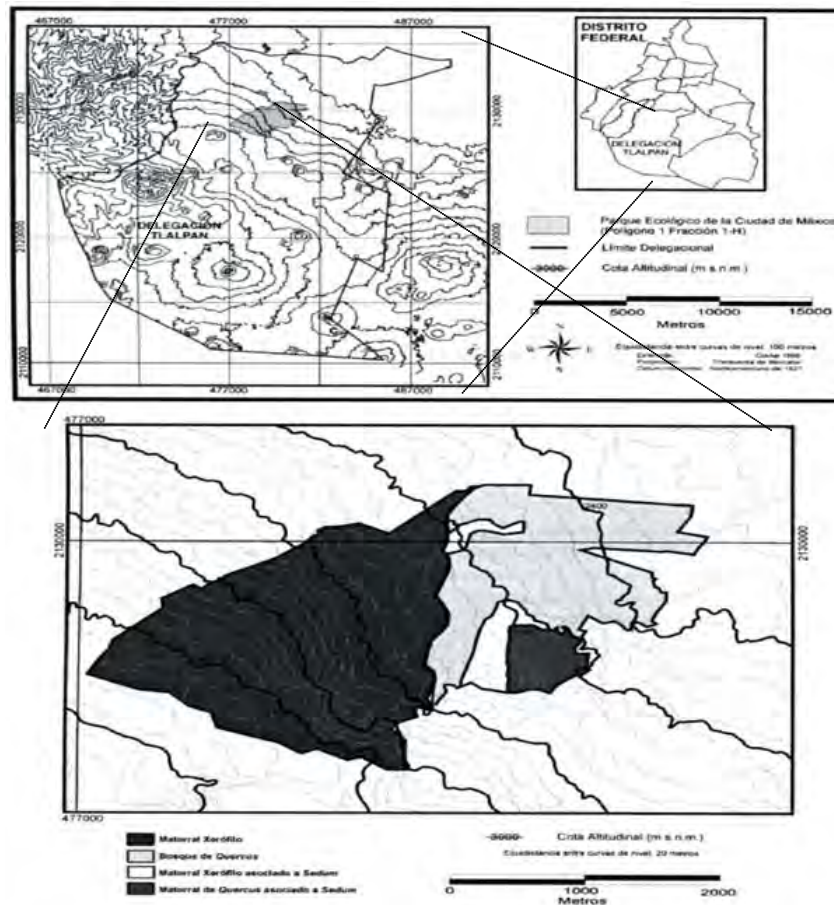


Figura 1. Ubicación del área de estudio. El cuadro superior derecho indica la ubicación de la delegación Tlalpan en el Distrito Federal (D.F.). En el cuadro superior izquierdo se muestran: el límite delegacional de Tlalpan, el polígono del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) y las cotas altitudinales. La simbología de este cuadro se encuentra a la derecha del mismo. El rectángulo inferior muestra el polígono del PECM, así como las diferentes comunidades vegetales señaladas en la simbología con distintas tonalidades de grises. Note que la retícula del cuadro superior izquierdo y el rectángulo inferior están en unidades UTM. Tomado y modificado de González-Hidalgo et al. (2002).

1.5. Preguntas de investigación

Como se ha planteado en los párrafos previos, la restauración de la cubierta vegetal del derrame de lava del volcán Xitle resulta un gran reto. En este trabajo doctoral se reconoce que, desde la creación del PECM las comunidades vegetales, como el bosque de encino y el matorral xerófilo, quizá se hayan recuperado parcialmente del disturbio, por sí mismas, pero es muy probable que la recuperación todavía sea lenta. La lentitud de la recuperación puede deberse a las condiciones severas para el establecimiento, debido al disturbio humano, así como por el limitado desarrollo del suelo y su acumulación diferencial, además de la marcada estacionalidad en la región. Para contribuir a acelerar y enriquece el proceso de sucesión secundaria del PECM se planteó la pregunta general de este trabajo: ¿puede ser útil el uso de comunidades sintéticas para la restauración sucesional de las diferentes comunidades vegetales del PECM afectadas, diferencialmente por el disturbio humano para acelerar y enriquecer la sucesión secundaria, además de tomar en cuenta la variabilidad microclimática y algunas características edáfica del parque? La pregunta general fue abordada con base en tres objetivos particulares, que corresponden a los capítulos 2, 3 y 4 de la tesis:

1. Evaluar el efecto del disturbio humano diferencial sobre los patrones naturales de regeneración de las comunidades vegetales del PECM con base en un análisis cuantitativo de la estructura y composición. Además, de evaluar el posible papel facilitador de algunas especies arbustivas o arbóreas dominantes sobre el establecimiento natural de las comunidades vegetales alteradas. Ver capítulo 2 (Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration).

2. Evaluar el crecimiento y la supervivencia de *Salvia mexicana*, una especie sensible al disturbio humano, en respuesta a las variaciones del microclima (temperatura del aire y del suelo, además de la densidad de flujo fotónico fotosintético), cerca de los parches de vegetación preexistentes del PECM y en combinación con un acolchado plástico. Ver el capítulo 3 (Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedling by modifying microclimatic conditions).
3. Evaluar el papel facilitador de *A. glabrata*, *B. cordata*, *D. viscosa* y *S. oxypetalum* como puntos potenciales de establecimiento de individuos a las comunidades vegetales en restauración, a través del análisis de la supervivencia y el crecimiento de individuos acoplados a un esquema de plantación multiespecífica llamado comunidad sintética. Ver capítulo 4 (Comunidades sintéticas para la restauración: evaluación del crecimiento y la supervivencia de individuos bajo diferentes condiciones de plantación).

Cabe señalar, que los capítulos 2 y 3 ya están publicados (Mendoza-Hernández et al. 2013a, b). Por último, en el capítulo 5 y a manera de discusión general se retoman los resultados y se hace un análisis de las implicaciones teóricas y prácticas de los mismos, en el contexto de la restauración ecológica de derrames de lava.

Referencias

Aguilar, A. G. 2008. Peri-urbanization, illegal settlements and environmental impact in Mexico City. *Cities* **25**:133-145.

- Bonfil, C. 2006. Regeneration and population dynamics of *Quercus rugosa* at the Ajusco Volcano, Mexico. Páginas 155-163 en M. Kappelle, editor. Ecology and conservation of neotropical montane oak forests. Springer–Verlag, Berlín, Alemania.
- Bonnicksen, M. T. 1988. Restoration ecology: philosophy, goals, and ethics. The Environmental Professional **10**:24-35.
- Brooker, W. R., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielborg, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffrers, M. Seifan, B. Touzard y R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. Journal of Ecology **96**:18-34.
- Bullock, J. M., J. Aronson, A. C. Newton, R. F. Pywell y J. M. Rey-Benayas. 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. Trends Ecology and Evolution **26**:541-549.
- Cabrera, G. L., P. E. Mendoza-Hernández, V. Peña, C. Bonfil y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Neé) en el Ajusco Medio, D.F. Agrociencia **32**:149-155.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. Ciencias **41**:58-68.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. E. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. C. Ruiz y A. Martínez-Ballesté. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. Páginas 203-226 en K. Oyama y A. Castillo, editores. Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Universidad Nacional Autónoma de México y Siglo XXI, México, D.F.

- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre, México, D.F.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* **320**:1458-1460.
- Collins, L. S. 2009. Biodiversity under global change. *Science* **326**:1353-1354.
- Coop, N. C., M. A. Wulder y J. C. White. 2007. Identifying and describing forest disturbance and spatial pattern: data selection issues and methodological implications. Páginas 31-62 en M. A. Wulder y S. E. Franklin, editores. Understanding forest disturbance and spatial pattern. Remote sensing and GIS approaches. Taylor & Francis Group, Boca Ratón EE.UU.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2011. Diversidad y distribución del género *Salvia* (Lamiaceae) en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**:1279-1296.
- Díaz, B. M. y K. Kleiber. 1996. The press and urban conflict in Mexico City: a case study of newspaper reporting on ecology and urban expansion in the Ajusco region, 1982-1990. *Estudios Mexicanos* **12**:273-300.
- Díaz, S., J. A. Symstad, S. F. Chapin III, A. D. Wardle y F. L. Huenneke. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:140-146.
- Drezner, T. D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments* **65**:46-61.
- Ezcurra, E., M. Mazari, I. Pisanty y G. A. Aguilar. 2006. La Cuenca de México. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.

- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination data, and path effect. *Ecology* **69**:947-961.
- GDF, Gobierno del Distrito Federal. 2012. Atlas geográfico del suelo de conservación del Distrito Federal. Secretaría del Medio Ambiente, Procuraduría Ambiental y del Ordenamiento Territorial del Distrito Federal. México, D. F.
- González-Hidalgo, B., A. Orozco-Segovia y N. Diego-Pérez. 2002. Florística y afinidades fitogeográficas de la reserva lomas del seminario (Ajusco medio, Distrito Federal). *Acta Botanica Hungarica* **44**:297-316.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press Londres Reino Unido.
- Higgs, E. S. 2003. Nature by design: people, natural process and ecological restoration. Massachusetts Institute of Technology Press, Massachusetts EE.UU.
- Hobbs, R. J. y D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**:93-110.
- Ingram, M. 2008. Urban ecological restoration. *Ecological Restoration* **26**: 175-177.
- Jordan, W. R. III, M. E. Gilpin y J. D. Aber. 1987. Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research. Páginas 3-19 en W. R. Jordan III, M. E. Gilpin y J. D. Aber, editores. *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge Reino Unido.
- Kikvidze, Z. y C. Armas. 2010. Plant interaction indices based on experimental plant performance data. Páginas 17-37 en I. F. Pugnaire, editor. *Positive plant interactions and community dynamics*. CRC Press, Fundación BBVA, Boca Ratón EE.UU.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* **40**:422-431.

- Lockwood, L. J. 1997. An alternative to succession. Assembly rules offer guide to restoration efforts. *Ecological Restoration* **15**:45-51.
- Maestre, F. T., J. Cortina y R. Vallejo. 2006. Are ecosystem composition, structure and functional status related to restoration success? A test from semiarid Mediterranean steppes. *Restoration Ecology* **14**:258-266.
- Meiners, J., A. Pickett y N. Handel. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *American Journal of Botany* **89**:466-471.
- Mendoza-Hernández, P. E., A. Rosete-Rodríguez, M. E. Sánchez-Coronado, S. Orozco, L. Pedrero-López, I. Méndez y A. Orozco-Segovia. 2013a. Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions. *International Journal of Biometeorology* DOI 10.1007/s00484-013-0665-8.
- Mendoza-Hernandez, P.E., A. Orozco-Segovia, J. A. Meave, T. Valverde y M. Martínez-Ramos. 2013b. Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration. *Plant Ecology* **214**:153-167.
- Odum, P. E. 1984. The mesocosm. *BioScience* **34**:558-562.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, México. *Anales de la Escuela de Ciencias Biológicas, I. P. N., México* **8**:59-129.
- SMA, Secretaría del Medio Ambiente. 2007. Agenda ambiental de la ciudad de México. Programa de Medio Ambiente, 2007-2012. Disponible en <www.sma.df.gob.mx>
- Shachak, M., B. Boeken, E. Groner, R. Kadmon, Y. Lubin, E. Meron, G. Neéman, A. Perevolotsky, Y. Shked y E. D. Ungar. 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience* **58**:209-221.
- SER Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. Disponible en <www.ser.org>

Srivastava, D. S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. González, P. S. Lawler, T. E. Miller, P. Mungia, T.

Romanuk, D. S. Schneider y A. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:379-384.

United Nations (UN), Department of Economic and Social Affairs, Population Division 2012.

World Urbanization Prospects: The 2011 Revision, CD-ROM Edition.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G.

Bernard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationship between cacti and shrubs in a semi-arid environment central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**:15-20.

Van Peer L., I. Nijs, D. Reheul y B. de Cauwer. 2004. Species richness and susceptibility to heat

and drought extremes in synthesized grassland ecosystem: compositional vs physiological effects. *Functional Ecology* **18**:769-778.

Young, T.P., J. M. Chase y R. T. Huddleston. 2001. Succession and assembly as conceptual bases

in community ecology and ecological restoration. *Ecological Restoration* **19**:5-19.

Capítulo 2.

Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration

Pedro E. Mendoza-Hernández, Alma Orozco-Segovia, Jorge A. Meave, Teresa Valverde y Miguel Martínez-Ramos. *Plant Ecology* **214**:153-167.



Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration

Pedro E. Mendoza-Hernández ·
Alma Orozco-Segovia · Jorge A. Meave ·
Teresa Valverde · Miguel Martínez-Ramos

Received: 22 December 2011 / Accepted: 28 November 2012 / Published online: 19 December 2012
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2012

Abstract Unplanned urban development threatens natural ecosystems. Assessing ecosystem recovery after anthropogenic disturbances and identifying plant species that may facilitate vegetation regeneration are critical for the conservation of biodiversity and ecosystem services in urban areas. At the periphery of Mexico City, illegal human settlements produced different levels of disturbance on natural plant communities developed on a lava field near the Ajusco mountain range. We assessed natural regeneration of plant communities 20 years after the abandonment of the settlements, in sites that received low (manual harvesting of non-timber forest products), medium (removal of aboveground vegetation), and high (removal of substrate and whole vegetation) disturbance levels. We also tested the potential facilitative role played by dominant tree and shrub species. Plant

diversity and vegetation biomass decreased as disturbance level increased. Sites with high disturbance level showed poor regeneration and the lowest species similarity compared to the least disturbed sites. Six dominant species (i.e., those with the highest abundance, frequency, and/or basal area) were common to all sites. Among them, three species (the tree *Buddleja cordata*, and two shrubs, *Ageratina glabrata* and *Sedum oxypetalum*) were identified as potential facilitators of community regeneration, because plant density and species richness were significantly higher under their canopies than at open sites. We propose that analyzing community structural traits of the successional vegetation (such as species diversity and biomass) and identifying potential facilitator species are useful steps in assessing the recovery ability of plant communities to anthropogenic disturbances, and in designing restoration strategies.

P. E. Mendoza-Hernández · A. Orozco-Segovia
Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico, DF, Mexico

P. E. Mendoza-Hernández · J. A. Meave · T. Valverde
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico, DF, Mexico

M. Martínez-Ramos (✉)
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3 (Xangari), 58089 Morelia, Michoacán, Mexico
e-mail: mmartine@oikos.unam.mx

Keywords Biodiversity · Mexico · Oak forest · Secondary succession · Species richness · Xerophytic vegetation

Introduction

Nowadays human activities are severely damaging natural ecosystems worldwide. In many regions, land conversion to agriculture, mining, and urbanization

seriously threaten biodiversity and ecosystem functions (Bullock et al. 2011). While the impacts of some primary activities such as food production, forestry, and mineral extraction have been well documented in several ecosystems (Newton et al. 2009), the environmental impact of urban expansion on natural areas, as well as the reduction in ecosystem resilience in response to such disturbances, is poorly understood (Aguilar 2008). The understanding of such impact is critical as natural areas within and around cities provide ecosystem services of paramount importance for human well-being, including temperature amelioration, water storage, filtration and drainage, and air filtering, among others (Bolund and Hunhammar 1999).

In cities with relatively high poverty levels, housing demands promote the encroachment of illegal settlements on such ecosystems. In the exceptional cases in which illegal settlements have been reverted, ecosystem recovery depends on the intensity, duration, and extension of the disturbance, as well as on the successional mechanisms intrinsic to the ecosystem (Coop et al. 2007). When the severity of the disturbance overcomes ecosystem resilience, restoration activities are required to recover desirable ecosystem properties (Young et al. 2001). Therefore, detecting disturbance thresholds (Briske et al. 2005) and identifying species that may play a facilitation role in the natural regeneration of vegetation are important steps in the design of restoration strategies.

Natural areas surrounding megacities, among which Mexico City is one noticeable example, are constantly under high urbanization pressure. Paradoxically, these areas often are the most important providers of ecosystem services (such as water reservoirs, recreation, and mesoclimate regulation; Bullock et al. 2011) for the very same people who press to settle in them. In Mexico City, the government has responded to this pressure by creating protected areas or nature reserves as a way of facing the increasingly high rate of land use change (Cano-Santana et al. 2006). Our study site, the Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), is one of such protected areas, which was created by governmental decree in 1991. Between 1980 and 1990, an illegal human settlement affected an area of ca. 200 ha within this park producing a disturbance mosaic. The settlement was dissolved through land expropriation in 1990 and the people were relocated.

After expropriation, some intervention activities aimed at restoring the disturbed areas in the PECM were initiated (Bonfil et al. 1997). Nevertheless, the disturbed area was a lava field, where the basaltic substrate and the reduced amount of organic soil result in harsh environmental conditions that make plant recruitment difficult (Mendoza-Hernández et al. 2010), which invites for a restoration program to be established. To design the most adequate restoration strategies for the recovery of vegetation structure and ecosystem functionality it is necessary to explore several ecological features and processes at different scales. One of these is the capacity of the plant community to recover after a disturbance; this ability may be assessed through a quantitative analysis of structural and compositional attributes of the vegetation (Maestre et al. 2006; Lebrija-Trejos et al. 2008). Also, investigating the potential positive interactions between naturally established plants is a promising approach, which may allow us to identify key tree and shrub species that may facilitate plant establishment by creating micro-sites of reduced radiation and increased soil resources under their canopies (Brooker et al. 2008).

In this article, we report an assessment of vegetation recovery in different areas of the PECM, 20 years after the anthropogenic disturbance described above. Also, we explore the potential of the dominant plant species to act as facilitators of the natural regeneration of the vegetation under the harsh environmental conditions that prevail after the disturbance. Specifically, we address the following questions: (1) To what extent have the structure and composition of the vegetation recovered from increasing levels of anthropogenic disturbance? (2) Do some shrub or tree species have the potential of facilitating the natural regeneration of the vegetation? We hypothesized that increased levels of anthropogenic disturbance reduce the ability of the plant community to recovery on the studied lava field.

Methods

Study area

The Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) is located on the southern margin of Mexico City (19°15′32.0″N, 99°12′1.9″W; Fig. 1). The climate at this area is temperate with a summer rainfall

pattern; over a 3-year period (2008–2010) annual precipitation ranged from 717 to 918 mm (ca. 80 % falling between June and October), mean annual temperature is 15.6 °C, extreme temperatures reach values of -3.3 – 0.5 °C during the winter, and 27.9–30.2 °C in the summer (Ecoguardas meteorological station). The PECM is one of the largest fragments remaining from the original lava flow created by the eruption of the Xitle volcano between 1650 and 2000 years ago (Siebe 2000). The park area is 727 ha, of which 29 % was affected by illegal human settlements in the 1980s. The disturbed area comprises a mosaic of different vegetation types, among which an oak forest and a xerophytic scrub are prominent. The oak forest occurs on deep andesitic soils and is dominated by *Quercus rugosa*, *Q. crassipes*, and *Q. laurina*; the xerophytic scrub occurs on shallow undeveloped soils and is the most widespread vegetation type, dominated by *Agave salmiana*, *Ageratina glabrata*, *Bouvardia terniflora*, *Dahlia coccinea*, *D. merckii*, *Eupatorium pazcuarensis*, *Muhlenbergia macroura*, *Salvia mexicana*, *Sedum oxypetalum*, *Senecio praecox*, and *Verbesina virgata* (González-Hidalgo et al. 2001). The local flora comprises 329 native species of vascular plants, which adds up to 16.8 % of the 2071 species recorded in the entire territory of the Basin of Mexico (ca. 7500 km²; Rzedowski and de Rzedowski 1989). The PECM also serves as an important refuge to several groups of native fauna (Zaragoza and Miceli 2006). In addition, this area provides very important ecosystem services for the entire Basin of Mexico, among which the most valued ones are climate regulation and the recharge and probably purification of the aquifers (Cano-Santana et al. 2006).

Study system

Study sites

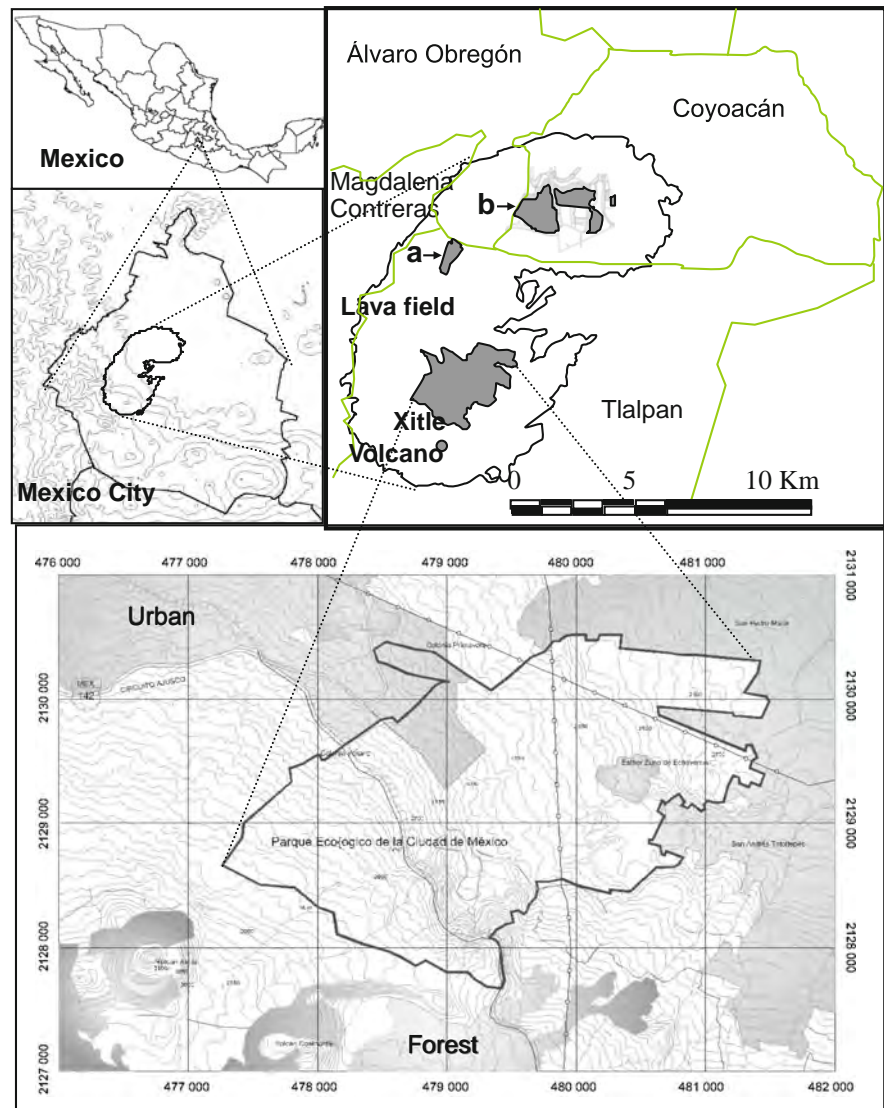
Fieldwork was conducted during the dry period of the year, from November 2008 to March 2009. We selected an area of about 20 ha within the zones disturbed by illegal settlements. Within this area, we identified sites with high, medium, and low disturbance levels, which prior to disturbance had similar vegetation structure and composition (open oak forest included in a matrix of xerophytic scrub). The high-disturbance sites were those where settlers used heavy

machinery to remove below and above ground vegetation, as well as soil and rocky substrate (this disturbance covered about 25 % of total human affected area); the medium-disturbance sites comprised those where the above ground vegetation was partially removed (some original vegetation patches remained) and substrate was altered using hand tools (about 60 % of the area); the low-disturbance sites were those where the vegetation was altered only through extraction of some forest products (Rzedowski and de Rzedowski 2005), such as firewood and medicinal plants (about 15 % of the area). In total, we selected 30 sites; 10 belonging to each disturbance level. Because at the study area, within the same geomorphological formation, there were no sites that could be taken as an undisturbed reference condition, we used the low disturbance as the reference condition, considering that the soil was not disturbed at these sites and that vegetation alteration was kept to a minimum. At each site, we established a sampling plot of 160 m². Within this plot, all trees and shrubs with heights ≥ 50 cm were tagged. Each plant was taxonomically determined, and its height measured. For shrubs we also measured the basal diameter (D) of each stem, and the diameter at breast height (DBH) of each stem in the case of trees. Finally, for all plants we measured two perpendicular crown diameters (D_1 , D_2).

Identification of potential facilitator species

At the high- and medium-disturbance sites, we selected four species based on their dominance across all sites, two tree species (*Buddleja cordata* and *Dodonaea viscosa*, seeders) and two shrub species (*Ageratina glabrata* and *Sedum oxypetalum*, both seeders and sprouters). These stress-tolerant, anemochorous, species are frequently found in early successional communities on the lava fields of this region (Rzedowski and de Rzedowski 2005). Previous observations suggest that under the harsh open conditions that prevail in lava fields, such species may potentially facilitate the establishment of other species under their crowns because (a) they are capable of casting shade during the dry season (they are evergreen or have highly dense branching), (b) they accumulate significant amounts of litter under their crowns thus aiding soil formation, (c) they are abundant in disturbed sites, and (d) small plants of several woody species commonly establish under their

Fig. 1 The Parque Ecológico de la Ciudad de México is one of the largest protected fragments of natural ecosystems developed on the lava field. Two other protected fragments are: **a** Los Encinos and **b** Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel at the Universidad Nacional Autónoma de México (Modified from Castillo-Argüero et al. 2004)



crowns. We randomly selected 50 individuals of each of these potential facilitator species (PFS, 200 in total) and measured their height and crown area. We refer to the woody plants present beneath the crown of these PFS as protégé plants (*sensu* Flores and Jurado 2003). We counted the number of protégé plants and species under the projected crown cover of each focal PFS individual. Additionally, we randomly selected 50 circular plots 2 m in diameter within open areas deprived of shrubs or trees; these plots represented the mean environmental conditions in areas without a woody vegetation cover. We counted the number of

plants (<30 cm in height) and species in each of these plots.

Data analysis

Assessing the recovery of structural attributes of plant communities

For each plant that we tagged within the study plots, we quantified crown cover ($CC = ((D_1/2) \times (D_2/2) \times \pi)$) and basal area ($BA = (D/2)^2 \times \pi$). For each of the 10 plots per disturbance level, we calculated

plant density (number of individual plants in 160 m²), mean plant height (m), total crown cover area (m²), total basal area (m²), and species density (number of species in 160 m²). Each plot represented a replicate for its disturbance level. Diversity per plot was assessed using Shannon–Wiener index (Magurran 2004). For each plot, we calculated rarified species richness and diversity using the lowest number of individuals per plot, with ECOSIM v7.72 (<http://garyentsminger.com/ecosim.htm>). We used a Kruskal–Wallis test to assess the significance of the differences in vegetation structural traits among disturbance levels.

To explore disturbance effects on global species richness, we obtained smoothed cumulative species–curves for each disturbance level. Moreover, we calculated a relative importance value for each species i (RIV _{i}) as an indicator of its structural contribution to the community in each disturbance level, by adding its relative values of frequency (RF), density (RD), and cover (RC). We constructed a species–rank curve per disturbance level by plotting RIV _{i} values (on a log scale) as a function of the species RIV _{i} rank. The resulting curves were fitted to the exponential model, $y = a + b \exp(-x/c)$, using Table Curve 2D v5.01 (Systat Software Inc., Richmond, CA, USA). The slope of the curve indicates community evenness. We used the first minimal derivatives of these curves to test for differences in evenness among disturbance levels using a t test.

We used Sørensen index to quantify species similarities between all possible plot pairs. Then, we used Kruskal–Wallis tests to assess differences in mean similarity between plots of the same and different disturbance levels. Furthermore, we carried out an ordination of the plots through non-metric multidimensional scaling (NMDS, McCune and Mefford 2006) applied to a Bray–Curtis similarity matrix (Austin 1977). The matrix was constructed considering the RIV values per species at each of the 30 studied plots. A multivariate analysis of variance (MANOVA) and a posteriori Bonferroni tests were performed to assess statistical differences among the scores corresponding to each disturbance level on the ordination dimensions extracted by the NMDS. We performed the NMDS using PRIMER-E Enterprises v.5, and MANOVA using DATA DESK (Data Description Inc., Ithaca, New York, USA).

Protégé plant density and species richness associated to potential facilitator species

To test the hypothesis that PFS maintain higher plant densities and species densities under their canopies compared to open sites, we used one-way ANOVAs after log-transformation of the variables. In this analysis we had five treatments, including the open sites and the four PFS, each with 50 replicates. Plant density and species density, the two response variables, were obtained by dividing the total number of recorded plants or species, respectively, by the crown cover area of each PFS individual. When an ANOVA detected a significant effect of the treatment, we performed post hoc Bonferroni tests.

To assess whether the PFS effectively affected the abundance of particular species, we compared separately plant density of each protégé species among the four PFS and the open sites. To do this, and because PFS crown area differed widely in size between species, we scaled the plant density of every protégé species (recorded across all 50 individuals of each PFS) to an area of 100 m². Because of the nature of the response variable (i.e., counts), we used a generalized linear model (GLM) with a Poisson error and a log-link function (GLIM v4.0, NAG, Jordan Hill Road, Oxford, UK). We used a t test, adjusted for multiple comparisons, to identify significant differences among treatments (Crawley 1993).

Results

Recovery of structural attributes of plant communities

A total of 1,828 individuals and 71 species (38 identified to the species level, 19 to the genus level, and 14 not identified; Table 2 in Appendix) were found in the 30 sampled plots. The plant families with the higher number of species were Asteraceae (20 species), Lamiaceae (6), and Fagaceae (5). After 20 years of secondary succession, the low-disturbance sites had twice as many individuals (45 % of the total) and species (55) than high-disturbance sites (22 % and 26), while medium-disturbance sites had intermediate values (33 % and 34). From the total number of

recorded species, 4 % occurred exclusively at high-disturbance sites, 10 % in sites with medium-disturbance, and 47 % were exclusively recorded at sites with low-disturbance level (Table 2 in Appendix).

As expected, for most structural vegetation traits (mean plant height, total crown cover area, total basal area, and diversity indices), low-disturbance sites showed the highest values, followed in decreasing order by the medium- and the high-disturbance sites (Fig. 2). The only exception was plant density, which was highest at the medium-disturbance sites (Fig. 2c). In particular, high-disturbance sites showed low values in biomass indicators, basal area and cover, which were three to four times smaller than in the low-disturbance sites. The slopes of the species–rank curves (Fig. 3A–C) indicated that the high- and medium-disturbance sites were dominated only by a few species, while the low-disturbance sites showed a noticeably higher evenness (i.e., less steep slopes; $P < 0.0001$). At the low-disturbance sites, *Quercus rugosa* was dominant (Fig. 3C), while the medium- and high-disturbance sites were dominated by *Buddleja cordata* (Fig. 3A, B). Among the ten species with the highest RIVs (Fig. 3), six were shared among all disturbance levels; however, the rank of these species differed markedly among them (Fig. 3A–C). The estimated global species richness values based on species–area curves were similar for the high- and medium-disturbance sites, while the low-disturbance sites exhibited twice as many species considering the total sampled area (Fig. 3D).

Two decades after abandonment, species similarity (Sørensen index) was still low (0.33) between sites with low- and high-disturbance levels, intermediate (0.41) between sites with medium- and high-disturbance levels, and highest (0.53) between sites with medium- and low-disturbance levels ($P < 0.0001$). NMDS and MANOVA showed that sites with high- and medium-disturbance levels were similar in species composition and structure and both differed from the low-disturbance sites ($P < 0.0001$; Fig. 4).

Protégé plant density and species richness associated to potential facilitator species

Total crown cover for the 50 plants of the different PFS was 66.3 m² for *Sedum oxypetalum*; 78.0 m² for *Ageratina glabrata*; 221.6 m² for *Buddleja cordata*; and 330.3 m² for *Dodonaea viscosa*. Both mean height

and mean crown cover differed significantly between PFSs (Table 1). Overall, plant density beneath the canopies of PFS was significantly higher than at open sites ($F_{(4,245)} = 6.66$, $P < 0.0001$) and the same was true for species density ($F_{(4,245)} = 15.02$, $P < 0.0001$). Specifically, the canopies of *Sedum oxypetalum*, *Ageratina glabrata*, and *Buddleja cordata* resulted in increased plant and species density compared to open sites, while the canopy of *Dodonaea viscosa* did not differ from the open sites in this respect (Fig. 5).

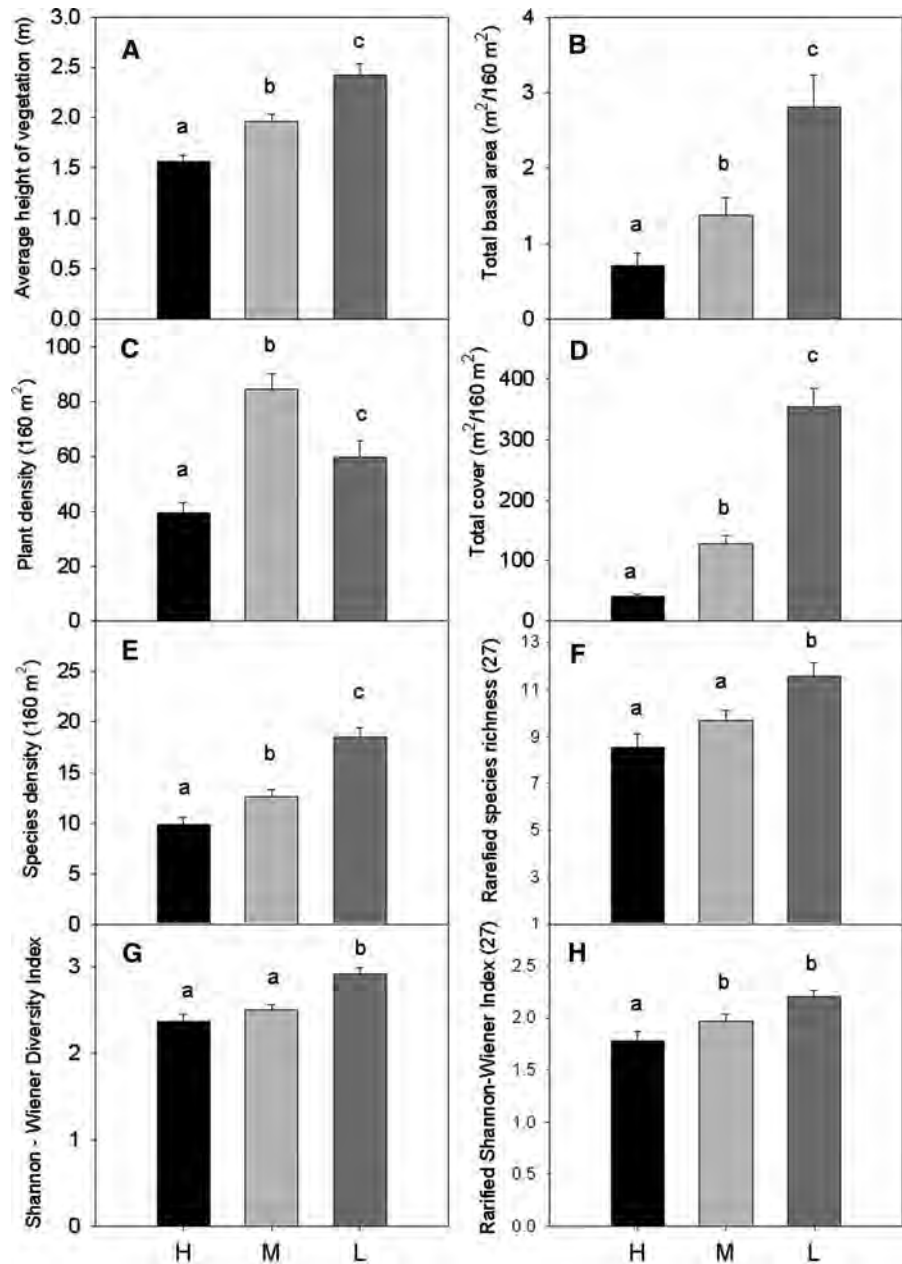
We analyzed the effect of PFS on the abundance of eleven protégé plant species. We found significant positive effects of the PFS on seven protégé species, but these effects were non-uniform across PFS (Fig. 6). Seven species of protégé plants (*Agave salmiana*, *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, *Echeveria gibbiflora*, *Opuntia* spp., *Quercus rugosa*, and *Sedum oxypetalum*) had significantly higher densities under the crown cover of *Ageratina glabrata* than in open sites (Fig. 6). In contrast, only two species (*Agave salmiana* and *Sedum oxypetalum*) showed higher densities under the canopies of *Buddleja cordata* and *Sedum oxypetalum*. In turn, only one species (*Sedum oxypetalum*) had a higher density under the canopy of *Dodonaea viscosa* than in open sites. Moreover, for some species we found evidence of negative associations with various PFS, as indicated by the lower densities of *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, *Senecio praecox*, and *Wigandia urens* under the canopies of some PFSs than in open sites (Fig. 6). On the other hand, *Dodonaea viscosa* and *Mammillaria magnimama* showed similar densities under all PFS and in open sites (neutral response), whereas *Echeverria gibbiflora*, *Opuntia* spp., and *Quercus rugosa* showed a neutral response to *Dodonaea viscosa*, *Buddleja cordata*, and *Sedum oxypetalum*. Finally, *Senecio praecox*, and *Wigandia urens* also displayed a neutral response to the presence of more than one PFS (Fig. 6).

Discussion

Vegetation recovery at sites with different disturbance levels

Our results show that the anthropogenic disturbance that took place in the 1980s in the PECM had a strong effect on the plant community. Twenty years after land reclamation in the year 1989, attributes of the

Fig. 2 Natural regeneration of vegetation 20 years after land reclamation, as measured by different structural vegetation traits, in sites with high (*H*), medium (*M*), and low (*L*) human disturbance levels at the Parque Ecológico de la Ciudad de México. Bars not sharing same letter are significantly different ($P < 0.05$)



vegetation still show a poor recovery at sites with high- and medium-disturbance levels. Particularly, the low values of basal area and cover and species diversity, as well as the species composition recorded at the high-disturbance sites, are evidence of such poor recovery. The disturbance inflicted on the substrate and the extirpation of below and above ground vegetation with machinery or above ground with hand tools was of such magnitude that, after two decades,

the ecosystem is far from attaining at least the structure and composition of the low disturbance sites. Such impact is significant if we take into account that the high- and medium-disturbance levels occurred in about 85 % of the total area affected in the PECM. Thus, the establishment of the protected area was an important first step toward the recovery of the original plant community (Crosti et al. 2007), albeit insufficient to guarantee its complete recovery.

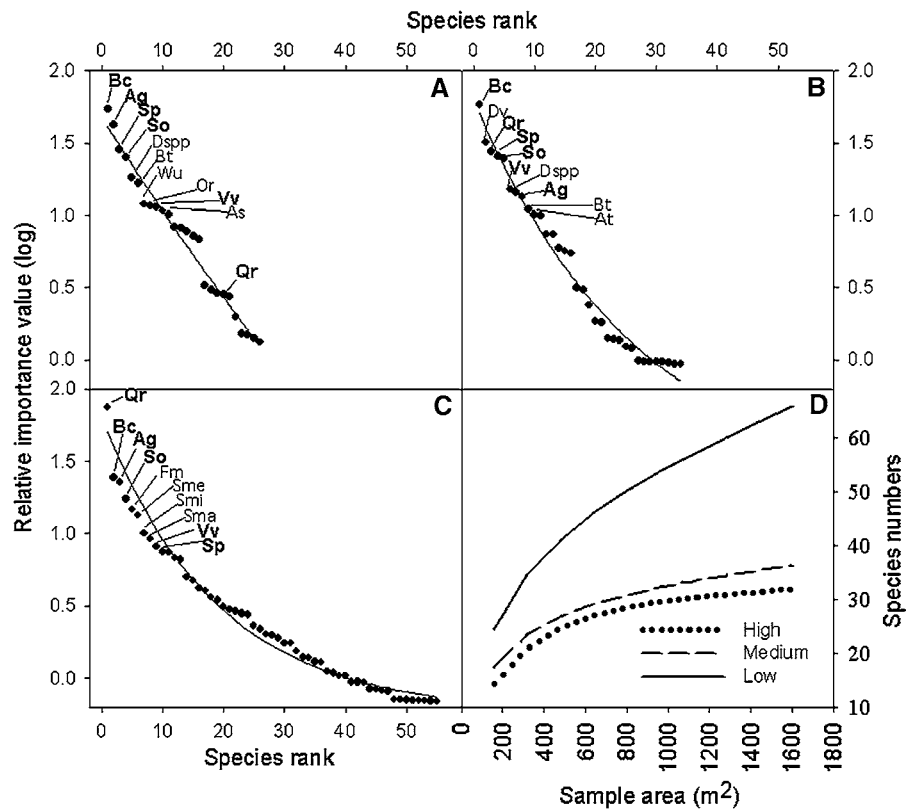


Fig. 3 Species diversity of regenerating vegetation 20 years after land reclamation in sites that suffered different levels of anthropogenic disturbance at the Parque Ecológico de la Ciudad de México. **A**, **B**, and **C** Dominance–diversity curves for sites with high-, medium-, and low-disturbance level, respectively; the ten species with highest relative importance value at each disturbance conditions are shown with acronyms (in bold letters are indicated the six species common to all disturbance levels).

Soil and vegetation removal created environmental conditions similar to those occurring during early primary succession. Under such harsh conditions, typical early successional species at these sites (most of them anemochorous and stress-tolerant plants) are *Agave salmiana*, *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, *Dodonaea viscosa*, *Opuntia rzedowskii*, *Sedum oxypetalum*, and *Senecio praecox* (Rzedowski and de Rzedowski 2005). Precisely these species were dominant at sites with high- and medium-disturbance levels (Table 2 in Appendix). Medium-disturbance sites were dominated by *Sedum oxypetalum*, which is a clonal shrub that produces a large numbers of wind-dispersed, orthodox seeds (Martínez-Villegas et al. 2012), and has a high capacity for vegetative propagation. In contrast, at the low-disturbance sites the soil remained almost unaltered while the vegetation was

D The cumulative species–area curves for each one of the three studied disturbance levels. *Ag* *Ageratina glabrata*, *As* *Agave salmiana*, *At* *Arracacia toluensis*, *Bc* *Buddleja cordata*, *Bt* *Bouvardia ternifolia*, *Dv* *Dodonaea viscosa*, *Dspp* *Dahlia* spp., *Fm* *Fuchsia microphylla*, *Or* *Opuntia rzedowskii*, *Qr* *Quercus rugosa*, *Sm* *Salvia mexicana*, *Smi* *Stevia micrantha*, *Sma* *Satureja macrostema*, *So* *Sedum oxypetalum*, *Sp* *Senecio praecox*, *Vv* *Verbesina virgata*, and *Wu* *Wigandia urens*

directly disturbed through the harvest of herbaceous plants and woody branches for medicinal and firewood purposes. In the low-disturbance sites, *Quercus rugosa* was the dominant species, which was also dominant in the old growth forest of the PECM before human disturbance (Rzedowski 1954); also, in these sites a relatively high number of late successional species were found as co-dominants.

Although low-disturbance sites may act as seed sources of late successional species (such as *Quercus rugosa*) for the regeneration of high- and medium-disturbance sites, such species may face recruitment limitations due to distance effects (dispersal limitation), lack or scarcity of dispersal agents, or high seed or seedling mortality due to harsh abiotic and biotic factors (Fattorini and Halle 2004). For example, *Q. rugosa* is a long-lived, slow-growing tree that is

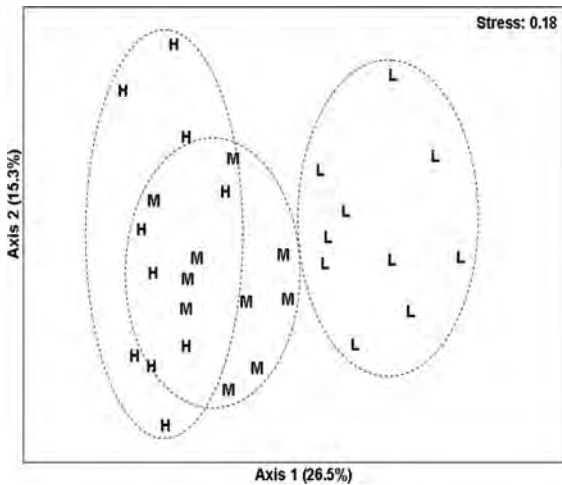


Fig. 4 Result of the NMS ordination for 30 sites that suffered human disturbance in the Parque Ecológico de la Ciudad de México. *L* low disturbed sites, *M* medium-disturbed sites, *H* high disturbed sites. Dashed ellipses include sites of same disturbance level (see text for further details)

highly sensitive to disturbance and which every 2 years produces recalcitrant seeds that lose viability a few months after dispersal, especially at open sites (Castro-Colina et al. 2011). Additionally, this species establishes mainly at shaded microsites with high soil accumulation (Bonfil and Soberón 1999). In fact, *Quercus rugosa* showed an important reduction in its dominance along the disturbance gradient, displaying the highest RIV at the low-disturbance sites, the third RIV at the medium-, and the twentieth RIV at the high-disturbance sites, suggesting a high sensitivity of this species to anthropogenic disturbance.

For each disturbance level, we identified a list of ten dominant species according to their RIVs (Fig. 3A–C). *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, *Sedum oxypetalum*, *Senecio praecox*, and *Verbesina virgata* were

among them at all sites, indicating that these species play an important role in the structuring of this plant community across the vegetation mosaic present at the PECM. We propose that these widespread, stress-tolerant species show resilience to disturbance and hence could be useful for restoration activities. They could be used as a core plant group capable of triggering the natural regeneration of the vegetation and creating micro-environmental conditions (e.g., shadow and soil) favorable for species of later successional stages. Planting native species at microsites under the canopy of potential facilitator species emerges as a promising restoration strategy at highly disturbed sites, in particular for the eventual re-introduction of species that are sensitive to human disturbances such as *Quercus rugosa*. Such restoration programs may be planned following the planting scheme of synthetic communities, which is an active restoration tool for native species re-introduction (Díaz et al. 2003). In selecting the native species to be reintroduced, naturally scarce species should also be considered (for example, those that were recorded as singletons in this study), which in the PECM accounted for over 50 % of total species richness (Table 2 in Appendix).

Our NMS ordination results (Fig. 4) confirmed the effects of the anthropic disturbance and were related to the successional gradient in our study system, along which species were grouped or segregated. Such a gradient has been reported in ecosystems experiencing severe human disturbances in deserts (Rao et al. 2011), tropical deciduous forests (Lebrija-Trejos et al. 2008), and oak forests (Olvera-Vargas et al. 2010). Taking into consideration the observed changes in floristic composition over the disturbance gradient, and designing experimental plantings as outlined above seem appropriate as potential empirical scenarios to explore the

Table 1 Mean structural trait values (\pm SE) of the four studied potential facilitator species (PFS), based on 50 plants measured per PFS, at the Parque Ecológico de la Ciudad de México

Different superscript letters indicate statistical differences ($P < 0.05$)

Potential facilitator species	Mean crown cover (m ²)	Crown cover upper limit (m ²)	Mean height (m)	Height upper limit (m)
<i>Buddleja cordata</i>	4.43 ^b (0.41)	12.0	2.66 ^b (0.12)	4.4
<i>Dodonaea viscosa</i>	6.61 ^a (0.56)	18.1	3.68 ^a (0.13)	6.0
<i>Ageratina glabrata</i>	1.56 ^c (0.19)	7.6	1.74 ^c (0.05)	2.7
<i>Sedum oxypetalum</i>	1.33 ^d (0.09)	2.9	1.51 ^d (0.03)	2.0

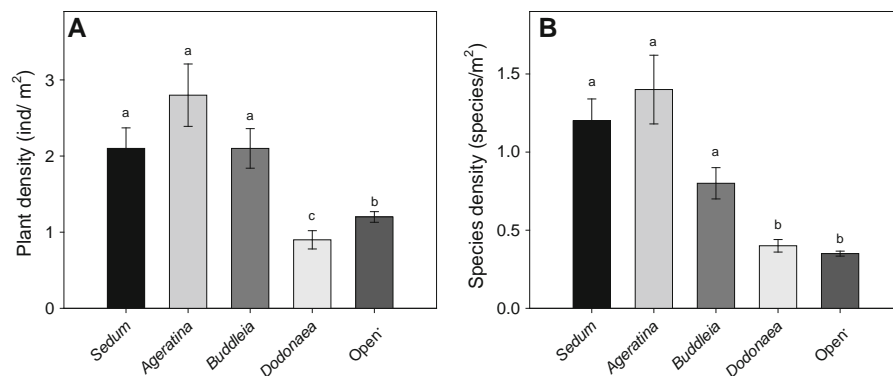


Fig. 5 Plant density (A) and species density (B) of regenerating vegetation under the canopies of four potential facilitator species and in open sites deprived of shrubs and trees, in highly

human disturbed sites of the Parque Ecológico de la Ciudad de México. Columns not sharing same letter are significantly different ($P < 0.05$)

order of arrival of key species to the recovering system, and to assess ecological factors and mechanisms driving the assembly of successional communities. Similarly, to plan restoration actions in the PECM at the landscape level, the use of the hemeroby index should be considered in the future, which includes such an approach (Kim et al. 2002; Ziarnik 2007).

Potential effects of facilitator species (PFS)

The four tested PFS had differential effects on plant density of purportedly protégé species. Three of these PFS, *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, and *Sedum oxypetalum*, belong to the above-mentioned resilient core plant group: under their canopies, plant assemblages were denser and species-richer than at open sites. It is worth mentioning that among the 11 species recorded as protégé plants (Fig. 6), four were seedlings of the species considered PFS. *Ageratina glabrata* was the species with the highest potential to play a facilitation role, as 64 % (7 out of 11) of the analyzed protégé species exhibited higher plant densities under its canopy. In contrast, the potential facilitative role of *Sedum oxypetalum* and *Buddleja cordata* were restricted to two species (*S. oxypetalum* and *Agave salmiana*), while some species displayed negative associations with these PFS, and most species (64 %) were neutral to their presence. The fourth PFS studied (*D. viscosa*) mainly had a neutral effect on seven (64 %), and a negative one on the remaining species (Fig. 5); interestingly, under its own canopy were established mostly seedlings or small plants of

this species. This result is suggestive of both an allelopathic effect of this species, and an important resprouting capacity in it, which seems to be responsible for the existence of communities strongly dominated by this species in other regions (Maraschin-Silva and Aqüila 2005; Barkatullah and Ibrar 2010). Thus, this species does not seem to be carrying out a facilitator role in this community; in fact, it may even arrest succession in the lava field by creating a barrier that may effectively prevent the establishment of other species (Hobbs et al. 2007).

In the case of the PFS *Ageratina glabrata* and *Sedum oxypetalum*, their positive effects were conspecific to a large extent. However, their seedlings shared more uniformly with other species the available space under their respective canopies. The relatively favorable micro-environmental conditions under the canopy of these two PFSs, and their relatively limited seed dispersal ability may explain such high conspecific protégé plant density. In turn, their positive heterospecific effects were mainly on *Agave salmiana* (Agavaceae), *Opuntia* sp. (Cactaceae), and *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae), all of which are succulent species. These plants possess adaptive traits that allow them to inhabit arid environments, such as CAM metabolism and water-storing parenchymatic tissues (Solbrig 1994). However, during the early establishment phases even succulent plants require some shelter from solar radiation (Olvera-Carrillo et al. 2009) and may benefit by the improved soil conditions that prevail under the canopies of PFS. Also, PFS are likely to provide perches for animals that disperse

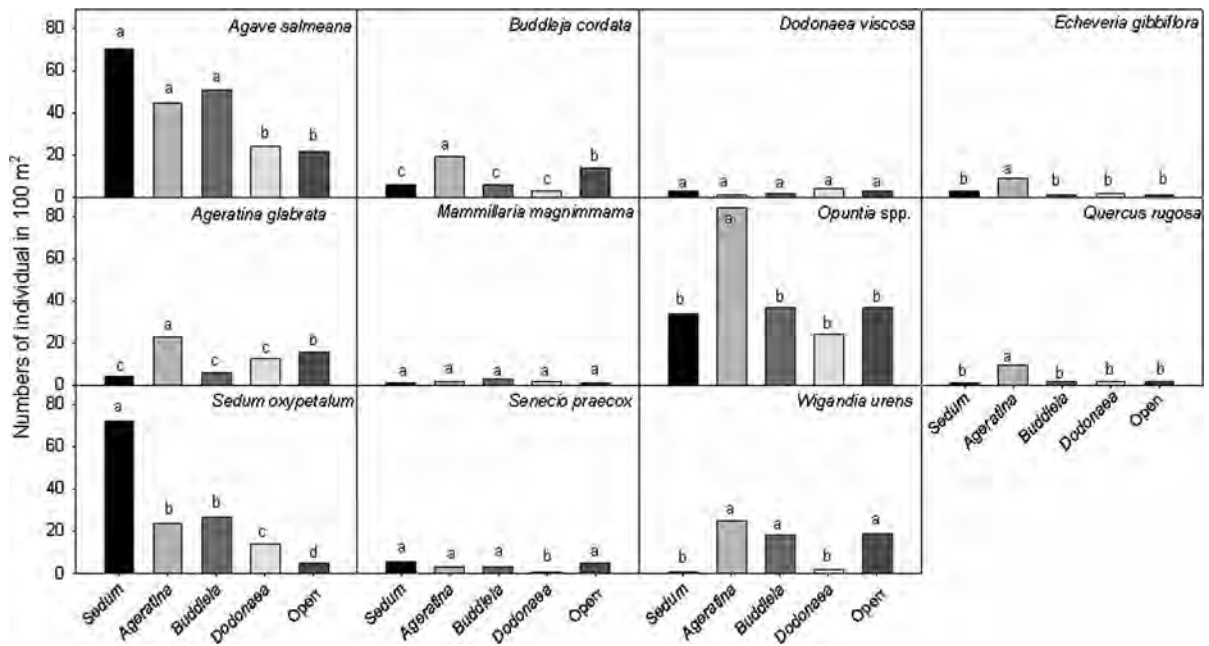


Fig. 6 Change in plant density of species regenerating under the canopies of four potential facilitator species and open sites, in highly human disturbed sites of the Parque Ecológico de la

Ciudad de México. Columns not sharing same letter are significantly different ($P < 0.05$)

seeds of these succulent species (e.g., *Opuntia rzedowskii*). A denser seed rain under PFS enhances plant density of protégé plants, as has been reported in cacti forests (Godínez-Alvarez et al. 2002).

Overall, PFS may promote positive changes in soil retention, litter accumulation, microclimatic amelioration, and seed deposition, as has been reported for facilitating species in various harsh habitats (Brooker et al. 2008). The observed significant effects of PFS on densities of purportedly protégé plants suggest that they may act as nucleation spots (sensu Yarranton and Morrison 1974), from which the natural regeneration may spread out. In particular, the positive effect of *Ageratina glabrata* on the density of the late-successional *Quercus rugosa* is promising.

The positive effects of PFS on the plant density of other species documented in our study may support the design of experimental manipulations of the vegetation recovery process. Several studies have proposed that the reintroduction of species assemblages beneath PFS may be an intervention practice with a large restoration potential (Castro et al. 2002; Rey Benayas et al. 2008). However, gaining a deeper understanding of the effects of both biotic (plant–plant) and abiotic interactions on

introduced plants and on PFS remains a central task in restoration ecology, given the magnitude of the challenge of recovering the natural complexity of ecosystems affected by human disturbance (Crosti et al. 2007; Kikvidze and Armas 2010). In this context, our findings provide strong evidence that the shrubs *Ageratina glabrata* and *Sedum oxypetalum*, and the tree *Buddleja cordata*, play a facilitating role in the natural regeneration of several native species in this highly disturbed ecosystem. Ultimately, these species could be useful to create nucleation spots that may be crucial for restoration actions of disturbed lava-field ecosystems.

Acknowledgments This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Programa en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). PEMH also acknowledges the Dirección General Asuntos del Personal Académico (DGAPA-UNAM) for a PhD scholarship. Financial support was also provided by the PAPIIT-UNAM program (Grant no. IN222508). We thank Susana Valencia-Ávalos and Beatriz González-Hidalgo for taxonomical determinations, María Esther Sánchez-Coronado and Mauricio Villegas for field and laboratory assistance, and Alejandro González-Ponce and Daniel Valle-Vidal for technical support. The Servicio Meteorológico Nacional kindly made available weather data from the Ecoguardas meteorological station. MMR

acknowledge the sabbatical fellowships from Programa de Apoyo para la Superación del Personal Académico (PASPA)-DGAPA (UNAM) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

Appendix

See Table 2.

Table 2 List of species registered at sites with high-, medium-, and low-disturbance level in the Parque Ecológico de la Ciudad de México

Family	Species	Growth form	Habitat	Disturbance level, RIV values (%)		
				High	Medium	Low
Agavaceae	<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck	RLB	XS, OF	10.73	7.39	4.05
Asteraceae	<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	S	XS, OF	42.14	13.36	22.70
Asteraceae	<i>Ageratina</i> sp.	S	XS		0.98	
Asteraceae	<i>Ageratina</i> sp.	S	XS	3.04	1.20	4.78
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	T	OF			3.48
Asteraceae	<i>Archibaccharis hirtella</i> (DC.) Heering	S	XS, OF		1.40	9.23
Umbelliferae	<i>Arracacia toluensis</i> (Kunth) Hemsl.	EL	XS	7.75	10.04	0.71
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i> Kunth	S	XS, OF		0.97	2.19
Rubiaceae	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schtdl.	S	XS	16.58	10.99	5.03
Asteraceae	<i>Brickellia pendula</i> (Schrad.) A. Gray	S	XS, OF			1.29
Loganiaceae	<i>Buddleja cordata</i> Kunth	T	XS, OF	54.35	58.16	24.49
Loganiaceae	<i>Buddleja parviflora</i> Kunth	T	XS, OF			3.14
Asteraceae	<i>Castilleja</i> sp.	DS	XS			0.69
Solanaceae	<i>Cestrum oblongifolium</i> Schtdl.	S	OF			6.62
Cupressaceae	<i>Cupressus lusitanica</i> var. <i>lindleyi</i> Klotzsch ex Endl. Carrière	T	XS, OF			1.04
Asteraceae	<i>Dahlia</i> sp.	EL	XS	18.15	14.49	2.02
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	T	XS, OF	8.13	31.96	
Asteraceae	<i>Eupatorium</i> sp.	S	XS			2.30
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	S	OF		5.90	14.75
Onagraceae	<i>Fuchsia</i> sp.	S	OF			0.71
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.	T	OF			3.00
Asteraceae	<i>Gnaphalium</i> sp.	DS	XS		1.40	
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand	S	XS, OF	7.21	7.40	0.82
Polygalaceae	<i>Monnina schlechtendaliana</i> D. Dietr.	S	OF			0.84
Poaceae	<i>Muhlenbergia robusta</i> (E. Fourn.) Hitchc.	TU	XS, OF	6.86	9.97	0.70
Cactaceae	<i>Opuntia rzedowskii</i> Scheinvar	TS	XS	11.62	5.64	2.91
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	TS	XS	2.72	0.94	
Scrophulariaceae	<i>Penstemon roseus</i> (Cav. ex Sweet) G. Don	S	XS, OF			1.30
Scrophulariaceae	<i>Penstemon</i> sp.	S	XS	1.33	0.94	
Solanaceae	<i>Physalis</i> sp.	DS	XS			0.85
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	T	XS, OF			7.43
Fagaceae	<i>Quercus crassipes</i> Humb. & Bonpl.	T	OF			1.04
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i> Neé	T	XS, OF	2.82	27.56	74.80
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.	T	OF			1.76
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.	T	OF			2.76

Table 2 continued

Family	Species	Growth form	Habitat	Disturbance level, RIV values (%)		
				High	Medium	Low
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.	T	OF			1.11
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.	T	OF			0.94
Asteraceae	<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	S				4.21
Asteraceae	<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	S	XS, OF			0.94
Lamiaceae	<i>Salvia elegans</i> Vahl	S	XS, OF			0.71
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i> L.	S	XS, OF			13.49
Lamiaceae	<i>Salvia</i> sect Polystachyae Epling	S	XS, OF			1.99
Lamiaceae	<i>Salvia</i> sp.	S	XS, OF		1.83	
Lamiaceae	<i>Salvia</i> sp.	S	XS, OF			1.38
Lamiaceae	<i>Satureja macrostema</i> (Moc. & Sessés ex Benth.) Briq.	S	OF	3.27	5.44	6.81
Anacardiaceae	<i>Schinus molle</i> L.	T	XS, OF	2.00		
Crassulaceae	<i>Sedum oxypetalum</i> Kunth	S	XS, OF	25.23	24.55	17.35
Asteraceae	<i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC.	S	XS	28.38	25.56	7.50
Asteraceae	<i>Simsia amplexicaulis</i> (Cav.) Pers.	S	XS			1.89
Asteraceae	<i>Stevia micrantha</i> Lag.	S	XS	10.12	3.14	1.40
Asteraceae	<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	S	OF		2.39	10.02
Asteraceae	<i>Stevia</i> sp.	S	XS	1.53	3.05	0.70
Asteraceae	<i>Stevia</i> sp.	S	XS		1.36	
Asteraceae	<i>Stevia</i> sp.	S	XS			3.63
Scrophulariaceae	<i>Verbascum virgatum</i> Stokes	RSB	XS, OF	2.90		
Asteraceae	<i>Verbesina virgata</i> Cav.	S	XS	11.38	15.08	8.12
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	S	XS, OF	11.97	1.81	
MT1						0.94
MS1						0.70
MS2						1.75
MS3						1.55
MS4					1.24	
MS5				8.31	0.95	
MS6					0.97	
MS7						2.82
MS8				1.48		0.82
MS9					0.97	
MS10						1.09
MS11				1.41		
MS12					0.97	
MS13						0.72
Species number		Total = 71		26	34	55
Shared species in all the disturbance levels (%)		23.94				
Species present only in the high disturbance level (%)		4.22				

Table 2 continued

Family	Species	Growth form	Habitat	Disturbance level, RIV values (%)		
				High	Medium	Low
Species present only in the medium disturbance level (%)		9.85				
Species present only in the low disturbance level (%)		46.48				

For each species, their taxonomic family, growth form, their relative importance value, and the habitat(s) are indicated, where is more abundant; *XS* xerophytic scrub and *OF*, oak forest, according to Rzedowski (1954). Growth forms according to Cornelissen et al. (2003): rosette short basal (RSB, leaves shorter than 0.5 m, concentrated close to the soil surface); rosette long basal (RLB, leaves longer than 0.5 m rising from the soil surface); scrubs (S); dwarf scrubs (DS, shorter than 0.8 m); tree (T); erect leafy (EL, erect plants with the leaves concentrated in the middle and/or the top part); tussocks (TU, many leaves with basal meristem forming prominent tufts); tall succulents (TS, taller than 0.5 m with green stems)

References

- Aguilar AG (2008) Peri-urbanization, illegal settlements and environmental impact in Mexico City. *Cities* 25:133–145
- Austin PM (1977) Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. *Plant Ecol* 35:165–175
- Barkatullah HF, Ibrar M (2010) Allelopathic potential of *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. *Pak J Bot* 42:2383–2390
- Bolund P, Hunhammar S (1999) Ecosystem services in urban areas. *Ecol Econ* 29:293–301
- Bonfil C, Soberón J (1999) *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Appl Veg Sci* 2:189–200
- Bonfil C, Pisanty I, Mendoza A, Soberón J (1997) Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* 135:15–23
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE (2005) State-and-transition models thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecol Manage* 58:1–10
- Brooker WR, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörg K, Travis MJJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz CL, Saccone P, Schiffers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *J Ecol* 96:18–34
- Bullock JM, Aronson J, Newton AC, Pywell RF, Rey-Benayas JM (2011) Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends Ecol Evol* 26:541–549
- Cano-Santana Z, Pisanty I, Segura S, Mendoza-Hernández PE, León-Rico R, Soberón J, Tovar E, Martínez-Romero E, Ruiz LC, Martínez-Ballesté A (2006) Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. In: Oyama K, Castillo A (eds) Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Universidad Nacional Autónoma de México and Siglo XXI, México, pp 203–226
- Castillo-Argüero S, Montes-Cartas G, Romero-Romero MA, Martínez-Orea Y, Guadarrama-Chávez P, Sánchez-Gallén I, Núñez-Castillo O (2004) Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *Bol Soc Bot Mex* 74:51–75
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2002) The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor Ecol* 10:279–305
- Castro-Colina L, Martínez-Ramos M, Sánchez-Coronado ME, Huante P, Mendoza A, Orozco-Segovia A (2011) Effect of hydropriming and acclimation treatments on *Quercus rugosa* acorns and seedling. *Eur J For Res* 131:747–756
- Coop NC, Wulder MA, White JC (2007) Identifying and describing forest disturbance and spatial pattern: data selection issues and methodological implications. In: Welton MA, Franklin SE (eds) Understanding forest disturbance and spatial pattern. Remote sensing and GIS approaches. Taylor & Francis Group, Boca Raton, pp 31–62
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege Ht, Morgan HD, Heijden vander MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian J Bot* 51:335–380
- Crawley MJ (1993) *GLIM for ecologists*. Blackwell, Oxford
- Crosti R, Dixon KW, Ladd PG, Yates CJ (2007) Changes in the structure and species dominance in vegetation over 60 years in an urban bushland remnant. *Pac Conserv Biol* 13:158–170
- de Rzedowski GC, Rzedowski J (2005) Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, AC y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, México
- Díaz S, Symstand AJ, Chapin FS III, Wardle DA, Huenneke LF (2003) Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends Ecol Evol* 18:140–146
- Fattorini M, Halle S (2004) The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance. In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T (eds) Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island Press, Washington, DC, pp 96–114
- Flores J, Jurado E (2003) Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J Veg Sci* 14:911–916
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A (2002) The role of seed dispersers in the population

- dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. Ecology 83:2617–2629
- González-Hidalgo B, Orozco-Segovia A, Diego-Pérez N (2001) La vegetación de la reserva ecológica Lomas del Seminario, Ajusco, México. Bol Soc Bot Mex 69:77–99
- Hobbs RJ, Jentsch A, Temperton V (2007) Restoration as a process of assembly and succession mediated by disturbance. In: Walker RL, Walker J, Hobbs JR (eds) Linking restoration and ecological succession. Springer, New York, pp 150–167
- Kikvidze Z, Armas C (2010) Plant interaction indices based on experimental plant performance data. In: Pugnaire IF (ed) Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press, Fundación BBVA, Boca Raton, pp 17–37
- Kim YM, Zerbe S, Kowarik I (2002) Human impact on flora and habitat in Korean rural settlements. Preslia Praha 74:409–419
- Lebrija-Trejos E, Bongers F, Pérez-García EA, Meave JA (2008) Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. Biotropica 40:422–431
- Maestre FT, Cortina J, Vallejo R (2006) Are ecosystem composition, structure and functional status related to restoration success? A test from semiarid Mediterranean steppes. Restor Ecol 14:258–266
- Magurran AE (2004) Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford
- Maraschin-Silva F, Aquila AME (2005) Potencial alelopático de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. Iheringia 60:91–98
- Martínez-Villegas JA, Orozco-Segovia A, Sánchez-Coronado ME, Pisanty I (2012) Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. Plant Ecol 213:871–881
- McCune B, Mefford MJ (2006) PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 5, MjM Software, Gleneden Beach
- Mendoza-Hernández PE, Orozco-Segovia A, Pisanty I (2010) Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. Ecol Restor 28:263–265
- Newton AC, Cayuela L, Echeverría C, Armesto JJ, Del Castillo RF, Golicher D, Geneletti D, Gonzalez-Espinosa M, Huth A, López-Barrera F, Malizia L, Manson R, Premoli A, Ramírez-Marcial N, Rey Benayas JM, Rüger N, Smith-Ramírez C, Willians-Linera G (2009) Toward integrated analysis of human impacts on forest biodiversity: lessons from Latin America. Ecol and Soc 14(2):2 <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss2/art2/>. Accessed 12 March 2010
- Olvera-Carrillo Y, Mendez I, Sánchez-Coronado ME, Márquez-Guzmán J, Barradas VL, Huante P, Orozco-Segovia A (2009) Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. J Arid Environ 73:414–420
- Olvera-Vargas M, Figueroa-Rangel BL, Vázquez-López JM (2010) Is there environmental differentiation in the *Quercus*-dominated forest of west-central Mexico? Plant Ecol 211:321–335
- Rao LE, Steers RJ, Allen EB (2011) Effects of natural and anthropogenic gradients on native and exotic winter annuals in a southern California desert. Plant Ecol 212:1079–1089
- Rey Benayas JM, Bullock JM, Newton AC (2008) Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. Front Ecol Environ 6:329–336
- Rzedowski J (1954) Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). An Esc Nac Cien Biol 8:59–129
- Rzedowski J, de Rzedowski GC (1989) Sinopsis numérica de la flora fanerogámica del Valle de México. Acta Bot Mex 8:15–30
- Siebe C (2000) Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of Mexico-City. J Volcanol Geoth Res 104:45–64
- Solbrig O (1994) Plant trait and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: Shultze ED, Mooney HA (eds) Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin, pp 97–116
- Yarranton GA, Morrison RG (1974) Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. J Ecol 62:417–428
- Young PT, Chase MJ, Huddleston TR (2001) Community succession and assembly. Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. Ecol Restor 19:5–18
- Zaragoza HC, Miceli LJA (2006) Diversidad de especies del Parque Ecológico de la Ciudad de México. GDF and CONABIO, México
- Ziarnek M (2007) Human impact on plant communities in urban areas assessed with hemeroby grades. Pol J Ecol 55: 161–167

Capítulo 3.

Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions

Pedro E. Mendoza-Hernández, Alejandra Rosete-Rodríguez, María E. Sánchez-Coronado, Susana Orozco, Luis Pedrero-López, Ignacio Méndez y Alma Orozco-Segovia. International Journal of Biometeorology



Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions

Pedro E. Mendoza-Hernández · Alejandra Rosete-Rodríguez ·
María E. Sánchez-Coronado · Susana Orozco ·
Luis Pedrero-López · Ignacio Méndez ·
Alma Orozco-Segovia

Received: 30 November 2012 / Revised: 13 March 2013 / Accepted: 25 March 2013
© ISB 2013

Abstract Human disturbance has disrupted the dynamics of plant communities. To restore these dynamics, we could take advantage of the microclimatic conditions generated by remaining patches of vegetation and plastic mulch. These microclimatic conditions might have great importance in restoring disturbed lava fields located south of Mexico City, where the rock is exposed and the soil is shallow. We evaluated the effects of both the shade projected by vegetation patches and plastic mulch on the mean monthly soil surface temperature (T_{ss}) and photosynthetic photon flux density (PPFD) and on the survival and growth of *Salvia mexicana* throughout the year. This species was used as a phytometer of microsite quality. Shade reduced the T_{ss} to a greater extent than mulch did. Both survival and growth were enhanced by shade and mulch, and the PPFD was related with seedling growth. During the

dry season, plant biomass was lost, and there was a negative effect of PPFD on plant growth. At micro-meteorological scales, the use of shade projected by patches of vegetation and mulch significantly reduced the mortality of *S. mexicana* and enhanced its growth. Survival and growth of this plant depended on the environmental quality of microsites on a small scale, which was determined by the environmental heterogeneity of the patches and the landscape. For plant restoration, microsite quality must be evaluated on small scales, but on a large scale it may be enough to take advantage of landscape shade dynamics and the use of mulch to increase plant survival and growth.

Keywords Edges of vegetation fragments · Facilitation · Reforestation tools · Small meteorological scale · Soil and surface temperature

P. E. Mendoza-Hernández · A. Rosete-Rodríguez ·
M. E. Sánchez-Coronado · L. Pedrero-López ·
A. Orozco-Segovia (✉)
Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad
3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán,
México, DF 04510, Mexico
e-mail: aorozco@ecologia.unam.mx

I. Méndez
Departamento de Probabilidad y Estadística, Instituto de
Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas,
Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad
3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán,
México, DF 04510, Mexico

S. Orozco
Departamento de Física, Facultad de Ciencias, Universidad
Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000,
Ciudad Universitaria, Coyoacán,
México, DF 04510, Mexico

Introduction

For vegetation recovery during ecological restoration we must learn more about the first steps of the plant life cycle and the microclimatic field conditions that enhance seedling survival and establishment (Meiners et al. 2002). Thus, it is critical to know how to take advantage of the remaining vegetation in disturbed areas to optimize seedling recruitment. Intrinsic attributes of the vegetation edges, such as fragment size, plant density and tree height, determine the daily and seasonal microclimatic conditions in the adjacent areas, creating new environments for other species that do not tolerate matrix conditions (Shachak et al. 2008). One of the main roles of vegetation fragments is to intercept radiation, thus reducing air and soil surface temperature fluctuations and photosynthetic photon flux density (PPFD), and improving

the retention of soil moisture (Tsuyuzaki et al. 2012), which is critical during the early stages of plant development.

The use of vegetation fragments and isolated trees to facilitate plant re-establishment represents a complementary, scalar approach to restoration ecology. However, little is known about the seasonal variability of microenvironmental conditions near small vegetation fragments (patches) and the relationship between this variability and the responses of the individual plants, such as mortality and growth of key species (Pickett et al. 1989; Peña-Becerril et al. 2005). Additionally, the combined effect of preexisting vegetation patches and using inexpensive agricultural techniques to improve the recovery of vegetation (Feng-Ming et al. 1999) requires further exploration.

Plastic and biodegradable mulches can buffer abiotic stress (Kasirajan and Ngouajio 2012). Plastic mulches play an important role in crop growth because they modify soil temperature and reduce evaporation (Lalitha et al. 2010); they have also been used for weed control (Krishnapillai 2009) and to favor nutrient cycling (Wallace et al. 2012). However, plastic mulches have been used only rarely to induce ecosystem recovery (Riege and Sigurgeirsson 2009).

Considering that the use of fragment edges facilitates the advance of the forest edge toward the adjacent matrix at different scales (Yoshihara et al. 2010), we tested the combined effects of small vegetation patches immersed in a fragmented landscape and white plastic mulch (for vegetable production) on the survival and growth of *Salvia mexicana* seedlings in a disturbed lava field located south of Mexico City. *Salvia mexicana* is a semideciduous shrub (it loses most or only a small part of its biomass in response to stressing conditions) important structural species in gaps and in disturbed temperate forests (Cornejo-Tenorio and Ibarra-Manríquez 2011), similar to the environment of our study area (González-Hidalgo et al. 2002). Besides, *Salvia* species facilitate the establishment of *Quercus* spp., in other ecosystems (Gómez-Aparicio et al. 2004; Castro et al. 2006).

In order to increase shrub recruitment in disturbed lava fields, we took an integrative analysis approach using *S. mexicana* as a phytometer species (sensu Kikvidze and Armas 2010). We evaluated how plants take advantage of the microclimatic variability created by small patches of vegetation and the use of plastic mulches at a range of smaller meteorological scales from β (200–20 m), γ (20 m–2 m) and δ (2 m–2 mm). With this purpose in mind, we identified shaded (North North West, NNW) and exposed sites (South, S) around five vegetation patches and compared the effects of these orientations on the soil surface temperature (T_{ss}) and PPFD; and evaluated how these microclimatic variables affect the survival and growth of our phytometer species, *S. mexicana*. We hypothesized that the microclimate created by the combined effects of the shade projected by the patches and of the mulch will affect *S.*

mexicana survival and growth depending on the season of the year, the variation in patch size and structure (such as canopy opening, vegetation height and plant density), and the lava substrate.

In this study, we (1) determined the microclimate created by vegetation patches and plastic mulch, (2) compared the effect on the survival and growth of *S. mexicana* seedlings of the microclimate inside (NNW) and outside (S) of the shade projected by vegetation patches; (3) determined the effect of white plastic mulch on the same growth variables; (4) tested the combined effect of these two factors on the survival and growth of *S. mexicana* seedlings; (5) related the light (at the seedling type level) and T_{ss} to growth variables measured in the seedlings; and (6) related patch size and structure to plant survival.

Materials and methods

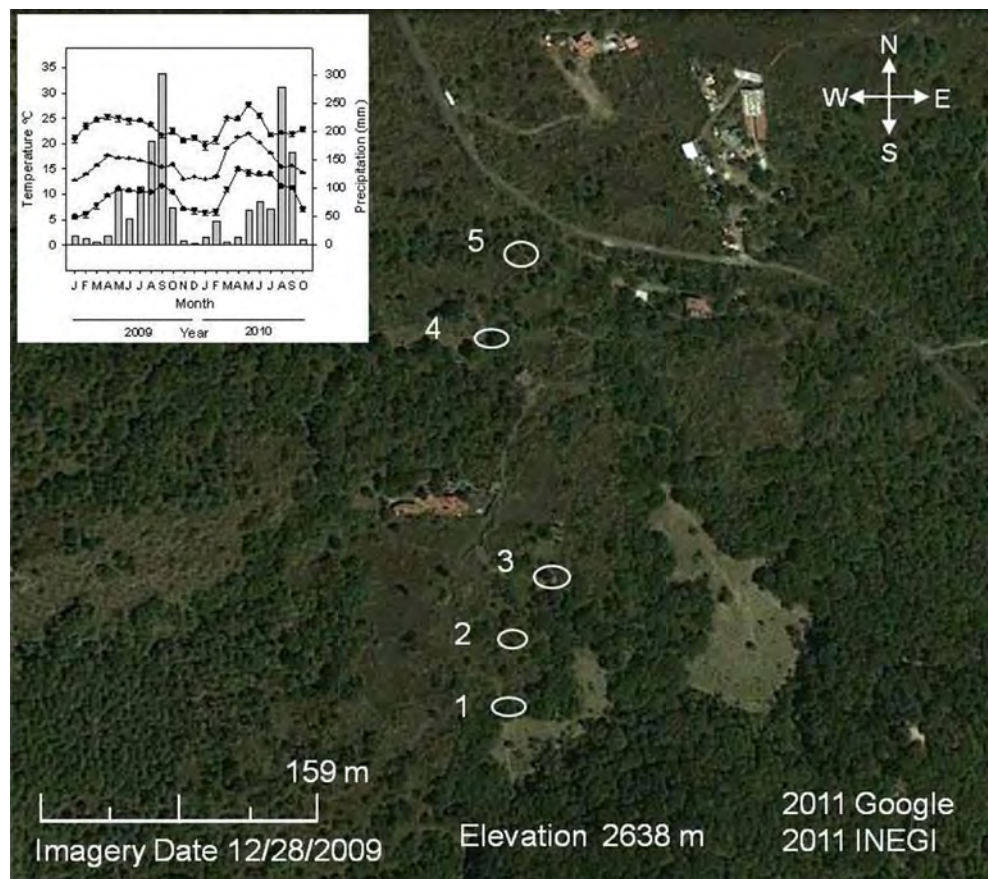
Study area and seed collection

The study area is located at 2,400–2,850 m a.s.l., inside a protected natural area—Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM, 19°15'32"N, 99°12'1.9"W). In this park, the climate is Cb'(w2)(w) (temperate by elevation, with a long sub-humid fresh summer), the mean annual temperature is 14 °C and the mean annual precipitation is 880 mm, with 80 % of the precipitation occurring between June and October (Fig. 1; González-Hidalgo et al. 2002). The PECM surface area is 727 ha, 29 % of which has suffered disturbance by illegal settlements from 1980 to 1989. Inside the park, we selected a lava field (1,650–2,000 years old, Siebe 2000). In this area, the mean thickness of the lava layer is 7 m (1–12 m, Delgado et al. 1998; Lorenzo Vázquez Selem, personal communication); this field was originally covered with xerophilous shrubland and oak forest and is currently undergoing different stages of recovery. *Salvia mexicana* seeds were collected in the PECM from more than ten plants during the dry season (December 2008).

Selection and characterization of the vegetation patches

The five vegetation patches (located between 2,600 and 2,650 m a.s.l.) were selected inside a 25-ha area that is covered by fragmented vegetation that includes small patches of oak forest immersed in a matrix of open secondary xerophilous shrubland. To locate the shaded and exposed areas around the five forested patches, we georeferenced a Google Earth image of the park taken in 2009 (Fig. 1), and we superimposed on it a layer with a topographic map with contours drawn every 10 m. Based on this information and using the software ArcView Gis v.6 (ESRI, New York, NY) and Google SketchUp v.8, we developed a digital landscape model to

Fig. 1 Aerial view of a 25-ha area of oak forest and xerophilous shrubland that was disturbed by an urban development. The ovals indicate schematically the form and size of the small vegetation patches used as shade sources in this work. *Inset upper left* Monthly mean, maximum and minimum temperatures and precipitation during the study period at the Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). Standard errors are indicated



which we added virtual shrubs and trees with aggregation patterns that were similar to those observed in the Google Earth image. Google maps imagery observations were also verified on the field. Next, we constructed a model of the shade dynamics throughout the year, and for each one of the five vegetation patches, we located the exposed and the shaded areas during the dry season (Fig. 2).

The five patches that were selected cover irregular areas, vary in size, tree density and canopy opening and are similar in slope ($3-10^\circ$); these and other site traits are shown in Table 1. The identity and the crown cover of each species, growing in each patch were also determined (Table 2). These patches are inside a matrix area where the vegetation was removed and/or the upper volcanic substrate layer was fragmented with machinery to flatten the area. Among the small rock fragments, shallow soil has accumulated, and the vegetation recovery is poor. During the rainy season, the matrix is covered by isolated perennial small trees and shrubs and seasonal vegetation (deciduous grasses, herbs and suffrutex), whereas during the dry season, it is covered only by perennial vegetation and the debris from seasonal vegetation.

Microclimatic characteristics of the areas around the patches

In order to relate the microclimate at small scale with the individual growth of *S. mexicana*, from October 2009 to

July 2010 (10 months) in both the shaded and the exposed (control) areas, the PPFD (400–700 nm) and T_{ss} were measured every hour and every 20 min, respectively, from 0800 hours to 1700 hours. The PPFD was measured at the tips of *S. mexicana* seedlings introduced to the PECM, as high as the seedlings grew in height, using two LI 185A

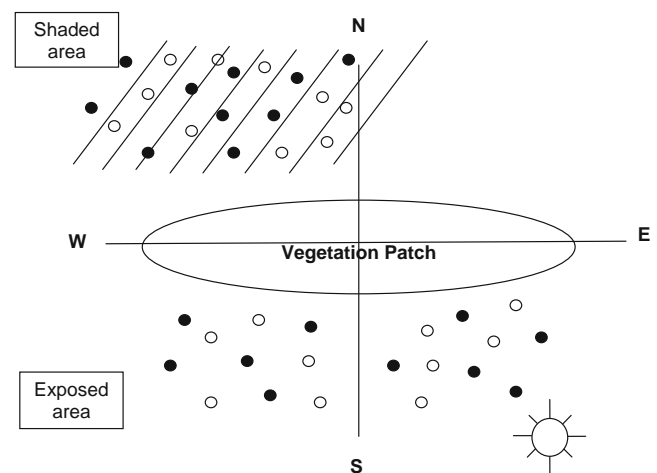


Fig. 2 Diagram of one of the patches where seedlings of *Salvia mexicana* were planted in exposed and shaded areas, located in two orientations with respect to a vegetation patch. The shaded area is represented by diagonal lines. Black circles Seedlings with mulch, white circles without mulch

Table 1 Characteristics of the vegetation patches selected as shade source for *Salvia mexicana* seedlings. T_a Air temperature, *PPFD* Photosynthetic photon flux density. Standard deviations are indicated in parenthesis

Patch traits	Patch				
	1	2	3	4	5
Area (m ²)	329	260	396	350	508
Slope (%)	3–5	10	10	7–10	5
Canopy opening (%)	30	25	20	45	50
Canopy height (m)	9	6	7	7	10
Soil depth (cm)	8	6	6	7	9
Thickness of litter (cm)	4	4	3	5	7
Bare rock substrate (%)	25	35	30	15	10
Herbaceous vegetation (%)	30	35	30	35	25
Shrubby vegetation (%)	45	30	40	50	65
Mean T_a (°C), in exposed sites	26.28 (5.34)	25.77 (4.76)	25.83 (5.85)	26.31 (7.03)	24.19 (5.28)
Mean T_a (°C), in shaded sites	21.22 (5.32)	23.22 (6.46)	21.73 (7.17)	21.19 (6.03)	21.77 (6.15)
Mean PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), in exposed sites	829 (131)	835 (292)	731 (254)	762 (201)	829 (131)
Mean PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), in shaded sites	240 (147)	607 (303)	342 (230)	543 (277)	724 (240)

quantometers (LI-COR, Lincoln, NE) provided with quantum sensors LI-190SA (400–700 nm). The T_{ss} was recorded with 60 dataloggers (HOBO U12-013 Onset Computer Corporation, Pocasset, MA) which accept two thermocouple probes TMC6-HD (interval: from –40 °C to 100 °C, accuracy ± 2.5 % of absolute reading) and an internal thermistor

(resolution: ± 0.03 °C; accuracy: 0.35). In this case only one thermocouple was placed on the soil surface, close to the bases of the stems of 60 seedlings. To avoid dataloggers overheating, the house holding and the cables were covered by soil and litter brought from an oak forest. From these, six thermocouples were placed

Table 2 Plant cover of each species growing in the five vegetation patches included in this study. All species are part of the understory (plants ≤ 1.5 m), except *Quercus rugosa* and *Buddleja cordata*, which are also part of the canopy. *N* North, *S* South

Patch number	Cover (m ²)									
	1		2		3		4		5	
Species	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Agave salmiana</i>	0.96			2.07						
<i>Ageratina glabrata</i>	3.64	3.84	6.19	1.50	4.96	2.51	1.66	2.09	10.55	10.81
<i>Garrya laurifolia</i>									2.97	
<i>Arbutus xalapensis</i>					7.85					
<i>Arracacea toluensis</i>									0.19	
<i>Baccharis conferta</i>		4.49	1.30			5.36		2.59		
<i>Buddleja parviflora</i>						3.02				
<i>Buddleja cordata</i>	98.7 ^a		785 ^a		118.8 ^a		105 ^a		152.4 ^a	
	14.43		4.48	15.71			1.04		2.10	11.78
<i>Muhlenbergia robusta</i>						1.23				
<i>Stevia micrantha</i>				0.10						
<i>Quercus rugosa</i>	230.7 ^a		182 ^a		277.2 ^a		245 ^a		355.6 ^a	
					0.38					
<i>Sedum oxypetalum</i>	7.70	5.37	2.08	2.14	0.47	4.79	2.39	0.35		
<i>Senecio precox</i>	2.07		0.28				1.50	2.19		
<i>Stevia salicifolia</i>					3.90			7.84		1.63
<i>Verbesina virgata</i>		0.08							0.55	0.17
<i>Wigandia urens</i>				0.92						

^aOnly the total cover for each patch is indicated for *Q. rugosa* and *B. cordata*

in six plants distributed randomly in each of the shaded and exposed sites in all five patches.

To assess the effect of the white plastic mulch on the temperature in the shaded and exposed sites, additionally, we placed other four dataloggers, each with one thermocouple on the soil surface and other thermocouples beneath the mulch in both the exposed and the shaded sites. To evaluate the effect of the lava substrate on the vertical variation of temperature, in a vertical space similar to that occupied for the *S. mexicana* seedlings (over and beneath the soil surface), at the beginning of the spring, when cold (as in winter) and warm days (as in summer) can occur in the same month, we deployed six additional dataloggers, to characterize the variation of air and soil temperature over full days in three microsites: (1) an exposed area, (2) a patch with an open canopy, and (3) another with a closed canopy. Two dataloggers were distributed evenly in each of the three different locations: the logger housing was buried 5 cm under the soil (T_{-5}), one thermocouple was placed 3 cm above (T_3), and other 45 cm above the soil surface (T_{45}), close to the maximum seedling height recorded. To ensure that the air temperature (T_a) was measured, the thermocouples tips were hanging from stems or branches of shrubs or trees at the indicated vertical locations. In order to calculate the cooling and the heating rates, soil or air temperatures measured on both the warmest and the coldest days in a month (April) were fitted to a logistic dose response peak function (SYSTAT 2002):

$$y[x, a, b, c, d] := a + (4 * b * x^{(-d - 1)} * c^{(d + 1)} * d^2) / (d - 1 + d * x^{(-d)} * c^d + x^{(-d)} * c^d)^2.$$

where y is the temperature as a function of time x , and the following parameters: a =minimum temperature at $x=0$, $a+b$ =the maximum temperature, c =the time at which the maximum temperature is recorded, d =curve form parameter. In the above equation, x was expressed as a dimensionless variable corresponding to the time expressed in fractions of a 24-h period. The heating and cooling rates were the first maximum and minimum derivatives, respectively, of the curves in each microsite and day, which were analyzed using a two-way ANOVA test.

Seedling propagation, transplantation and evaluation of growth

In order to evaluate the effect of the yearly variation of the shade dynamic on the survival and growth of our phytometer species, we germinated seeds and transplanted to the field seedling of *S. mexicana*. The seeds of this species were sown in Petri dishes and germinated in growth chambers (Lab-Line 455 Instrument, Melrose Park, IL) at 25 °C. Five-day-old seedlings, one seedling per bag, were planted in black plastic bags filled with a mixture of oak

forest soil and silica sand (1:1, v:v); 200 seedlings were placed in a shade house and watered every 3rd day at field capacity. After 4 months (in July 2009, rainy season), the seedlings were transplanted to the five selected vegetation patches in the PECM.

In each patch, 40 *S. mexicana* seedlings were transplanted, 20 to shaded sites and 20 to exposed sites. After planting, pieces of white plastic mulch 50×50 cm in size were placed around the base of each half of the transplanted *S. mexicana* seedlings. The factorial design was: 5 patches×2 light exposures (shaded and exposed) × 2 mulching treatments×10 seedlings, for a total of 200 seedlings. The seedling height (from the soil level to the plant tip) and crown cover were recorded for a year and related to T_{ss} and PPFD. To calculate the seedling crown cover, we measured the largest and the smallest diameters and used the ellipse formula.

Data analysis

For each month, the mean daily PPFD and T_{ss} were related with seedling height and crown cover by regression analysis using TableCurve 2D, v3 (AISN Software, Chicago, IL). The patch area, canopy opening and tree density were related to final seedling survival. The patch area, tree density, canopy opening and canopy height were also interrelated. The PPFD and the mean, maximum and minimum T_{ss} were compared among the patches with ANOVA analysis.

Seedling survival as related to light exposure and mulching was analyzed by logistic regression using JMP software (ver. 8.0 SAS Institute, Cary, NC). To determine the effects of light exposure and mulching on seedling height and crown cover throughout the year, we performed repeated measures MANOVAs using JMP software. For these analyses, the patches, as a factor, were included in the model but we did not interpret the results related to these because they were considered replications. For the interactions, P values less than or equal to 0.15 were considered significant because they are more complex than simple hypothesis (Selvin 1996). One MANOVA was performed for each of the growth variables from the exposed sites, and another MANOVA for the data from the shaded sites. Some of the MANOVAs included data only from August 2009 to January 2010 because of the lack of seedlings in all the patches in the remaining months (February–July).

Results

Microclimatic characteristics of the patches

The mean daily T_{ss} value varied significantly throughout the year ($F_{(9, 599)}=145.99, P=0.0001$), between light exposures ($F_{(1, 599)}=233.09, P=0.0001$) and between patches ($F_{(4, 599)}$

=3.63, $P=0.006$). All of the interactions were significant: time \times patch ($F_{(36, 599)}=2.38$, $P=0.0001$), time \times light exposure ($F_{(9, 599)}=24.12$, $P=0.0001$), patch \times light exposure ($F_{(4, 599)}=5.42$, $P=0.0003$), and time \times patch \times light exposure ($F_{(36, 599)}=2.89$, $P=0.0001$) (Fig. 3a). The shaded sites had a mean daily T_{ss} value (21.8 ± 6.3 °C) lower than that of the exposed sites (25.7 ± 5.7 °C). The lowest mean T_{ss} was registered in January (16.9 ± 2.7 °C), and the highest ones were observed in May (31.8 ± 3.5 °C). The patch with the lowest mean T_{ss} was patch 5 (23 ± 5.8 °C), and the highest means were recorded in patches 2 and 5 (24.5 ± 5.8 and 23.8 ± 6.8 °C, respectively) (Fig. 3a). In the shaded sites, the mean daily T_{ss} value was reduced by the mulch by 0.28 ± 0.02 °C compared to T_{ss} in sites uncovered by mulch (19.62 ± 3.60 and 19.33 ± 3.62 for microsities uncovered and covered by mulch, respectively), whereas the reduction was 1.8 ± 0.72 °C in the exposed areas (27.06 ± 8.04 and 25.23 ± 7.31 for sites uncovered and covered by mulch, respectively).

The heating rates were faster than the cooling rates. On the cold day, the site, ($F_{(2, 26)}=29939723.3$, $P=0.0001$), the position of the sensor with respect to the soil surface (T_{-5} , T_3 and T_{45} ; $F_{(2, 26)}=34505211.1$, $P=0.0001$) and their interaction were significant ($F_{(4, 26)}=43777552.7$, $P=0.0001$). The heating rates were faster in exposed sites and slower in shaded sites. In general, heating rates at T_{-5} were significantly slower. In the exposed site, T_{45} had the highest rate (Appendix 1). In the warm day, only the site had significant effect ($F_{(2, 26)}=6.5$, $P=0.008$). In the exposed sites, the heating rates were highest. There were no significant differences in the cooling rates. The highest value in the sum of cumulative temperatures was found in the exposed site at T_{-5} . Conversely, this value was lowest at T_{45} above the soil surface (Fig. 4; Appendix 1). In the exposed site at T_{-5} the cumulative temperatures were the highest of all the microsities (Fig. 4; Appendix 1).

The mean PPFd varied significantly throughout the year (Fig. 3b, $F_{(9, 999)}=332.41$, $P=0.0001$), between the exposed and shaded sites ($F_{(1, 999)}=2039.83$, $P=0.0001$) and between the patches ($F_{(4, 999)}=238.22$, $P=0.0001$). All interactions were significant: time \times patch ($F_{(36, 999)}=17.58$, $P=0.0001$), time \times shade ($F_{(9, 999)}=49.30$, $P=0.0001$), patch \times

shade ($F_{(4, 999)}=136.36$, $P=0.0001$), and time \times patch \times shade ($F_{(36, 999)}=8.43$, $P=0.0001$). In the exposed sites, the mean PPFd was 789 ± 239 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, whereas it was 491 ± 301 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the shaded sites. The highest mean PPFds were registered in March (870 ± 269 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and April (888 ± 286 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the lowest mean occurred in January (319 ± 201 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The lowest mean PPFds occurred in patches 1 (514 ± 349 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and 3 (537 ± 310 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the highest mean was registered in patch 5 (776 ± 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Fig. 3b).

Seedling survival

The time, patch and light exposure had significant effects on *S. mexicana* survival ($\chi^2=172.76$, $\chi^2=52.61$ and $\chi^2=46.72$; in all cases $P=0.0001$; Fig. 5). Mulching exerted a significant effect only when it was interacting with any of the other three factors (time, patch and light exposure). At the end of the observation year, the final survival was 52 % in the mulched microsities compared to 38 % without mulch ($\chi^2=6.67$, $P=0.01$). After a year, the total survival in the shaded sites was 62 %, whereas it was 30 % in the exposed sites ($\chi^2=15.11$, $P=0.0001$). Survival varied between 38 % and 66 % for patches 2 and 3, respectively. Survival was highest in patches 3 and 4 (from 40 to 80 and from 60 to 80, for the exposed and shaded sites, respectively). In all of the five exposed and shaded sites, with or without mulch, survival decreased significantly from February to May ($\chi^2=16.00$, $P=0.003$). The decrease in survival was sharpest from March to May. Only in patch 5 was the survival higher without mulch, which was caused by survival in the shaded sites. Only the openings in the patch canopy and seedling survival in the shaded areas had a positive significant relationship with survival ($R^2=0.85$, $P=0.026$).

Seedling growth

In the exposed sites of patches 1, 2 and 4, the survival percentages were insufficient for analysis starting in February 2010. Therefore, the effect of light exposure was not analyzed in the subsequent months.

Fig. 3 Mean monthly values of **a** soil surface temperature (T_{ss}) and **b** mean photosynthetic photon flux density (PPFD) in exposed (white circles) and shaded (black circles) areas near five vegetation patches. Bars Standard deviation

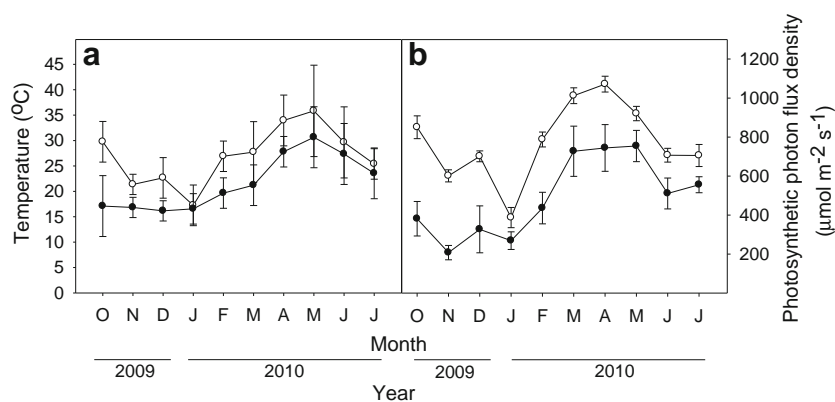
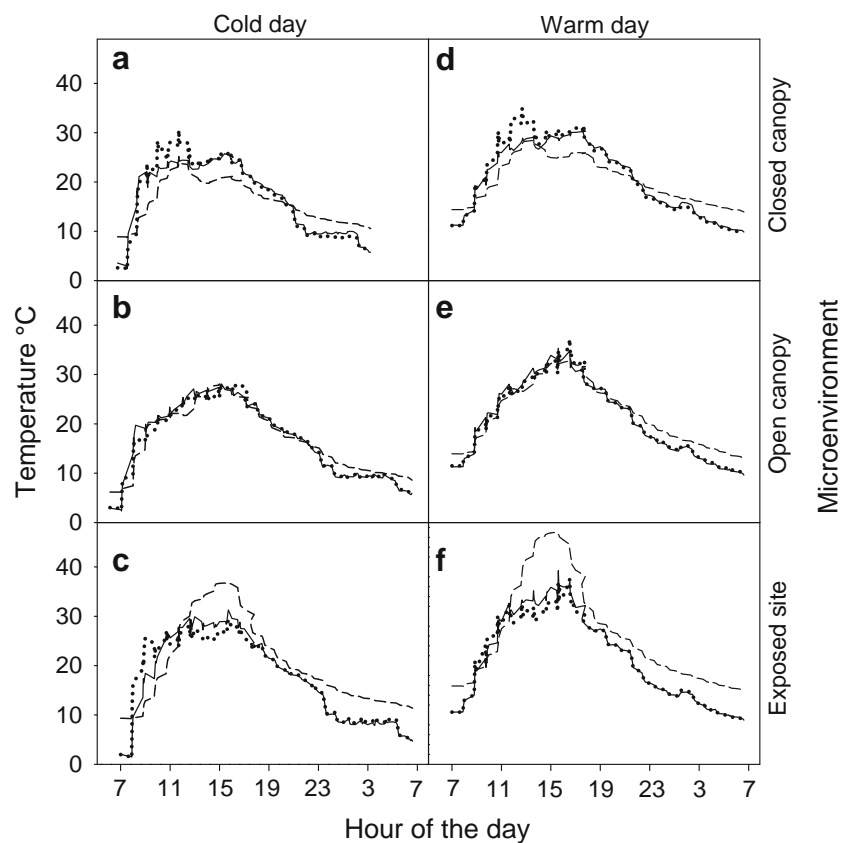


Fig. 4 Daily course of mean soil and air temperatures at three vertical locations in relation to the soil surface: buried in the soil at -5 cm in depth (T_{-5}) (dashed lines), air temperature 3 (T_3) (solid lines) and 45 cm over the soil surface (T_{45}) (dotted lines), on 2 contrasting days, in three microenvironments (beneath a closed canopy, an open canopy and an exposed site) of PECM



Seedling height

From August 2009 to January 2010, there was a significant effect for time and for the interaction between time and light exposure; the favorable effect of mulching on seedling height did not change over time (Fig. 6, Appendix 2). There were also significant effects on seedling height related to light exposure and mulching; the interaction between these factors was significant. Without mulching, the seedlings were significantly shorter than with mulching in the exposed sites (Fig. 6a–d).

Within the exposed sites, time of year significantly affected seedling height. In general, plant height increased significantly from August to October and decreased significantly in January 2010, at the beginning of the dry season (Fig. 6a–e). The favorable effect of mulching on seedling height was maintained over time, producing significantly taller seedlings (Fig. 6a–d). Within the shaded sites, the time significantly affected seedling height (Fig. 6f–j). Seedlings were taller from October 2009 to January 2010 and shorter from March to May (dry season); the tallest seedlings in the study year occurred in July.

Seedling crown cover

From August 2009 to January 2010, crown cover followed a similar trend to seedling height throughout

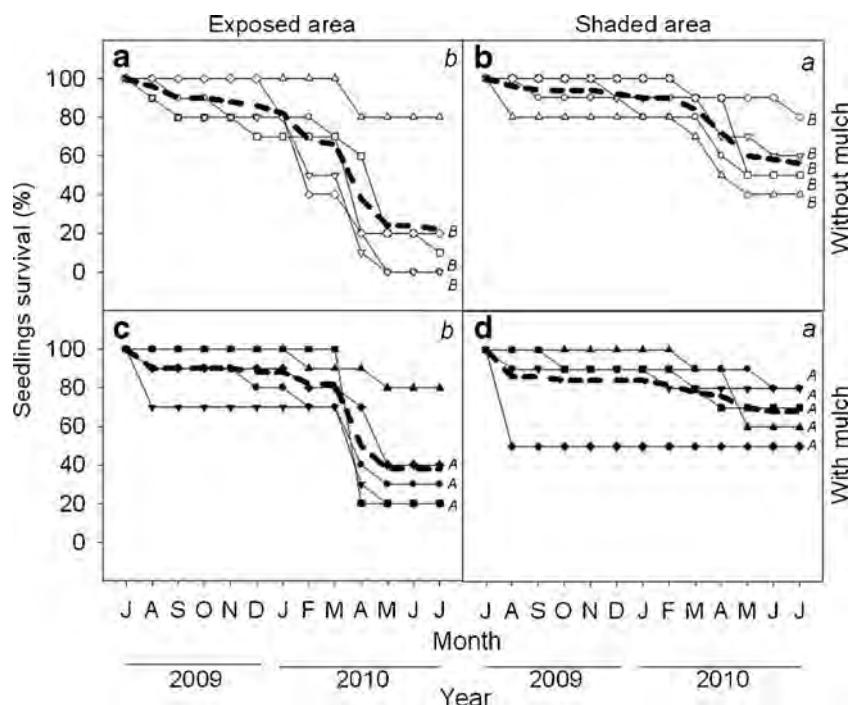
the year (data not shown); there were significant effects of time, the interaction between light exposure and time, and finally of light exposure itself (Appendix 2). Crown cover was significantly smallest in January 2010 and greatest from September to November 2009. In August and in the shaded sites, crown cover was larger than in the exposed sites.

In the exposed sites from August 2009 to January 2010, the time and the interaction time and mulching affected the growth of crown cover significantly. Seedling crown cover was significantly the largest in September and subsequently decreased; the smallest crown cover occurred in January. From August to December 2010, mulching had a favorable effect on plant cover. In the shaded sites from August 2009 to July 2010, the time significantly affected the growth of the seedling crown cover. Crown cover was significantly greater from September to December and largest in July. Crown cover was smallest from March to June.

Relationship between mean PPFD and *S. mexicana* seedling growth

The seedling height and crown cover were negatively related ($R^2=0.49-0.81$, $P=0.0001$) with the PPFD in October 2009 and January–July 2010. February 2010 (Fig. 7a, b) had a low R^2 (0.54) and July 2010

Fig. 5 Survival of seedlings of *Salvia mexicana* planted in exposed (a, c) and shaded (b, d) sites close to five vegetation patches in microsites covered (black circles) and uncovered (white circles) by white plastic mulch. Different *italicised capital letters* indicate significant differences between the mulching treatments, and different *italicised lowercase letters* indicate significant differences between the exposed and shaded sites at the end of the year of study at $\alpha=0.05$. *Circles* Patch 1, *squares* patch 2, *up-facing triangles* patch 3, *down-facing triangles* patch 4, *diamonds* patch 5. *Dashed line* Mean survival



(Fig. 7e, f) had a high R^2 (0.72). Overall, seedling height and crown cover decreased significantly as the PPFD increased. In November–December, we found no significant relationships.

Relationship between T_{ss} and *S. mexicana* seedling growth

A relationship between T_{ss} and seedling growth was found mostly in the dry season ($R^2=0.17-0.75$, $P\leq 0.01$, Appendix 3). For the exposed sites, plant height was related principally to the mean daily amplitude of the T_{ss} ; this relationship was significant in January ($R^2=0.43$, $P\leq 0.01$) and May ($R^2=0.67$, $P\leq 0.01$). In contrast, plant cover was related more to the mean T_{ss} than to the extreme values or the temperature amplitude. This relationship was observed from November to February ($R^2=0.47-0.67$, $P\leq 0.01$). In the shaded sites, the growth variables studied were related frequently to the mean T_{ss} variation through time ($R^2=0.17-0.47$, $P\leq 0.01$). Plant height was related positively to the daily amplitude of the T_{ss} from November to July ($R^2=0.28-0.69$, $P\leq 0.01$), with the exception of March, April and June. In November, this relationship was negative. The relationship of the mean daily T_{ss} with the seedling crown cover did not show a clear pattern over the year; only the minimum T_{ss} affected this variable positively from February to April ($R^2=0.49-0.61$, $P\leq 0.01$); the same pattern occurred with plant height ($R^2=0.21-0.69$, $P\leq 0.01$). The relationships of seedling height and crown cover with the

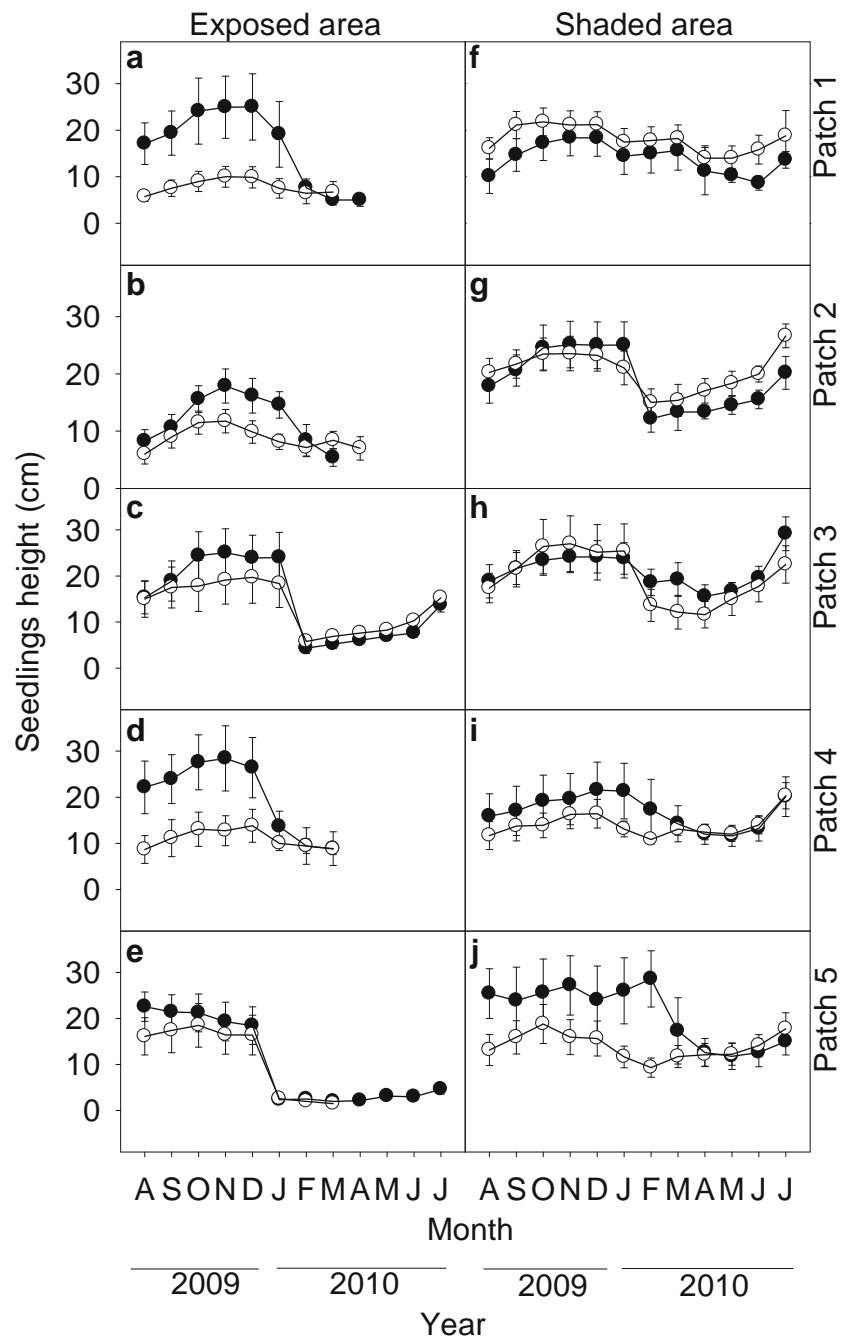
mean daily T_{ss} in February and July are shown in Fig. 7c, d, g, h, respectively.

Discussion

In the study area, the characteristics of the volcanic substrate, light exposure and the consequent variations in T_a and T_{ss} affected plant survival and growth. The shade projected by the remnant vegetation patches and the combined use of plastic mulch increased the survival of *S. mexicana* seedlings; both effects reduced the daily fluctuations in the microclimate that surrounds the seedlings, in contrast with the harsh conditions in the exposed areas. However, at small scales (within areas close to vegetation patches), the buffer effect was heterogeneous and dynamic in space and time. The shade projected by the vegetation patches acted at microscales $\beta-\delta$ (200–0.002 m), whereas the mulch and T_{ss} had effects at microscale δ (2–0.002 m; Stull 1988; Orozco-Segovia and Sánchez-Coronado 2009).

Our data showed that the patch shade reduced the mean daily T_{ss} 4 °C in respect to the exposed side, whereas mulch reduced it in a lowest degree (0.28 and 1.8 °C for the shaded and exposed sites, respectively). The reduced effect of the mulch was likely due to the scant soil accumulation on the upwelling dark lava rock. Despite these results, it is known that, in general, mulches reduce heat transfer from the surface to the soil, with a consequent increase in soil moisture (Lalitha et al. 2010). Nevertheless, in the study area and

Fig. 6 Mean seedling height of *S. mexicana* planted in exposed (a–e) and shaded (f–j) sites close to five vegetation patches and in microsites covered (closed symbols) and uncovered (open symbols) by white plastic mulch. Bars Standard deviation

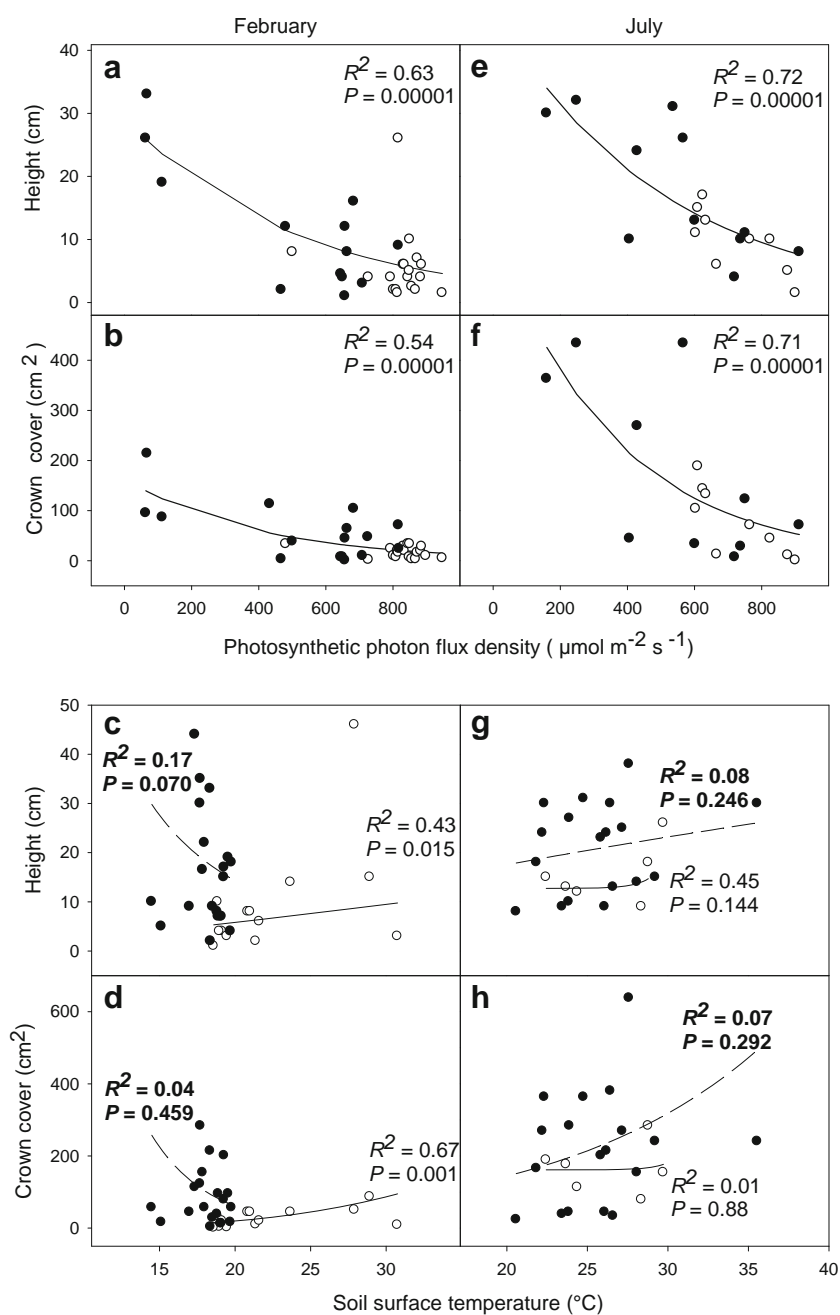


in the dry season, some data suggest that, in exposed sites, the mulch has no significant effect on soil moisture content ($1.67 \pm 4.8\%$ and $3.57 \pm 5.9\%$, outside and under the mulching, respectively). In contrast, shade favors significantly moisture retention; in the shaded areas the soil moisture is $25.58 \pm 2.94\%$ outside of the mulching and $15.60 \pm 5.67\%$ under it; soil moisture can even be highest without the mulch because of condensation of moisture on the soil

surface early in the morning (A. Orozco-Segovia, personal observations).

The vertical variation in temperature in the gradient studied (from T_{-5} to T_{45}) showed that in the exposed sites at 1510 hours, T_{-5} was $49\text{ }^\circ\text{C}$; while T_3 was $45\text{ }^\circ\text{C}$. This indicates the high capacity for heat storage of the lava rock. In contrast, within the vegetation patches T_{-5} and T_3 were $23\text{ }^\circ\text{C}$ and $29\text{ }^\circ\text{C}$, respectively (Fig. 4). In the exposed areas,

Fig. 7 Relationships between mean daily values of PPFD (in a spring month, February) and (a summer month, July) and (a, e) the height, and (b, f) crown cover of seedlings of *S. mexicana*. Months are indicated at the top of the figure. Relationships between mean values of soil surface temperature and (c, g) height, and (d, h) crown cover of the seedlings planted in exposed (white circles) and shaded (black circles) areas during the dry (a–d) and rainy seasons (e–h) of 2010. The coefficient of determination and the significance of the regression analysis are shown



the amplitude of the variation in T_{45} (at the highest height reached by the *Salvia* seedlings) was $\sim 27^{\circ}\text{C}$ (from 1°C to 28°C and from 9°C to 37°C , for cold and warm days, respectively). This variation also occurred in T_{-5} (from 9°C to 37°C and from 15°C to 47°C , for cold and warm days, respectively), but on warm days the amplitude was greater ($\sim 32^{\circ}\text{C}$). The lava rock surface absorbs heat and subsequently radiates this heat back to the surroundings; this might explain

the high temperatures registered in T_{45} even under the patch canopy (Short 2005). The high soil and air temperatures observed in the study area, combined with their effect on the evaporation of water in the soil and the added water percolation through cracks in the lava, represent the main constraints for seedling growth and survival, as these directly affect photosynthesis and root growth (Larcher 2003). For example, in *Buddleja cordata*, *Dodonaea viscosa* and *Senecio praecox*,

growing in the study area, stomatal conductance drops at T_a close to 28 °C (Barradas et al. 2004).

Throughout the year (Fig. 6), the low but significant relationships found between T_{ss} and the evaluated growth variables suggest that in autumn and winter (dry season), in shaded sites, the temperature affects the seedling height and cover more than in the exposed sites, where T_{ss} was more related to seedling crown cover than to plant height and few significant relationships with temperature were found (Appendix 3). The daily amplitude in the T_{ss} affected height growth more in the shaded sites than in the exposed sites. The lack of a pattern in the distribution of positive and negative relationships between T_{ss} and seedling growth throughout the year reflects the complexity of heat fluxes and other abiotic and biotic factors. These results require additional careful study, not least because the rocky substrate complicates the relationships between substrate traits (soil water potential, water soil evaporation, percolation of water throughout the rock and nutrient cycling, among others) and heat storage and heat flux (horizontal and vertical transfer) throughout the day and year.

The PPFD was reduced by the shade projected by the patches from 789 ± 239 to $491 \pm 301 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Photon flux densities in this range are sufficient for optimal photosynthesis in C_3 plants and also for the inhibition of photosynthesis (Taiz and Zeiger 2006). This inhibition by itself may explain why, in several months, we found a negative relationship between crown cover and plant height and the mean PPFD. However, the fact that *S. mexicana* loses part of its foliage in response to water stress at any time of the year, as a strategy to endure the stressful months of the year, explains the biomass reduction. The wide variation in PPFD in the exposed and shaded sites suggests that the quality of planting microsites also varies depending on the path of the sun. During the dry season, several species in the PECM are deciduous, which allows more light to pass through the patch of vegetation and reach certain microsites.

Our results show that the shade projected by plant patches and mulch creates safe sites for seedling establishment. Thus, these are inexpensive restoration tools that may help to reintroduce late successional species in fragmented and altered plant communities. The survival and growth of *S. mexicana* also depended on the microsite quality, which was determined by the environmental heterogeneity in the area, which varied at small scales. The microsite quality might also be modified by other landscape elements, such as neighboring patches or isolated trees and rock and soil distribution, which is

a reflection of the high microenvironmental heterogeneity in the PECM. The linear positive significant relationship between openings in the patch canopy and seedling survival in the shaded areas (without mulch) indicates that the shade quality projected by each patch is important. In this study, canopy opening was the only patch trait (as opposed to patch size, plant height or density) that was related to survival, reflecting a variation in the individual tree canopies among the patches or in the tree distribution inside each patch.

Although the results can be related more closely to the mean PPFD and temperature than to mulching, in the exposed areas the seedlings survived in low percentages with mulch, whereas survival was practically zero without mulch, except for patches 3 and 5, where survival was relatively high. In plantings located in wide-open areas of tropical deciduous forests, mulch has been found to have a dominant effect on enhancing survival (Barajas-Guzmán et al. 2006). However, in the heterogeneous landscape of the studied area, and in areas next to the vegetation edge, the effect of mulch was significant but no more relevant than that of the PPFD.

In addition to the simple effect of shade projected by the patches of vegetation, variations in survival and growth might be explained by (1) changes in the orientation of the shade projected due to the rotation of the Earth; (2) the quality of the shade projected for each patch; (3) the projection of the shade of isolated trees and other vegetation patches close to several of the exposed and shaded areas; (4) the phenological changes (leaf drop) in the vegetation; (5) the effect of mulching, either in isolation or in addition to PPFD amelioration by the previous causes, and finally (6) the effect of the distribution of bare rock and the shallow soil on soil and air temperature. The use of shade projected by the patches and mulching reduced the risk of death of *S. mexicana* seedlings and enhances their growth at both the β and the γ meteorological scales. Thus, to enhance the establishment of late successional species, landscape attributes and dynamics must be taken into account.

Acknowledgments This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate program in the Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). This study was supported by the Grant Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN222508 and IN201912, which also provided P.E.M.H. with a scholarship for his doctoral studies. We also thank the Facultad de Ciencias, UNAM for the permission given to P.E.M.H. to carry out his studies. We thank Maritza Peña and Jennifer Miranda for field and laboratory assistance and Alejandro González Ponce, Daniel Valle Vidal and Rocío Ganiel for technical support.

Appendix 1

Table 3 First derivatives for the fittings carried out on the daily course of temperature in cold and warm days in three microenvironments in the PECM. First derivative maximum indicates the heating rate and the first derivative minimum indicates the cooling rate. The sum of the cumulative temperature along the day is also shown. Letters indicate significant differences

Site	Cold day					Warm day				
	X value	First derivative (minimum)	X value	First derivative (maximum)	Cumulative temperature	X value	First derivative (minimum)	X value	First derivative (maximum)	Cumulative temperature
Exposed -5 cm	10.66	-3.61 a	4.61	6.28 f	2,965.04	10.27	-4.95 a	4.99	8.00 ab	3,804.45
Exposed 3 cm	12.64	-2.72 a	2.45	6.47 e	2,441.32	12.02	-1.90 a	3.71	4.01 ab	3,169.81
Exposed 45 cm	11.63	-1.74 a	0.00	17,710.70 a	2,326.74	11.70	-1.26 a	2.70	3.09 a	2,929.29
Open canopy -5 cm	12.20	-1.66 a	2.16	4.57 f	2,532.08	12.81	-2.80 a	3.01	5.31 ab	3,141.06
Open canopy 3 cm	12.30	-1.70 a	0.00	81.86 d	2,435.08	11.77	-2.03 a	2.20	5.46 ab	3,053.12
Open canopy 45 cm	12.46	-1.71 a	0.35	6.64 f	2,441.01	12.28	-1.62 a	0.00	7.19 ab	2,982.87
Closed canopy -5 cm	12.21	-1.06 a	1.59	3.27 f	2,537.37	11.57	-2.07 a	0.72	7.50 b	3,086.89
Closed canopy 3 cm	12.69	-1.47 a	0.00	4,760.86 b	2,407.86	11.83	-2.06 a	2.72	5.07 a	3,048.73
Closed canopy 45 cm	11.90	-1.76 a	0.00	968.14 c	2,474.15	11.54	-1.91 a	0.55	7.15 ab	3,054.63

Appendix 2

Table 4 Results of the repeated measures MANOVA's carried out to test the effect of time, light exposure (shaded or exposed) and the presence or absent of plastic mulch, on seedling height and seedling crown cover growth from August 2009 to January 2010 around five vegetation patches. *DF* Degrees of freedom, $\alpha \leq 0.05$ for the main effects and $\alpha \leq 0.15$ for the interactions (according to Selvin 1996)

Source of variation	F	DF	P
Seedling height			
Wilk's Lambda=0.63, DF=35, 725.97, $P=0.0001$, for the exposed and shaded areas			
Time	18.89	5, 172	0.0001
Time×light exposure	3.40	5, 172	0.005
Time×mulch	0.99	5, 172	0.42
Patch	2.00	4, 176	0.09
Light exposure	4.13	1, 176	0.04
Mulch	8.36	1, 176	0.004
Light exposure×mulch	3.16	1, 176	0.07
Wilk's Lambda=0.52, DF=25, 306.12, $P=0.0004$, for the exposed areas			
Time	11.88	5, 82	0.0001
Time×mulch	1.03	5, 82	0.40
Patch	1.77	4, 86	0.14
Mulch	11.92	1, 86	0.0009
Wilk's Lambda=0.35, DF=55, 355.37, $P=0.0045$, for the shaded areas			
Time	21.76	11, 76	0.0001
Time×mulch	1.7	11, 76	0.089
Patch	1.66	4, 86	0.16
Mulch	0.32	1, 86	0.57
Seedling crown growth			
January 2010 Wilk's Lambda=0.61, DF=35, 713.35, $P=0.0001$, for the exposed and shaded areas			
Time	29.48	5, 169	0.0001

Table 4 (continued)

Source of variation	F	DF	P
Time×light exposure	9.11	5, 169	0.0001
Time×mulch	1.51	5, 169	0.18
Patch	3.01	4, 173	0.019
Light exposure	53.53	1, 173	0.0001
Mulch	0.50	1, 173	0.48
Light exposure×mulch	1.15	1, 173	0.28
Wilk's Lambda=0.66, DF=25, 302.4, P=0.09, for the exposed areas			
Time	13.77	5, 81	0.0001
Time×mulch	2.06	5, 81	0.07
Patch	4.71	4, 85	0.0017
Mulch	4.69	1, 85	0.03
Wilk's Lambda=0.35, DF=55, 355.37, P=0.004, for the shaded areas			
Time	23.26	11, 76	0.0001
Time×mulch	1.06	11, 76	0.40
Patch	1.72	4, 86	0.15
Mulch	0.36	1, 86	0.54

Appendix 3

Table 5 Significant ($P \leq 0.001$) relationships between the growth parameters (height and crown cover) and the extremes temperatures and the amplitude of the soil surface temperature (T_{ss})

Sites	T_{ss}	Month	Growth parameter												
			O	N	D	J	F	M	A	M	J	J			
Exposed	Mean	Height												+	
		Crown cover		+		+	+								
	Maximum	Height	+												
		Crown cover		-		-	-								
	Minimum	Height		+		+									
		Crown cover		+	+										
Amplitude	Height				+								+		
	Crown cover		+			-									
Shaded	Mean	Height		+	+	+									
		Crown cover		-		+		+							
	Maximum	Height			+	+	+								
		Crown cover													
	Minimum	Height						+	+	+					
		Crown cover						+	+	+					
Amplitude	Height		-	+	+	+						+	+		
	Crown cover		-		+	-									

^a(+) positive or (-) negative relationship

References

Barajas-Guzmán MG, Campo J, Barradas VL (2006) Soil water, nutrient availability and sampling survival under organic and polyethylene mulch in a seasonally dry tropical forest. *Plant Soil* 287:347–357

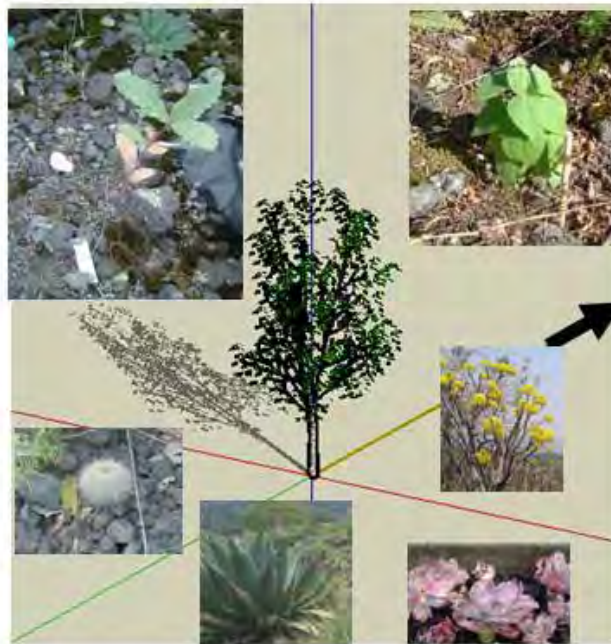
Barradas VL, Ramos-Vázquez A, Orozco-Segovia A (2004) Stomatal conductance in a tropical xerophyllous shrubland at a lava substratum. *Int J Biometeorol* 48:119–127

Castro J, Zamora R, Hódar JA (2006) Restoring a *Quercus pyrenaica* forest using pioneer shrubs as nurse plants. *Appl Veg Sci* 9:137–142

- Cornejo-Tenorio G, Ibarra-Manríquez G (2011) Diversidad y distribución del género *Salvia* (Lamiaceae) en Michoacán, México. *Rev Mex Biodivers* 82:1279–1296
- Delgado H, Molinero R, Cervantes P et al (1998) Geology of the Xitle volcano in southern Mexico City—a 2000-years-old monogenetic volcano in an urban area. *Rev Mex Ciencias Geol* 15:115–131
- Feng-Ming L, An-Hong G, Hong W (1999) Effects of clear plastic film mulch on yield of spring wheat. *Field Crop Res* 63:79–86
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM et al (2004) Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol Appl* 14:1128–1138
- González-Hidalgo B, Orozco-Segovia A, Diego-Pérez N (2002) Florística y afinidades fitogeográficas de la Reserva Lomas del Seminario (Ajusco Medio, Distrito Federal). *Acta Bot Hung* 44:297–316
- Kasirajan S, Ngouajio M (2012) Polyethylene and biodegradable mulches for agricultural applications: a review. *Agron Sustain Dev* 32:501–529
- Kikvidze Z, Armas C (2010) Plant interaction indices based on experimental plant performance data. In: Pugnaire IF (ed) *Positive plant interactions and community dynamics*. CRC, Fundación BBVA, Boca Raton, pp 17–37
- Krishnapillai M (2009) Use of plastic mulch for *Kalmia angustifolia* (Sheep laurel) weed control. <http://www.bioeng.ca/pdf/meeting-papers/2009>. Accessed 1 July 2012
- Lalitha M, Thilagam K, Balakrishnan N et al (2010) Effect of plastic mulch on soil properties and crop growth a review. *Agric Rev* 31:145–149
- Larcher W (2003) *Physiological plant ecology*. Springer, New York
- Meiners J, Pickett A, Handel N (2002) Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *Am J Bot* 89:466–471
- Orozco-Segovia A, Sánchez-Coronado ME (2009) Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology. In: Gamboa-de Buen A, Orozco-Segovia A, Cruz-García F (eds) *Functional diversity of plant reproduction*. Research Singpost, Kerala, pp 175–216
- Peña-Becerril JC, Monroy-Ata A, Álvarez-Sánchez FJ et al (2005) Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. *Rev Especializada Cienc Químico-Biológicas* 8:91–98
- Pickett STA, Kolasa J, Armesto JJ et al (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54:129–136
- Riege DA, Sigurgeirsson A (2009) Facilitation of afforestation by *Lupinus nootkatensis* and by black plastic mulch in south-west Iceland. *Scand J Forest Res* 24:384–393
- Selvin S (1996) *Statistical analysis of epidemiological data*. Oxford University Press, New York
- Shachak M, Boeken B, Groner E et al (2008) Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience* 58:209–221
- Short NM (2005) The remote sensing tutorial. Retrieved 10 October 2012, from: <http://www.fas.org/irp/imint/docs/rst/Front/overview.html>
- Siebe C (2000) Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of Mexico-City. *J Volcanol Geoth Res* 104:45–64
- Stull R (1988) *An introduction to boundary layer meteorology*. Kluwer, Dordrecht
- SYSTAT (2002) *TableCurve 2D 5.01 for Windows user's manual*. SYSTAT Software, Richmond
- Taiz L, Zeiger E (2006) *Plant physiology*. Sinauer, Sunderland
- Tsuyuzaki S, Matsuda M, Akasaka M (2012) Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan. *Clim Res* 51:1–10
- Wallace RW, Culpepper AS, MacRae AW et al (2012) Vegetable crop response to EPTC applied preemergence under low-density polyethylene and high barrier plastic mulch. *Weed Technol* 26:54–60
- Yoshihara Y, Sasaki T, Okuro T et al (2010) Cross-spatial-scale patterns in the facilitative effect of shrubs and potential for restoration of desert steppe. *Ecol Eng* 36:1719–1724

Capítulo 4

Evaluación del crecimiento y la supervivencia de los integrantes de una comunidad sintética de restauración establecida bajo la copa de especies facilitadoras y en áreas expuestas



Resumen

La reintroducción de especies nativas es básica y necesaria para restaurar ecosistemas. Para incrementar el número de especies durante la reintroducción es conveniente identificar los factores abióticos y bióticos que las limitan o favorecen, así como aprovechar el papel facilitador de especies arbustivas y arbóreas, con distintos estatus sucesionales y que son importantes en las comunidades vegetales. En una zona perturbada dentro un área natural protegida con disturbio antrópico se evaluó la temperatura del suelo, en seis posiciones debajo de la copa de cuatro especies facilitadoras consideradas por algunos autores también como nodrizas, además de la temperatura del aire y la humedad relativa de tres distintos micrositios: expuesto (sin dosel arbóreo), claro (dosel abierto) y cerrado (dosel cerrado). También se evaluaron algunos parámetros edáficos de sitios con y sin nodriza. Además, se evaluó la supervivencia y el crecimiento de cinco especies protegidas por las facilitadoras (protégées), incluidas en un esquema de reintroducción llamado comunidad sintética. La amplitud promedio de la temperatura del suelo varió entre posiciones y facilitadoras de 0.21 a 4.32 °C. La temperatura del aire varió entre los meses y los micrositios. En general, la temperatura siempre fue alta en los sitios expuestos, sobre todo durante la época seca. La humedad relativa mostró un patrón similar a la temperatura del aire. El contenido de C total, el coeficiente C/N, el Mg y el K fueron distintos entre facilitadoras y los sitios expuestos, pues bajo los arbustos el suelo presentó los valores más altos de estos parámetros. La supervivencia de las plantas fue mayor bajo las especies facilitadoras, aunque varió entre las posiciones, las protégées y los sitios expuestos. *Sedum oxypetalum* tuvo la supervivencia más alta en todos los casos; en contraste *Dodonaea viscosa* tuvo los valores más bajos. El crecimiento aéreo de las protégées no se vio afectado por la

orientación, pero sí por la identidad de la especie facilitadora y de las protegidas. Reintroducir protegidas debajo las especies facilitadoras incrementó su supervivencia y parcialmente su crecimiento. Las facilitadoras crearon microsítios que se pueden utilizar para la reintroducción de especies nativas a través de comunidades sintéticas. Este esquema de reintroducción combina el uso de la vegetación preexistente, la selección de microsítios y la incorporación de protegidas en un sistema con alta heterogeneidad para coadyuvar a la restauración de ecosistemas con disturbio antrópico.

4.1. Introducción

Las comunidades vegetales que se desarrollan sobre el derrame de lava del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) están fragmentadas. Se encuentran dentro de un mosaico de sitios donde es posible reconocer lugares completamente desprovistos de vegetación y con evidencias de alto nivel de disturbio humano, así como parches remanentes de vegetación dentro de áreas con disturbio bajo y medio. Los distintos estados sucesionales del PECM son consecuencia directa de los tipos de disturbio antrópico y del proceso de recuperación natural, después de 23 años del desalojo de un asentamiento urbano irregular (ver capítulo 2).

La restauración de hábitats muy fragmentados es un gran reto. En ellos, es común que los factores abióticos y bióticos, así como sus interacciones constituyan las barreras que limitan el establecimiento y el reemplazo de las especies vegetales (Holl et al. 2000, Walter et al. 2007). Por ejemplo, el campo de lava del PECM tiene amplias variaciones topográficas, una acumulación diferencial de materia orgánica y desarrollo del suelo, así como poca capacidad de almacenamiento de agua, estas características naturales fueron diferencialmente alteradas por el asentamiento urbano irregular, lo que ha modificado la capacidad de recuperación del sistema (ver capítulo 2). Además, la marcada estacionalidad del PECM, con una época (marzo y abril), donde la fuerte insolación que llega directo al sustrato basáltico puede incrementar la temperatura de la roca hasta ~ 60 °C (Olvera-Carrillo et al. 2009) también contribuye a limitar el establecimiento. Estas condiciones abióticas, tanto naturales como alteradas convierten al derrame de lava en un lugar muy extremo, donde el establecimiento natural y el inducido se dificultan (Mendoza-Hernández et al. 2010).

En ecosistemas extremos las interacciones positivas entre plantas pueden crear sitios seguros de establecimiento para especies menos tolerantes (Young et al. 2001, Brooker et al. 2008, Pugnaire 2010). La facilitación es una interacción positiva entre las plantas, uno de cuyos ejemplos está representado por plantas (i.e. nodrizas) cuya dinámica de la proyección de las sombras genera micrositios en donde las temperaturas, tanto del aire como del suelo, se amortiguan, lo que incrementa la disponibilidad de agua y se modifica el ambiente lumínico (ver capítulo 3). Las modificaciones, tanto espaciales como temporales del microclima como consecuencia de la facilitación han sido consideradas herramientas útiles para promover el establecimiento de otras plantas (i.e. protegées), así como para favorecer la restauración de la composición y estructura de la cubierta vegetal, a través de la reintroducción de plantas (Padilla y Pugnaire 2006, ver capítulo 3). Por ejemplo, Cabrera et al. (1998) reportaron que en las áreas alteradas del PECM, la protección brindada por la cobertura de la copa de *Buddleja cordata* reduce la mortalidad de encinos (*Quercus rugosa*) durante su primer año de vida. El mismo efecto protector se observó en la vegetación ligada al borde de bosque asociado a un matorral xerófilo alterado, donde las condiciones de sombra aumentaron la supervivencia de *Q. rugosa* después de 20 meses de plantadas (Bonfil y Soberón 1999). De igual forma se ha reportado que *Sedum oxypetalum* facilita el reclutamiento natural de especies sucesionalmente tardías (Ruiz-Amaro 1996), cuyas semillas llegan al vecindario inmediato de *Sedum* a través de la dispersión anemócora o ectozoócora.

Las técnicas tradicionales de reforestación con esquemas ordenados, monoespecíficos y extensivos no siempre contribuyen a lograr los objetivos complejos de la restauración ecológica (Aerts et al. 2007). En ecosistemas fragmentados y extremos, la facilitación inter e

intraespecífica puede jugar un papel relevante en la estructuración de las comunidades vegetales durante la restauración (Padilla y Pugnaire 2006). Seleccionar las especies que podrían ser utilizadas para fungir como nodrizas y protegées en un ensamble de especies que se espera sostengan una interacción positiva, no es un asunto trivial. De los múltiples criterios de selección de las especies, en este trabajo se optó por usar un enfoque de “mesocosmos” (*sensu* Odum 1984). Los micro y mesocosmos naturales, de acuerdo con Srivastava et al. (2004) son: (i) generales, (ii) manejables y (iii) realistas, aunque estas características son dependientes de la escala de organización. En el PECM se han reportado más de 450 especies de plantas (González-Hidalgo et al. 2002), pero con base en un muestreo de la vegetación en una superficie de 1600 m² dentro de áreas con bajo disturbio antrópico en el parque se encontraron 55 especies, de las cuales más del 70 % de ellas fueron arbustos (ver capítulo 2). La construcción de ensambles con especies seleccionadas, a partir de un acervo local se le conoce como comunidades sintéticas. Estas se han usado para evaluar el efecto de la pérdida de especies, la invasión de otras, la modificación de la composición, entre otros temas sobre la estabilidad y funcionalidad del sistema (Srivastava et al. 2004). En este capítulo se definió una comunidad sintética como un grupo mixto de especies arbustivas y arbóreas dominantes o escasas seleccionadas de la composición florísticas de referencia del PECM (ver capítulo 2). La construcción de comunidades sintéticas toma en cuenta los atributos fisiológicos y morfológicos de las especies incluyendo su arquitectura aérea y subterránea. Por estos motivos las comunidades sintéticas pueden constituir una herramienta de manejo que contribuya a restaurar la vegetación de sitios alterados. Por lo anterior se propuso utilizar y optimizar el manejo de especies de la vegetación sucesional identificadas como facilitadoras por su papel protector (ver capítulo 2), así como

reconocer los sitios seguros para el establecimiento inducido de especies nativas del PECM, de modo que se puedan elaborar esquemas de reintroducción de plantas basados en comunidades sintéticas.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la utilidad potencial de especies arbustivas y arbóreas dominantes de las comunidades alteradas del PECM como puntos de establecimiento de especies integradas en una comunidad sintética a través del desempeño (crecimiento y supervivencia) de individuos plantados con y sin especie facilitadora; ante la expectativa de que la protección brindada por la especie facilitadora tuviera una interacción positiva que incrementara la supervivencia y el crecimiento de los individuos de las cinco especies protegidas o protegées, en contraste con los sitios expuestos.

Para abordar este objetivo se evaluó el ambiente físico determinado, principalmente por la presencia de la especie facilitadora y el micrositio en el que se encuentra establecida, como un aspecto primordial de la exploración del ambiente a restaurar. Como variables del ambiente físico se incluyeron: las variaciones diurnas y estacionales de la temperatura del suelo en torno de la copa de individuos facilitadores, así como la variación de la temperatura del aire y la humedad relativa de tres diferentes micrositios de la vegetación secundaria: expuesto (sin dosel arbóreo), claro (dosel abierto) y cerrado (dosel cerrado). Como parte del ambiente físico también se evaluaron algunas propiedades del suelo, justo debajo la copa de individuos facilitadores y en áreas expuestas. Como variables bióticas se evaluó el crecimiento y la supervivencia de cinco especies de plantas protegidas (protégées) cuyos individuos fueron introducidos bajo cuatro especies facilitadoras y en sitios expuestos. Este esquema de reintroducción constituyó una comunidad sintética (*sensu* Srivastava et al. 2004), que se usó para promover la recuperación de

la riqueza vegetal, insertado en un proceso de sucesión secundaria en áreas alteradas del PECM, a corto y mediano plazo.

4.2 Método

4.2.1. Dinámica de la sombra de un individuo aislado

Con la finalidad de visualizar la forma, orientación y longitud de la sombra que un individuo aislado proyectaría durante un día, a varias horas y principalmente en los meses más secos y calurosos del año en el PECM se introdujo en el software SKETCHUP ver. 7, la posición geográfica de un árbol aislado del parque y una figura con volumen o “árbol virtual” (Apéndice 1). La proyección hipotética de la sombra se validó en campo con el mismo individuo que se modeló (*Dodonaea viscosa*); el individuo se fotografió de norte a sur durante un día del mes de marzo y otro día de abril a las 9:00, 11:00 y 15:00 hrs. (Apéndice 1). Combinando la dinámica de sombras y la copa de un individuo aislado se definieron seis posiciones o micrositios (Fig. 1) que se usaron en la plantación de especies nativas y en la evaluación de la temperatura del suelo.

4.2.2. Medición de la temperatura del suelo alrededor de facilitadoras

Con la finalidad de evaluar el efecto de la proyección de sombra sobre la temperatura del suelo (T_s) en las posiciones definidas en la Fig. 1; se seleccionaron cuatro individuos aislados, uno de cada una de las siguientes especies: *Ageratina glabrata*, *Buddleja cordata*, *Dodonaea viscosa* y *Sedum oxypetalum*. Los individuos fueron plantas sanas, adultas, estaban distribuidos en sitios

con pendientes de 3 a 5% y con un vecindario vegetal y nivel de disturbio humano similares. En total se colocaron 24 micro data logger (HOBO U12-001, con una amplitud de registro de -20 a $70\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.35\text{ }^{\circ}\text{C}$, Onset Computer Corp. Bourne, EUA), seis HOBOs en cada uno de los seis micrositos identificados en torno a cada individuo. Los HOBOs se programaron para que registraran la temperatura del suelo cada hora y se enterraron en el suelo a una profundidad de 5 cm. Previo al enterramiento, cada HOBO se colocó dentro de dos bolsas de plástico y se envolvieron con cinta adhesiva metálica con la finalidad de evitar que la humedad dañara sus circuitos. Los HOBOs se desenterraron cada 60 a 70 días con la finalidad de corroborar su funcionamiento, ya que a pesar de que su capacidad de almacenar datos es de mucho más tiempo, se presentaron imponderables como daños en las baterías o en los circuitos por sobrecalentamiento. Cada vez que se desenterraron se bajaron los datos a una hoja de Excel con la ayuda del software HOBOWarePro ver. 4 OnSet Computer, EUA. El registro de los datos se inició en julio de 2008 y concluyó en julio de 2010.

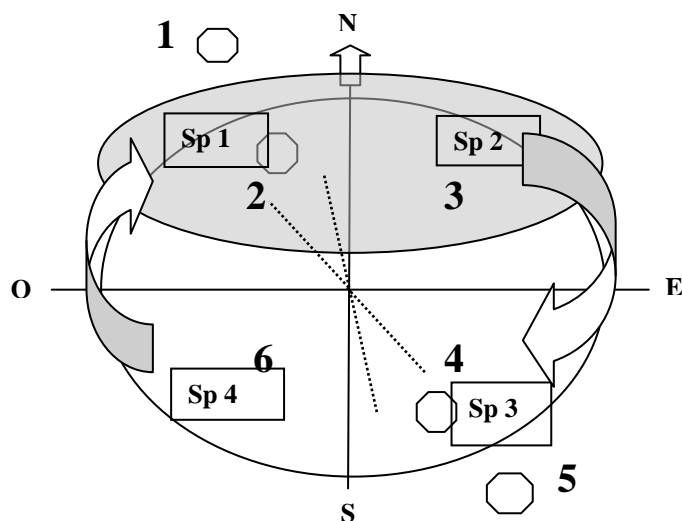


Figura 1. Ubicación esquemática de los micrositios de plantación bajo la copa de un individuo aislado de una especie facilitadora. También se indican los sitios en que se midió la temperatura del suelo. El óvalo grande representa la proyección de la superficie del suelo sombreada por la copa de la facilitadora cuando el sol está en el cenit. El óvalo pequeño sombreado señala la zona donde el modelo de simulación y de validación identificó la superficie sombreada de manera más continua durante el día. Los seis micrositios identificados en la figura son: (1) noroeste fuera de la copa (NF), (2) noroeste debajo de la copa (ND), (3) noreste debajo de la copa (NE), (4) sureste debajo de la copa (SD), (5) sureste fuera de la copa (SF), y (6) suroeste debajo de la copa (SO). Los hexágonos representan a individuos de *Quercus rugosa*; los rectángulos representan a las otras especies; Sp 1 = *Agave salmiana*, Sp 2 = *Dodonaea viscosa*, Sp 3 = *Salvia mexicana* y Sp 4 = *Sedum oxypetalum*. Las flechas indican el sentido en que fueron rotadas las plantas de las últimas cuatro especies.

4.2.3. Medición de la temperatura del aire y de la humedad relativa

Con el propósito de evaluar la temperatura del aire (T_a) y la humedad relativa, dentro de las áreas alteradas del PECM, se eligió un área de 100 m^2 en donde se identificaron tres tipos de micrositios. Los expuestos se definieron como áreas sin vegetación leñosa, en radio mínimo de 5 m; los claros se definieron como áreas con dosel abierto y los sitios cerrados tuvieron áreas donde la cobertura vegetal fue densa y con un dosel cerrado. En cada micrositio mencionado se colocó en posición vertical un tubo de aluminio que sobresalía 160 cm por encima del suelo, al tubo se le colocaron tres HOBOS (U23-001 Onset Computer, Corp. Bourne, EUA) que midieron tanto la temperatura (-40 a $70 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.2 \text{ }^\circ\text{C}$) como la humedad relativa (0 a $100 \% \pm 2.5 \%$). Los HOBOS se colocaron a tres alturas con respecto del suelo (5, 40 y 150 cm) y se programaron para que sus registros fueran cada 20 min. Se revisaron los HOBOS y se bajaron los datos cada 90 días. Los registros de los datos iniciaron en enero y concluyeron en diciembre de 2010.

4.2.4. Caracterización edáfica

En el área alterada por el disturbio humano en el PECM se seleccionaron al azar tres individuos de las especies facilitadoras mencionadas anteriormente. Los individuos fueron plantas sanas, ubicadas en sitios con similar nivel de disturbio (medio, de acuerdo con capítulo 2). Bajo la copa de cada individuo se tomaron de cuatro a cinco submuestras que después fueron integradas en una muestra compuesta. Antes de tomar el suelo se eliminó la cubierta vegetal rastrera, principalmente formada por musgo, helechos y hierbas. Además de las 12 muestras compuestas, es decir, tres réplicas de cada una de las cuatro especies facilitadoras, se recolectaron otras cuatro muestras compuestas en sitios expuestos, donde no estuvieran presentes las especies antes

mencionadas, al menos en un radio de 2 m. Las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Edafología Ambiental, del Departamento de Edafología del Instituto de Geología, UNAM, a cargo de la Dra. Christina Siebe para determinar los siguientes parámetros: pH (1:2.5 agua), carbono total (%), nitrógeno total (% con base en un analizador elemental CNHS/O Perkin Elmer 2400 series II MASS., EUA), fósforo disponible (Bray mg kg⁻¹; para esta determinación se usó ácido ascórbico como agente reductor). Los cationes intercambiables (cmol kg⁻¹) fueron extraídos con acetato de amonio 1N pH 7, mientras que los cationes Ca y Mg fueron determinados con un espectrofotómetro de absorción atómica Perkin Elmer 3100 (MASS., EUA), por último, las concentraciones de Na y K fueron determinadas con un flamómetro Corning 400 (Corning Science Products, Corning, NY, EUA).

4.2.5. Selección de los integrantes de la comunidad sintética de restauración

En las áreas alteradas que presentaban disturbio medio se eligieron al azar 32 individuos, ya establecidos, de cada una de las siguientes especies facilitadoras: dos arbustos (*Ageratina glabrata* y *Sedum oxypetalum*) así como dos árboles (*Buddleia cordata* y *Dodonaea viscosa*). A todos los individuos se les midió la altura y la cobertura de su copa y se marcaron. Las plantas protegidas (protegidas por las facilitadoras) fueron seleccionadas con base en el capítulo (2) de manera que la comunidad sintética quedó integrada por una especie arbórea sucesionalmente tardía (*Quercus rugosa*), la cual define la fisonomía predisturbio del sistema y una especie arbórea sucesionalmente temprana (*Dodonaea viscosa*), la cual es resistente a la sequía y es heliófila (Benítez 2005). Además, se seleccionaron tres especies arbustivas: *Agave salmiana*,

especie arrositada, resistente a la sequía, heliófila y con propagación sexual y vegetativa; *Salvia mexicana*, especie que produce abundantes flores, es medianamente tolerante a la sequía y a la radiación directa, además forma parte del matorral xerófilo y bordes de bosque del PECM (Martínez-Ballesté 1995); y *Sedum oxypetalum*, especie de tallo craso, resistente a la sequía, heliófila y con propagación vegetativa (Martínez-Romero 1997). Las plantas utilizadas en la comunidad sintética fueron producidas a partir de semillas, excepto *Sedum oxypetalum* que fue producida a través de estacas. Todas las plántulas fueron producidas en el invernadero del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y mantenidas durante cuatro meses en el invernadero del PECM antes de que fueran trasplantadas en julio de 2008.

4.2.6. Micrositios de plantación de la comunidad sintética

Los encinos (*Quercus rugosa*) fueron plantados bajo los individuos seleccionados de las especies facilitadoras en cuatro micrositios (Fig. 1): noroeste fuera de la copa (NF), noroeste dentro de la copa (ND), sureste dentro de la copa (SD) y sureste fuera de la copa (SF); en total se plantaron 512 encinos. Las otras cuatro protegées fueron plantadas en las orientaciones ND, noreste (NE), SD y suroeste (SO) y sus posiciones fueron rotadas en el sentido de las manecillas del reloj, de manera que cada especie estuvo presente, en cada posición ocho veces, el total de plántulas usadas fueron 512. El esquema de plantación se repitió en 128 sitios sin especie facilitadora, es decir, en áreas expuestas libres de vegetación arbustiva y arbórea al menos en un radio de 2 m. En total se usaron 512 encinos y otro número igual de protegées de las otras cuatro especies nativas.

Debajo de las copas de las especies facilitadoras y en los sitios expuestos se registró mensualmente la supervivencia de todas las plántulas y estacas; además, cada dos meses se evaluaron las variables del crecimiento aéreo: altura, diámetro en la base del tallo y número de hojas. En pocos casos al inicio del experimento se murió alguna de las plantas facilitadoras o de las protegidas, estas últimas fueron sustituidas durante el primer mes con alguna de las plántulas disponibles, a pesar de esto, los tamaños de muestra al final del estudio pueden diferir de lo previsto.

4.2.7. Análisis de datos

De cada micrositio se obtuvo el promedio mensual (\pm EE) de la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad (T_{s-5}) en las seis posiciones y bajo cada una de las especies facilitadoras. Además, se obtuvo el promedio final (\pm EE) del periodo de julio de 2008 a julio de 2010. Las T_{s-5} de los meses de marzo, abril y mayo que corresponden con el fin del invierno e inicio de la primavera en el PECM fueron comparadas con un MANOVA, con base en los factores independientes: posición o micrositio (Fig. 1), con cuatro niveles (NF, ND, SD y SF), la identidad taxonómica de la facilitadora (cuatro especies) y para los años 2009 y 2010.

Para la temperatura del aire (T_a), en cada punto del gradiente sobre el suelo (T_{a5} , T_{a40} y T_{a150} cm) y para cada micrositio (expuesto, claro y cerrado) se obtuvieron la temperatura promedio, la máxima y la mínima mensual. Para la humedad relativa sólo se calculó el promedio para cada uno de los meses del año 2010. Se usó un MANOVA para comparar los registros de la

temperatura del aire y la humedad relativa con base en los factores independientes: el gradiente, el micrositio y los meses del periodo de mayor insolación (marzo, abril y mayo).

Para cada uno de los parámetros edáficos evaluados se usó un ANOVA. El factor independiente fue el sitio, es decir, con planta o sin ella. Todos los análisis estadísticos antes señalados fueron realizados con el software STATGRAPHICS Centurión XV, ver. 15.2.05 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, Nueva Jersey, EUA).

Los porcentajes de supervivencia mensual del periodo de julio de 2008 a julio de 2010, de todos los individuos integrantes de la CS, tanto en los sitios con especie facilitadora como en los sitios expuestos, se ajustaron a la función $Y = 100 - (\text{EXP}(-A/X) * B) / (1 + (100 * (\text{EXP}(C * (D - X))))$ los parámetros de la ecuación son: (A) = valor de X en que la curva cambia de forma, (B) = máximo porcentaje de supervivencia, (C) = parámetro de forma de la función y (D) = valor de X en que la supervivencia empieza a reducirse. La ecuación fue formulada por la Dra. Susana Orozco del Departamento de Física de la Facultad de Ciencias de la UNAM explícitamente para ser usada por la Dra. Alma Orozco Segovia. La ecuación se usó con el software Table Curve 2D ver. 5.01 (Systat Software Inc., Richmond, CA, EUA). Para cada ajuste se obtuvo la R^2 , la significancia P y la derivada mínima, la cual corresponde a la tasa máxima instantánea de supervivencia. Las derivadas se compararon de forma pareada entre todos los tratamientos con una prueba de χ^2 (Zar 1984).

Para las variables de crecimiento aéreo (altura, diámetro en la base del tallo y número de hojas), se calculó una tasa de incremento (valor final – valor inicial / valor inicial), para dos periodos de crecimiento (que sólo incluyeron las dos épocas lluviosas del estudio): (i) de julio de 2008 a marzo de 2009, y (ii) de julio de 2008 a marzo de 2010. La tasa fue analizada con un

MANOVA donde los factores principales fueron: la especie facilitadora, la posición de siembra y la identidad de la protegida. El análisis se hizo con el software STATGRAPHICS. Por último, se relacionó la temperatura del suelo, la del aire y la humedad relativa con el porcentaje de supervivencia y el promedio bimestral de las variables de crecimiento aéreo de las especies integrantes de la comunidad sintética, mediante funciones lineales y no lineales incluidas en el software Table Curve 2D ver. 5.01.

4.3. Resultados

4.3.1. Temperatura promedio del suelo debajo de las especies facilitadoras

La temperatura promedio del suelo a 5 cm de profundidad (T_{s-5}) en las seis posiciones varió a través del tiempo, con valores por debajo de 10 °C durante las épocas frías y con valores arriba de los 20 °C durante las épocas cálidas (Fig. 2). En la posición SF se presentaron los valores de T_{s-5} más altos durante la primera época cálida, mientras que en las posiciones ND, SD y NE se presentaron los menores promedios de la T_{s-5} entre las especies facilitadoras. En general, las posiciones sureñas tuvieron los valores más altos de T_{s-5} , excepto la posición SO bajo la copa de *Buddleja cordata* (Bc), que tuvo la temperatura promedio más baja durante todo el periodo.

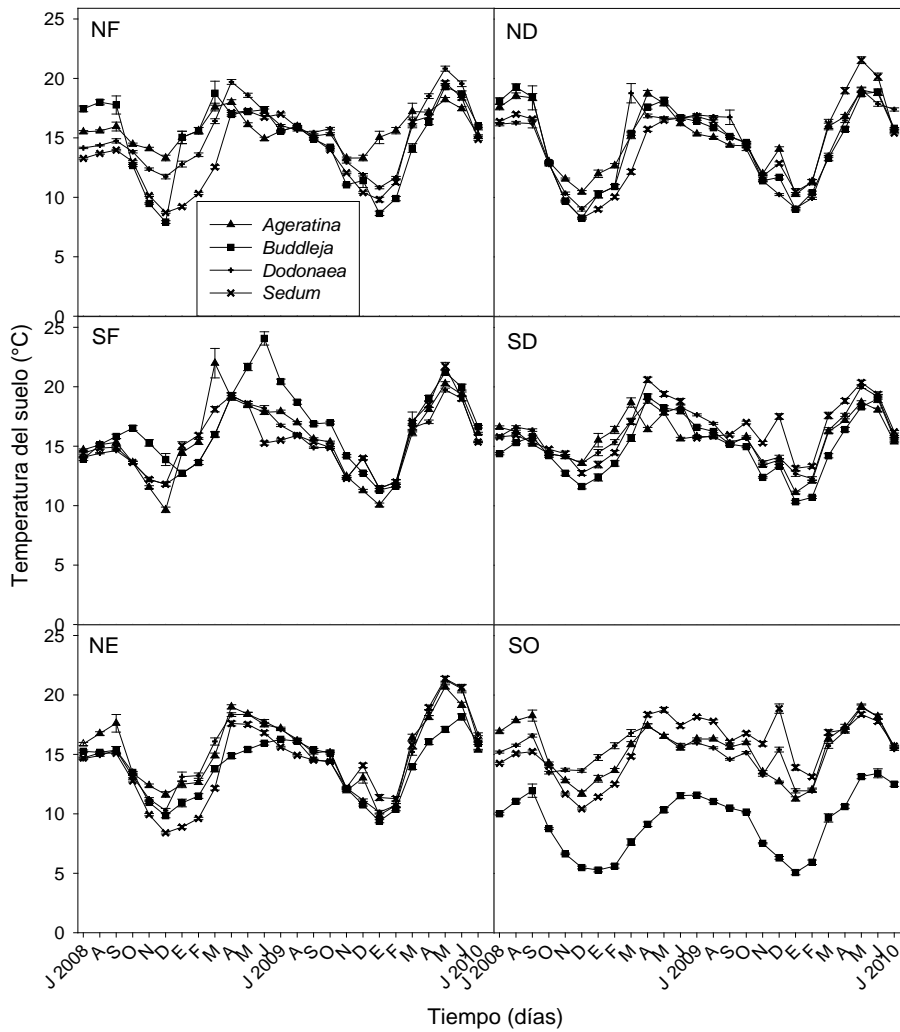


Figura 2. Variación mensual de la temperatura promedio del suelo (\pm EE) a cinco centímetros de profundidad en cada una de las especies indicadas y en cada posición, para el periodo julio de 2008 a julio de 2010, en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. NF= norte fuera, ND= norte dentro, SF= sur fuera, SD= sur dentro, NE= noreste y SO= suroeste.

4.3.2. Promedio final del periodo de registro

Después de dos años de monitoreo de la T_{s-5} , las posiciones sur fueron más cálidas que las posiciones norte, con la excepción del micrositio SO bajo Bc, donde se registró el valor promedio más bajo de todo el periodo evaluado (9.57 ± 0.041 °C). En cambio, en la posición SE bajo *Sedum oxypetalum* (So) se presentó el valor promedio más alto (16.43 ± 0.04 °C) (Fig. 3). La diferencia promedio de la T_{s-5} , varió entre posiciones y entre especies facilitadoras, la diferencia menor (0.21 °C) se presentó bajo *Ageratina glabrata* (Ag) entre las posiciones ND y SD, así como entre NE y SO. La diferencia mayor (4.32 °C) de la T_{s-5} se presentó entre las posiciones NE y SO bajo Bc (Fig. 3). La comparación entre las T_{s-5} , de los tres meses más secos (marzo, abril y mayo) de cada año (2009–2010) mostró, que en general las T_{s-5} fueron ligeramente más altas en las posiciones sur.

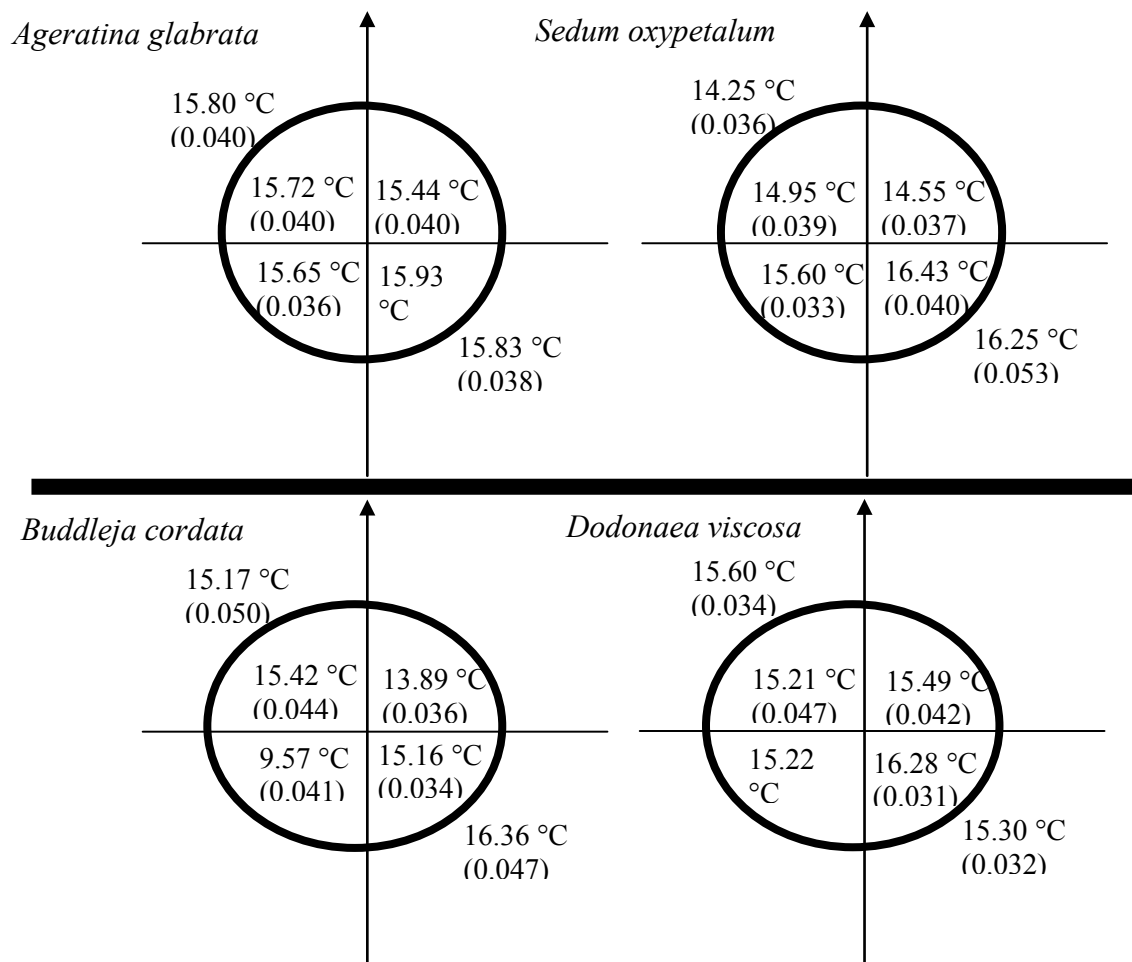


Figura 3. Temperatura promedio final del suelo ($T_{s-5} \pm EE$) del periodo de julio de 2008 a julio de 2010, en seis posiciones con diferente orientación respecto de la copa de cada uno de los individuos de las especies facilitadoras. El óvalo representa la copa de cada individuo, la flecha señala la orientación sur-norte y la línea transversal la orientación este-oeste.

4.3.3. Temperatura promedio del aire a 5, 40 y 150 cm sobre el suelo

Los promedios (\pm EE) de la temperatura del aire (T_a) fueron distintos a través del tiempo, también entre los tres micrositios (expuesto, claro y cerrado) y en el gradiente aéreo (T_{a5} , T_{a40} y T_{a150} cm), sobre el suelo (Fig. 4). La comparación de T_{a5} con un MANOVA mostró que las medias de los meses del año 2010 fueron significativamente distintas entre sí ($F_{6555,2} = 273.28$, $P = 0.0001$) y también entre los micrositios ($F_{6555,2} = 11.81$, $P = 0.0001$). La media de la T_{a40} difirió entre los meses del año 2010 ($F_{6555,2} = 363.99$, $P = 0.0001$) y entre los sitios ($F_{6555,2} = 21.49$, $P = 0.0001$). Por último, las medias de T_{a150} sólo fueron significativamente distintas entre los meses del año 2010 ($F_{6555,2} = 441.15$, $P = 0.0001$), pero fueron iguales entre los micrositios ($F_{6555,2} = 0.82$, $P = 0.442$).

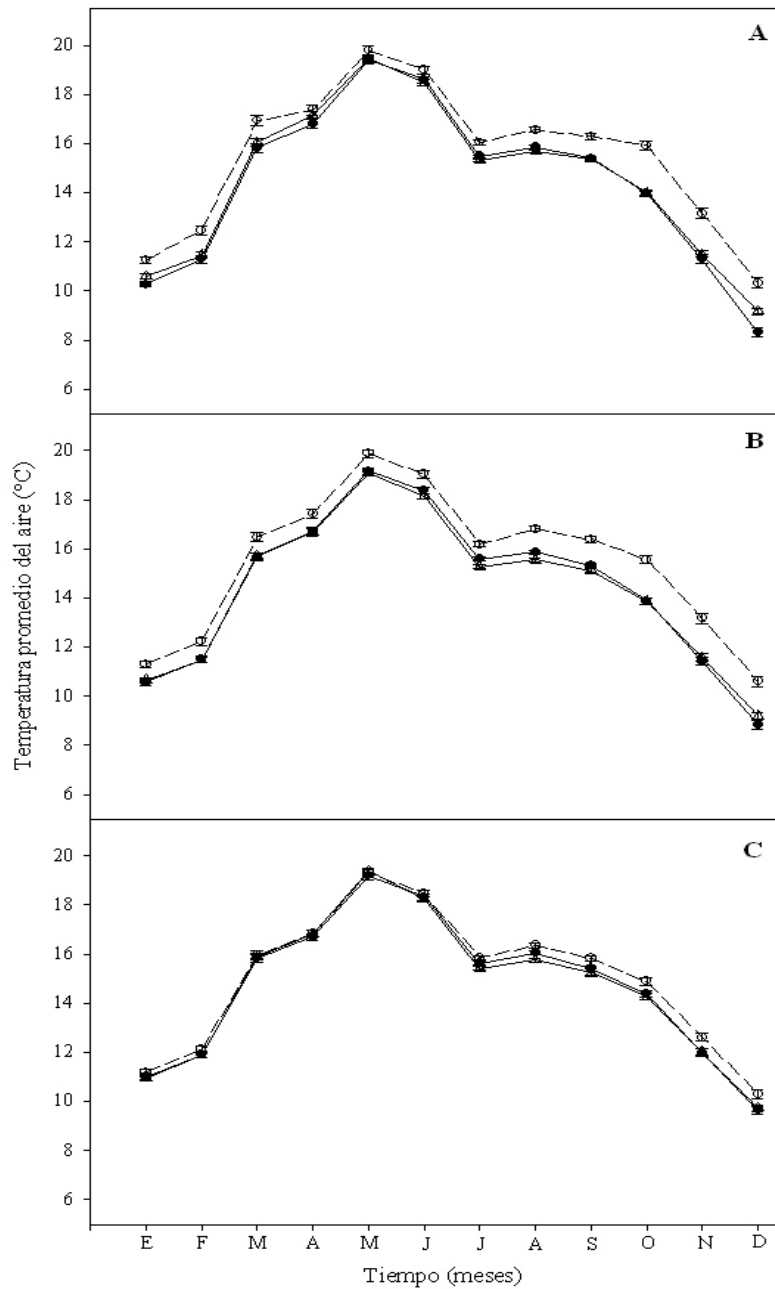


Figura 4. Variación anual de la temperatura promedio del aire (\pm EE). (A) 5 cm, (B) 40 cm y (C) 150 cm, sobre el suelo, en sitios expuestos (---□---), claros (—●—) y cerrados (—△—) de la vegetación alterada por un asentamiento urbano en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

4.3.4. Humedad relativa promedio del aire a 5, 40 y 150 cm sobre el suelo

Los promedios de la humedad relativa del aire (\pm EE) sólo fueron diferentes a 5 cm sobre el suelo en el micrositio expuesto (Fig. 5A). Las medias de la humedad relativa en 5 y 40 cm fueron significativamente distintas entre los meses de 2010 ($F_{6555,2} = 124.23$, $P = 0.0001$) y ($F_{6555,2} = 100.92$, $P = 0.0001$) y también entre los micrositios expuesto, claro y cerrado ($F_{6555,2} = 15.23$, $P = 0.0001$) y ($F_{6555,2} = 9.07$, $P = 0.0001$), mientras que la humedad relativa en 150 cm sólo tuvo diferencias entre los meses de 2010 ($F_{6555,2} = 117.54$, $P = 0.0001$), pero no entre sitios ($F_{6555,2} = 2.09$, $P = 0.123$).

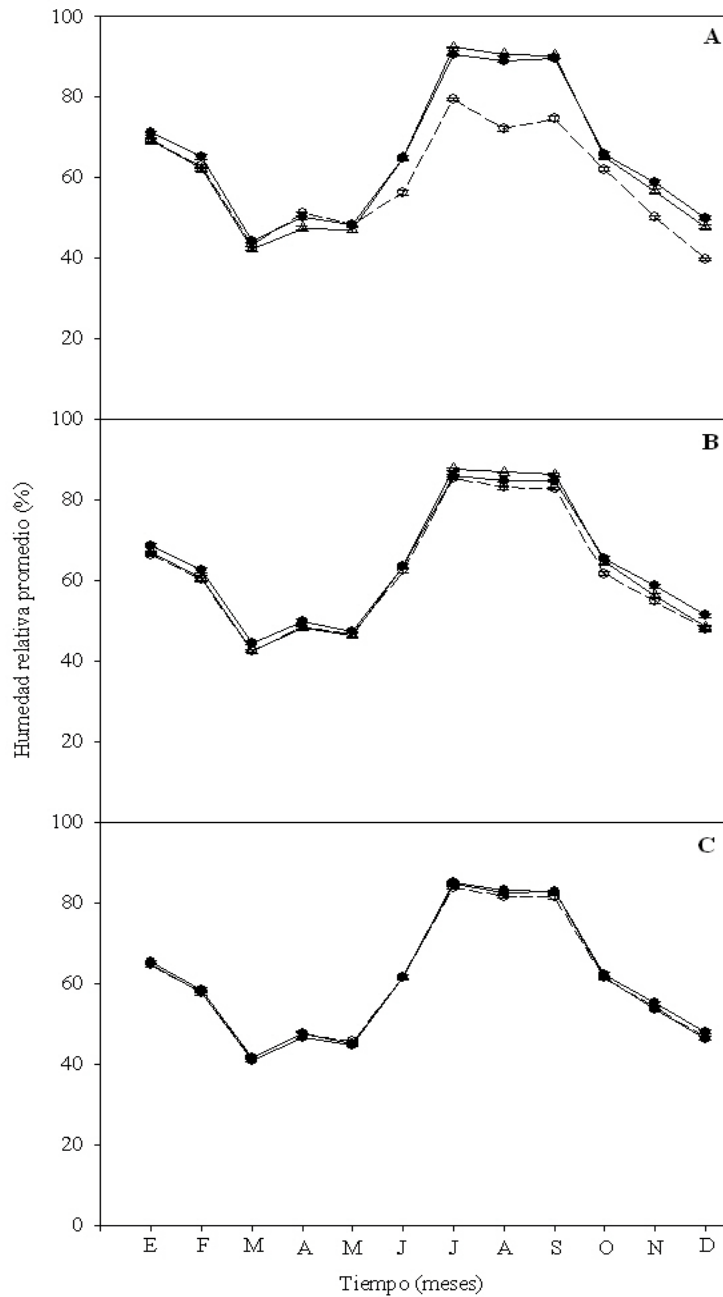


Figura 5. Variación anual de la humedad relativa promedio del aire (\pm EE). (A) 5 cm, (B) 40 cm y (C) 150 cm, sobre el suelo, en sitios expuestos (---o---), claros (—•—) y cerrados (—Δ—) de la vegetación alterada por un asentamiento urbano en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

4.3.5. Propiedades del suelo de dos micrositios: bajo las copas de las facilitadoras y fuera de ellas

Las propiedades del suelo evaluadas debajo de la cobertura de la copa de tres individuos de las especies facilitadoras *A. glabrata* (Ag), *B. cordata* (Bc), *D. viscosa* (Dv) y *S. oxypetalum* (So), así como en los sitios expuestos variaron significativamente entre sí (Tabla 1). El pH del suelo fue ligeramente menos ácido bajo el dosel de Ag, en contraste debajo de las demás especies y en el sitio expuesto el pH fue moderadamente ácido (Tabla 1; $H = 30.92$, $P = 0.009$). El carbono total sólo difirió significativamente entre los sitios expuestos y las especies arbustivas Ag y So ($F_{31,4} = 3.59$, $P = 0.018$). El nitrógeno total en las cinco condiciones no difirió significativamente ($H = 7.29$, $P = 0.121$). La relación carbono/nitrógeno (C/N) mostró diferencias significativas entre las condiciones con facilitadora y sin ella ($F_{31,4} = 27.04$, $P = 0.0001$). En el sitio expuesto se presentó el valor más bajo de la relación C/N, también hubo diferencias significativas entre las especies arbóreas Bc y Dv y las arbustivas Ag y So. La concentración de fósforo disponible fue significativamente mayor bajo las especies facilitadoras arbustivas Ag y So y distinta de los sitios expuestos ($F_{31,4} = 3.34$, $P = 0.024$). El mismo efecto significativo de la condición se presentó para la concentración de calcio ($F_{31,4} = 6.29$, $P = 0.0001$) y en la concentración de magnesio ($H = 22.13$, $P = 0.0001$). El potasio difirió significativamente entre las condiciones ($F_{31,4} = 12.21$, $P = 0.0001$), la concentración más baja se presentó en el sitio expuesto. Por último, el sodio no difirió entre las condiciones ($F_{31,4} = 1.95$, $P = 0.131$) (Tabla 1).

Tabla 1. Promedio (\pm EE) de las propiedades del suelo de dos micrositos (con especies facilitadoras y sin ellas), en sitios alterados del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Letras distintas señalan diferencias significativas $P < 0.001$.

Propiedades del suelo	Expuesto	Condición			
		<i>Ageratina glabrata</i>	<i>Buddleja cordata</i>	<i>Dodonaea viscosa</i>	<i>Sedum oxypetalum</i>
pH (1:2.5 agua)	5.53 ^b (0.31)	6.03 ^a (0.12)	5.40 ^b (0.25)	5.23 ^b (0.21)	5.17 ^b (0.14)
Carbono total (%)	5.28 ^{bc} (1.37)	12.29 ^a (1.48)	8.20 ^{ab} (2.07)	9.05 ^{ab} (1.78)	13.40 ^a (2.27)
Nitrógeno total (%)	0.41 (0.10)	0.78 (0.09)	0.59 (0.16)	0.68 (0.14)	0.81 (0.12)
Relación C/N	12.59 ^c (0.29)	15.61 ^a (0.21)	14.17 ^b (0.21)	13.65 ^b (0.31)	16.27 ^a (0.39)
Fósforo disponible (mg kg ⁻¹)	10.78 ^b (2.13)	32.62 ^a (4.73)	21.14 ^b (6.57)	20.58 ^b (5.73)	23.33 ^a (2.52)
Ca ²⁺ (cmol kg ⁻¹)	3.54 ^b (0.75)	10.99 ^a (2.13)	6.65 ^b (0.91)	6.89 ^b (1.74)	14.42 ^a (2.77)
Mg ²⁺ (cmol kg ⁻¹)	0.30 ^c (0.03)	3.89 ^a (1.05)	1.12 ^b (0.22)	1.33 ^b (0.22)	3.85 ^a (0.83)
K ⁺ (cmol kg ⁻¹)	0.10 ^c (0.02)	0.40 ^a (0.06)	0.25 ^b (0.01)	0.39 ^a (0.03)	0.40 ^a (0.06)
Na ⁺ (cmol kg ⁻¹)	0.11 (0.02)	0.08 (0.01)	0.15 (0.04)	0.11 (0.01)	0.16 (0.03)

4.3.6. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética plantados en las áreas expuestas

Las especies plantadas en los sitios expuestos tuvieron tasas de supervivencia diferentes entre ellas y a través del tiempo (Fig. 6). En general, la mayor mortalidad se presentó entre septiembre de 2008 y febrero de 2009, excepto para las estacas de So. Las estacas de esta última especie

tuvieron la mayor supervivencia, seguidas de las plántulas *Agave salmiana* (As), *Salvia mexicana* (Sm) y Dv. La supervivencia más baja se presentó en las plántulas de *Quercus rugosa* (Qr).

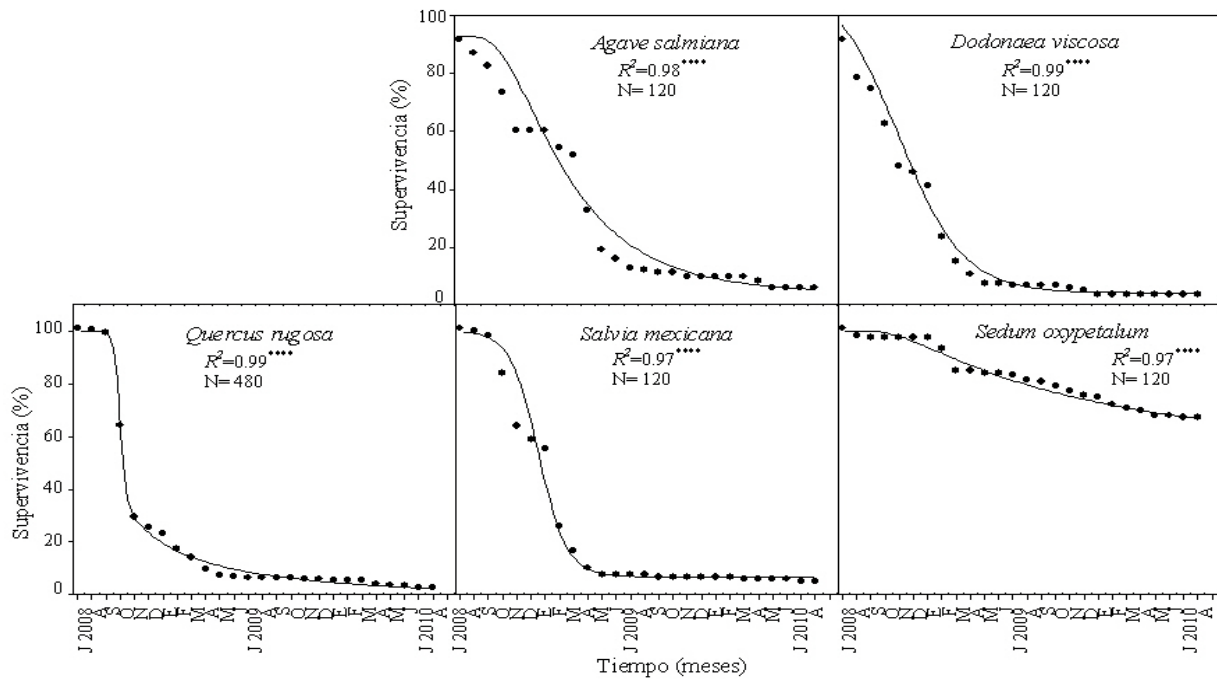


Figura 6. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética de restauración que fueron plantados en los sitios expuestos en áreas alteradas del Parque Ecológico de la Ciudad de México. **** = $P < 0.0001$.

4.3.7. Supervivencia de *Quercus rugosa* bajo las especies facilitadoras y las posiciones de plantación

Los encinos plantados bajo las especies facilitadoras murieron de forma distinta dependiendo de la identidad de éstas y de la posición bajo su copa. La mayor mortalidad se presentó entre septiembre y diciembre de 2009. Los encinos plantados en la posición ND bajo la facilitadora Ag tuvieron la mayor supervivencia en comparación con los encinos plantados en las posiciones SD y SF bajo las otras especies facilitadoras (Fig. 7). El mismo patrón se presentó en los encinos plantados en las posiciones ND y NF con respecto a otras posiciones, bajo la copa de cada facilitadoras (Fig. 7).

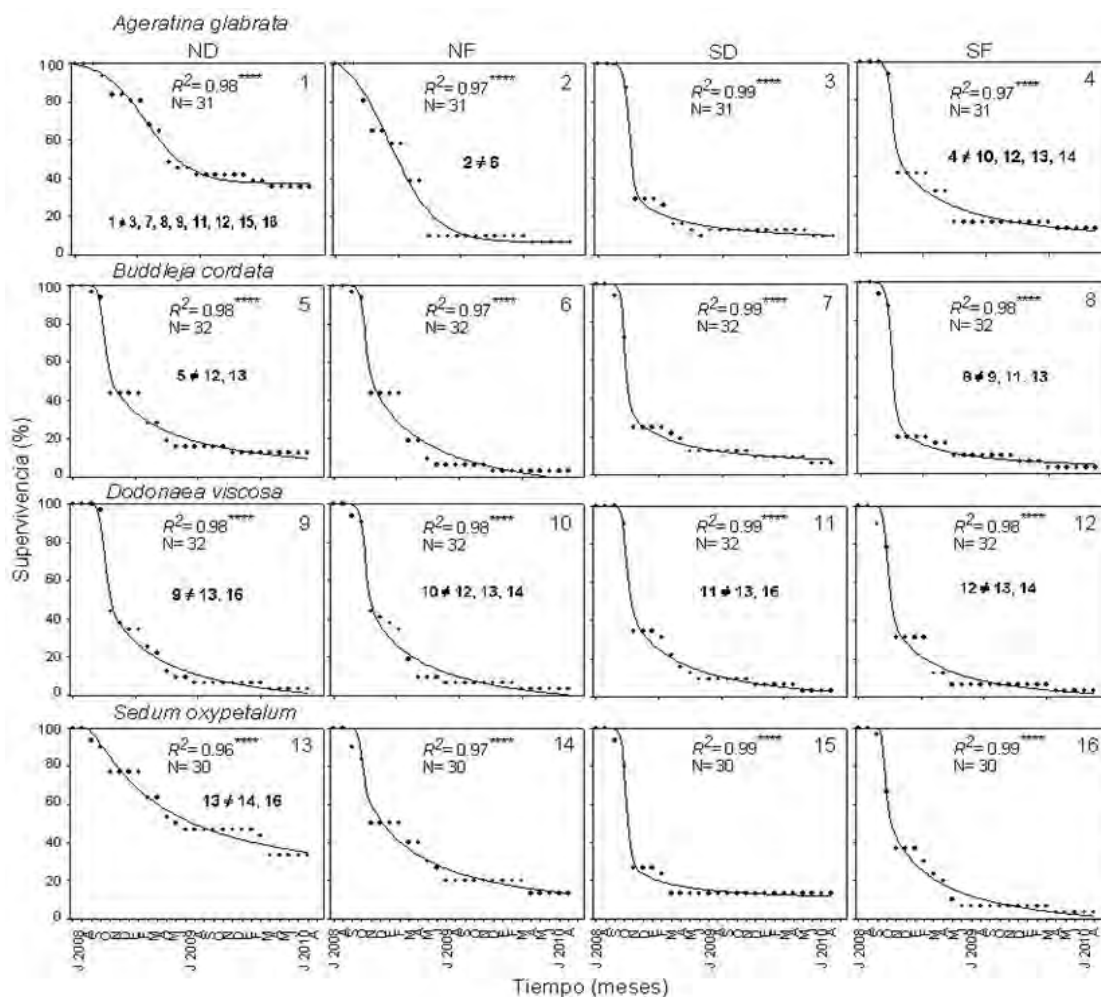


Figura 7. Supervivencia de *Quercus rugosa* bajo las cuatro especies facilitadoras y en las cuatro posiciones de plantación. **** = $P < 0.0001$. Los números en negritas se refieren a los paneles entre los que hubo diferencias significativas entre la tasa de supervivencia en los tratamientos.

4.3.8. Supervivencia de *Agave salmiana* (As), *Dodonaea viscosa* (Dv), *Salvia mexicana* (Sm) y *Sedum oxypetalum* (So) bajo las cuatro especies facilitadoras y en las distintas posiciones de plantación

Durante el periodo de evaluación, las estacas de So tuvieron la mayor supervivencia bajo las copas de todas las especies facilitadoras y en todas las posiciones de siembra (Figs. 8 a 11). En contraste, las plántulas de Dv tuvieron la menor supervivencia, mientras que As y Sm tuvieron porcentajes de supervivencia intermedios entre estos extremos (Figs. 8 a 11). Cabe resaltar que las posiciones suroeste (SO) bajo Ag y So, así como ND bajo Ag fueron micrositios donde Sm tuvo una mayor supervivencia (Figs. 8 a 11).

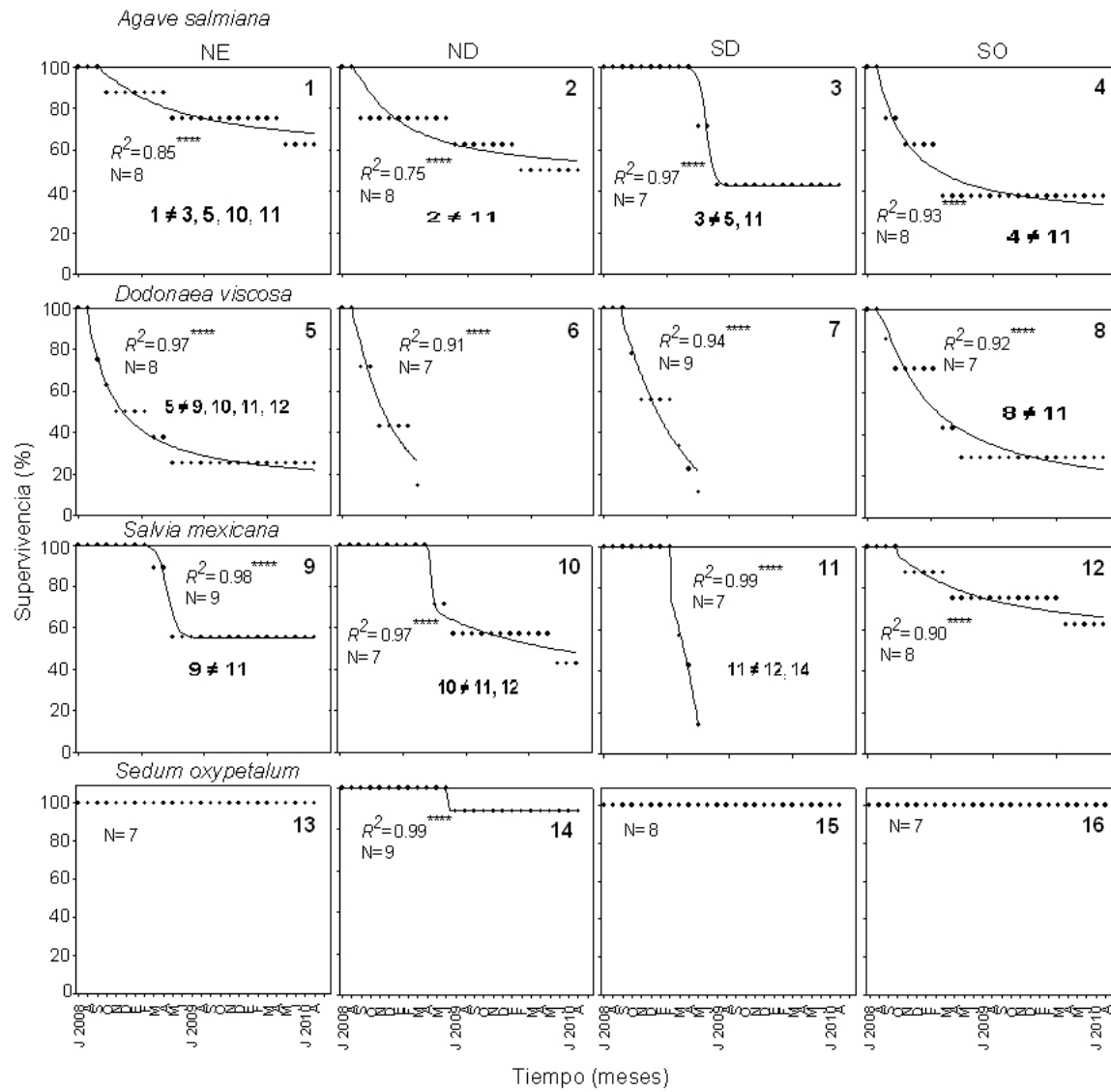


Figura 8. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética en cuatro posiciones bajo la copa de la facilitadora *Ageratina glabrata*. **** = $P < 0.0001$. Los números en negritas se refieren a los paneles entre los que hubo diferencias significativas entre la tasa de supervivencia en los tratamientos.

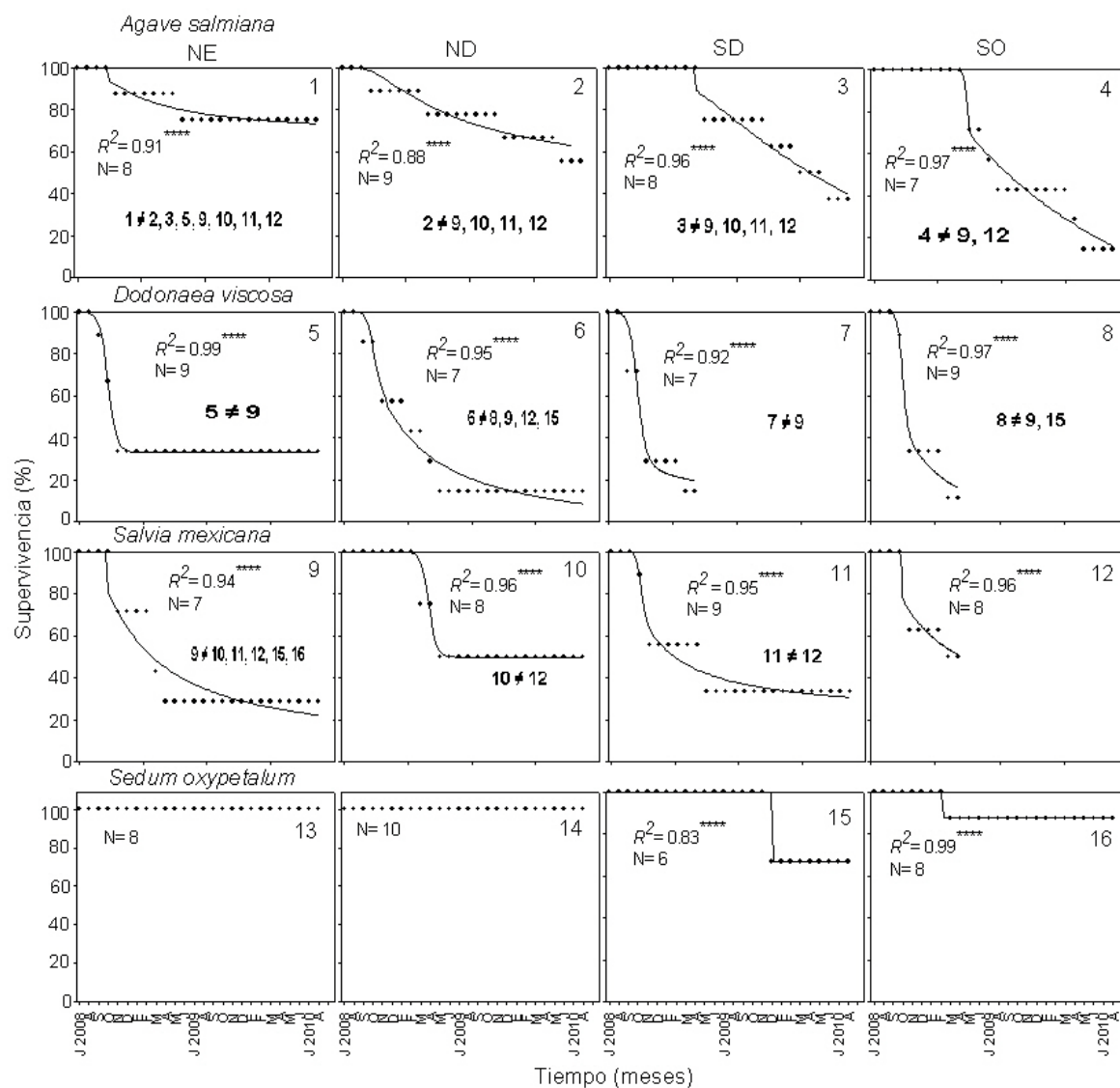


Figura 9. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética en cuatro posiciones bajo la copa de la facilitadora *Buddleja cordata*. **** = $P < 0.0001$. Los números en negritas se refieren a los paneles entre los que hubo diferencias significativas entre la tasa de supervivencia en los tratamientos.

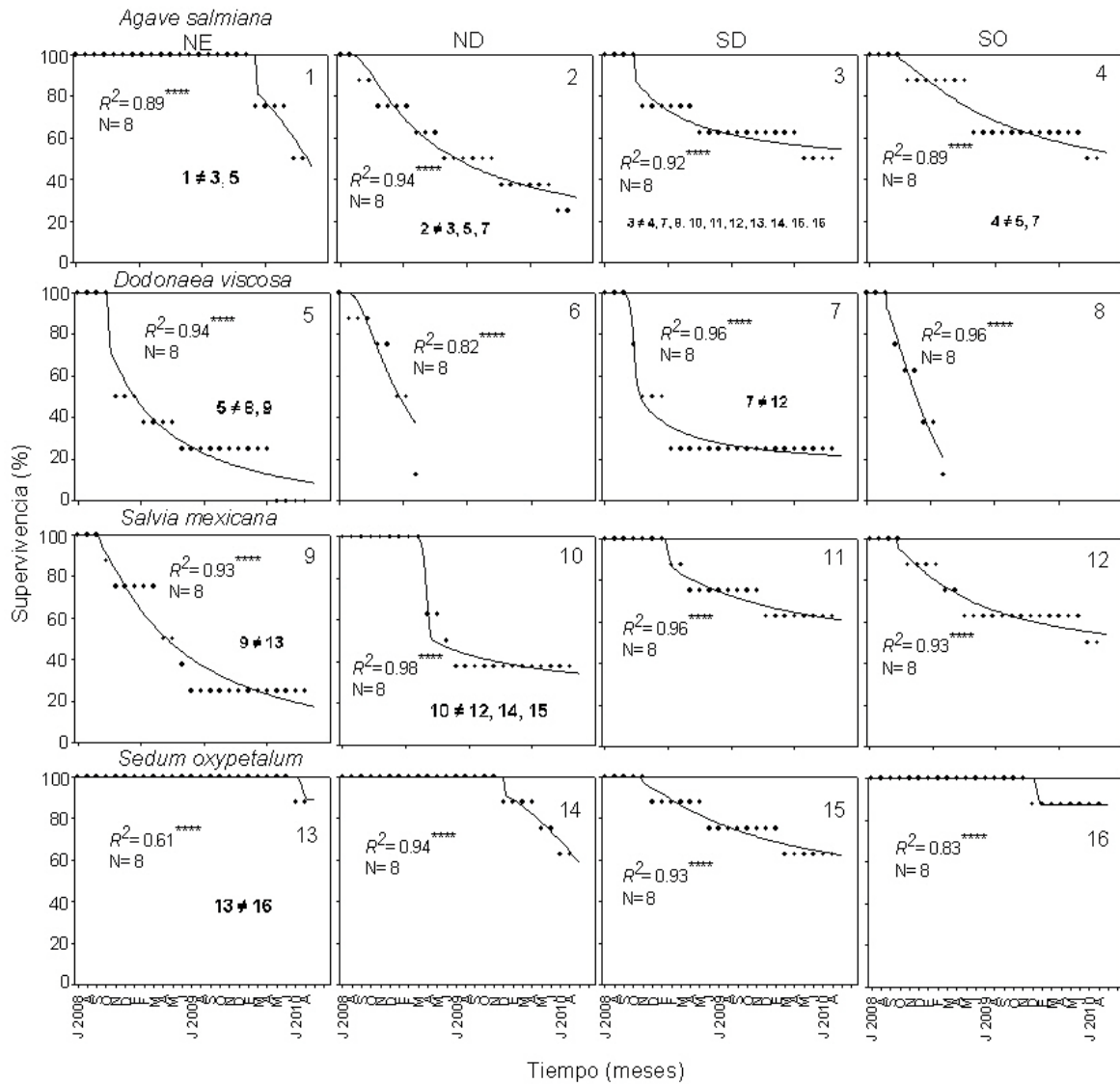


Figura 10. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética en cuatro posiciones bajo la copa de la facilitadores de *Dodonaea viscosa*. **** = $P < 0.0001$. Los números en negritas se refieren a los paneles entre los que hubo diferencias significativas entre la tasa de supervivencia en los tratamientos.

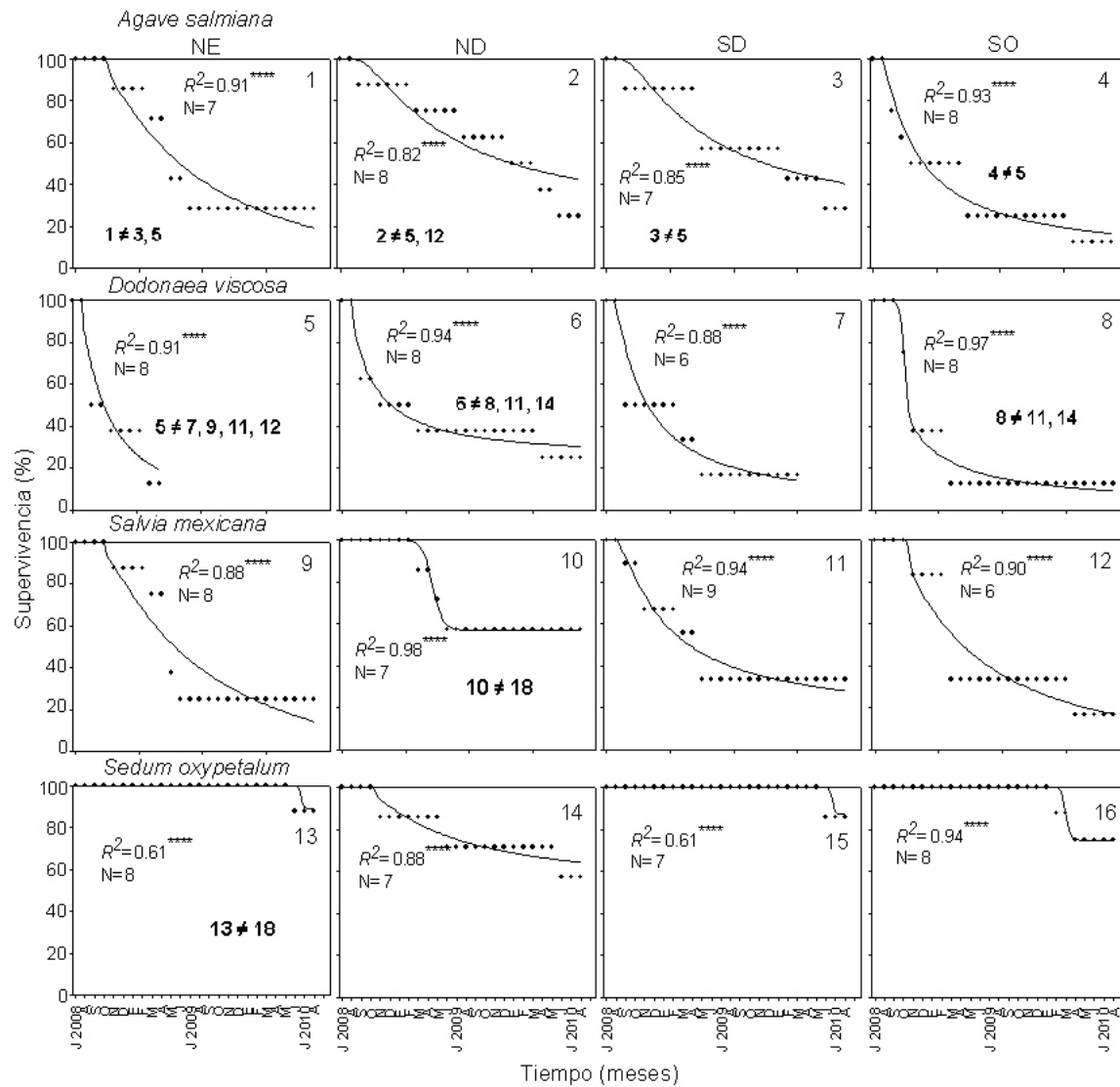


Figura 11. Supervivencia de los individuos de la comunidad sintética en cuatro posiciones bajo la copa de la facilitadora *Sedum oxypetalum*. **** = $P < 0.0001$. Los números en negritas se refieren a los paneles entre los que hubo diferencias significativas entre la tasa de supervivencia en los tratamientos.

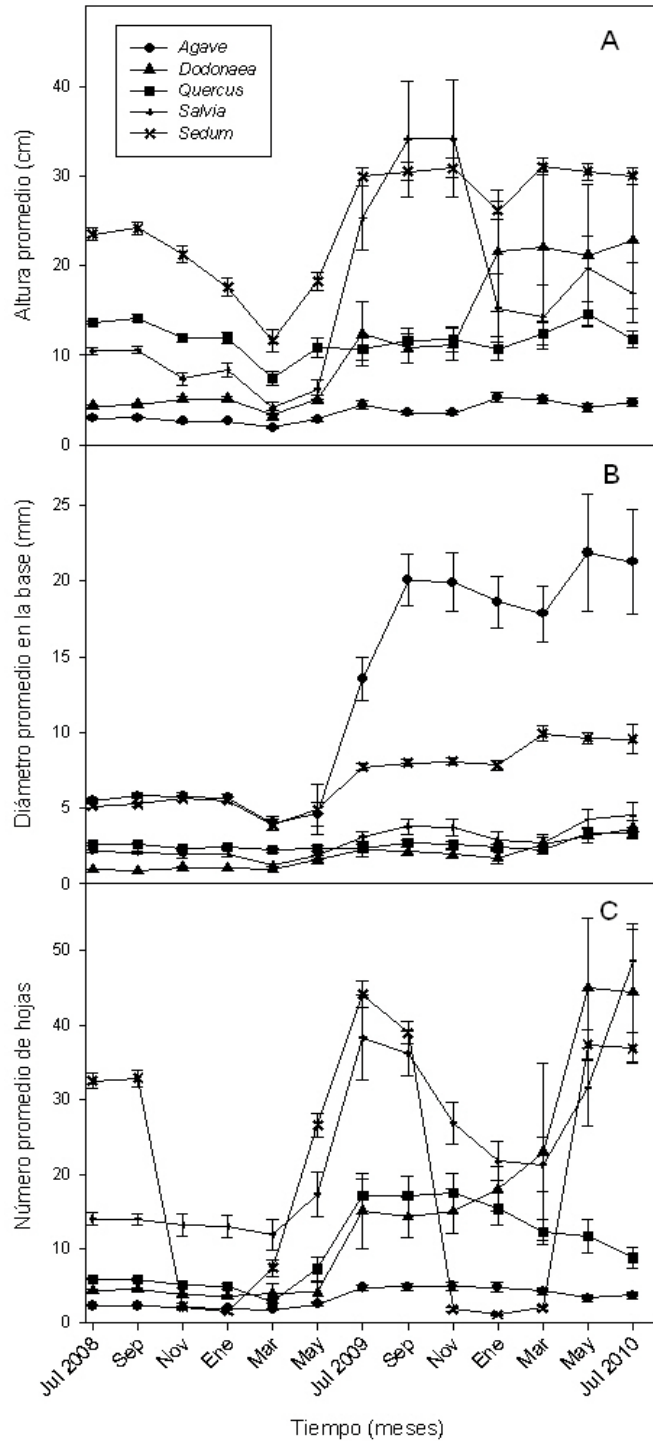
4.3.9. *Altura, diámetro en la base del tallo y número de hojas en sitios expuestos*

El crecimiento aéreo varió a través del tiempo y entre las especies de la comunidad sintética. Las alturas promedio de las estacas de So y de las plántulas de As mostraron incrementos moderados (Fig. 12A). Las alturas promedio de las plántulas de Sm y de Dv mostraron incrementos mayores; en cambio, la altura promedio de las plántulas de Qr decreció (Fig. 12A).

El diámetro promedio en la base del tallo de las plántulas de As mostró un incremento notable; en cambio, las estacas de So tuvieron un crecimiento menor, aunque positivo. Las plántulas de las demás especies de la comunidad sintética tuvieron incrementos muy pequeños, pero al final del periodo evaluado, no fueron distintos de los valores iniciales (Fig. 12B).

Por último, el número promedio de hojas de las estacas de So mostró un comportamiento muy estacional, ya que esta especie perdió completamente sus hojas entre los meses de noviembre y febrero. Durante las épocas de lluvias, las plántulas de Sm y Dv tuvieron incrementos mayores a las otras especies y también mostraron decrementos durante las épocas secas que incluyó el estudio. Por su parte, As y Qr tuvieron incrementos pequeños, pero positivo del número de hojas, que al final del periodo resultaron ligeramente mayores que el número promedio inicial (Fig. 12C).

Figura 12. Valores promedio de altura (A), diámetro en la base del tallo (B) y número de hojas (C) de las especies que integraron la comunidad sintética y que fueron plantadas en los sitios expuestos, dentro de las áreas alteradas del PECM.



4.3.10. Altura de *Quercus rugosa*, bajo la copa de las especies facilitadoras y en los sitios expuestos

La altura promedio de los individuos de Qr mostró una gran variación debido a que se redujo el número de individuos vivos a través del tiempo. Los encinos plantados en las distintas posiciones bajo las especies facilitadoras Ag y Bc mostraron un incremento en altura muy variable entre los individuos a través del tiempo; en cambio, los encinos bajo las especies facilitadoras Dv y So tuvieron un crecimiento menor pero más homogéneo a lo largo del año (Fig. 13).

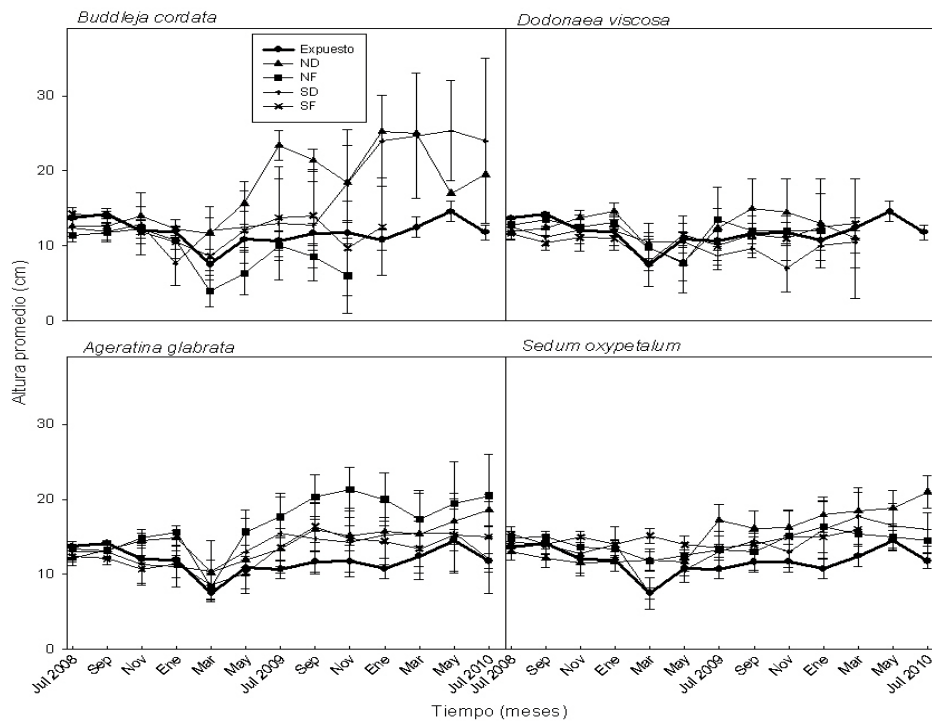


Figura 13. Altura promedio de *Quercus rugosa* bajo las cuatro especies facilitadoras, en distintas posiciones de plantación, ND= norte dentro,

4.3.11. *Altura de las otras especies de la comunidad sintética*

Las plántulas de As incrementaron en altura bajo las cuatro especies facilitadoras y en los sitios expuestos (Figs. 14 a 17). En contrastes las plántulas de Dv no tuvieron incremento en esta variable, e incluso ésta fue menor que la altura promedio de las plántulas que se plantaron y sobrevivieron en los sitios expuestos (Figs. 14 a 17). La altura de las plántulas de Sm tuvieron un incremento promedio mayor durante la época de lluvias, pero estas plántulas perdieron su parte aérea durante la época seca, sólo en la posición ND, bajo la especie facilitadora Bc; Sm tuvo un incremento promedio final mayor en comparación con los otros tratamientos (Figs. 14 a 17). Un comportamiento similar al anterior, pero con mayor heterogeneidad se presentó con las estacas de So (Figs. 14 a 17). Los efectos fueron significativos, durante el primer periodo (julio 2008 a marzo 2009) las tasas de incremento en altura fueron significativamente diferentes entre las facilitadoras y los sitios expuestos ($F_{760,4} = 13.51, P < 0.0001$), también las tasas de incremento fueron significativamente diferentes con base en la identidad taxonómica de la protegé ($F_{760,4} = 67.73, P < 0.0001$). La altura inicial de las plántulas y de las estacas también fue significativamente diferente ($F_{760,4} = 311.21, P < 0.0001$). Durante el segundo periodo de (julio 2008 a marzo 2010), las tasas de incremento en altura también fueron significativamente diferentes entre las facilitadoras y los sitios expuestos ($F_{476,4} = 4.51, P = 0.0014$), entre las protegées ($F_{476,4} = 50.53, P < 0.0001$) y la covariable ($F_{476,4} = 285.52, P < 0.0001$). El menor incremento en la altura de las plantas y las estacas se presentó en los sitios expuestos, en cuanto a las protegées As y Dv tuvieron las menores tasas de incremento en altura para ambos periodos (Apéndice 2).

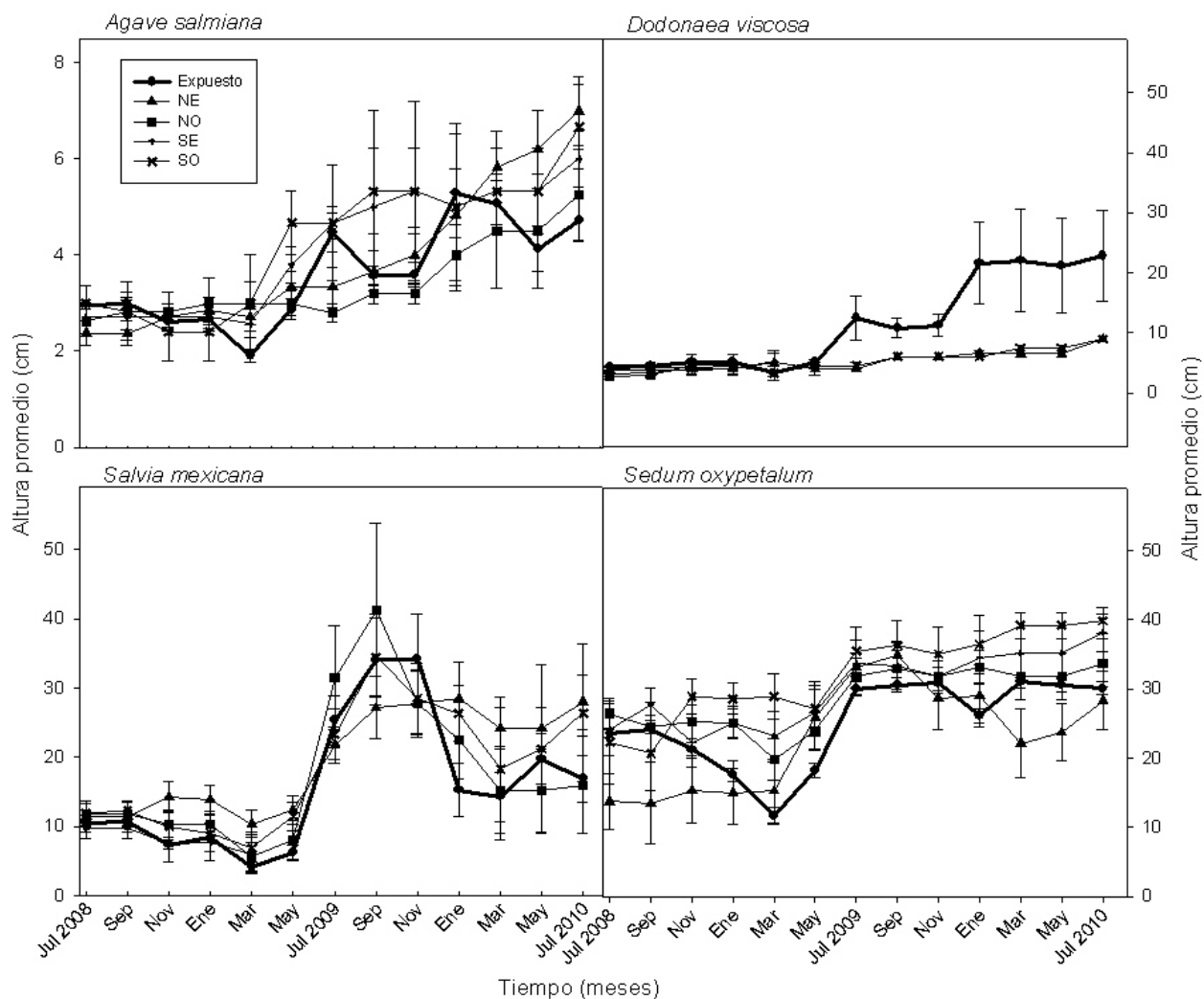


Figura 14. Altura promedio (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Ageratina glabrata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

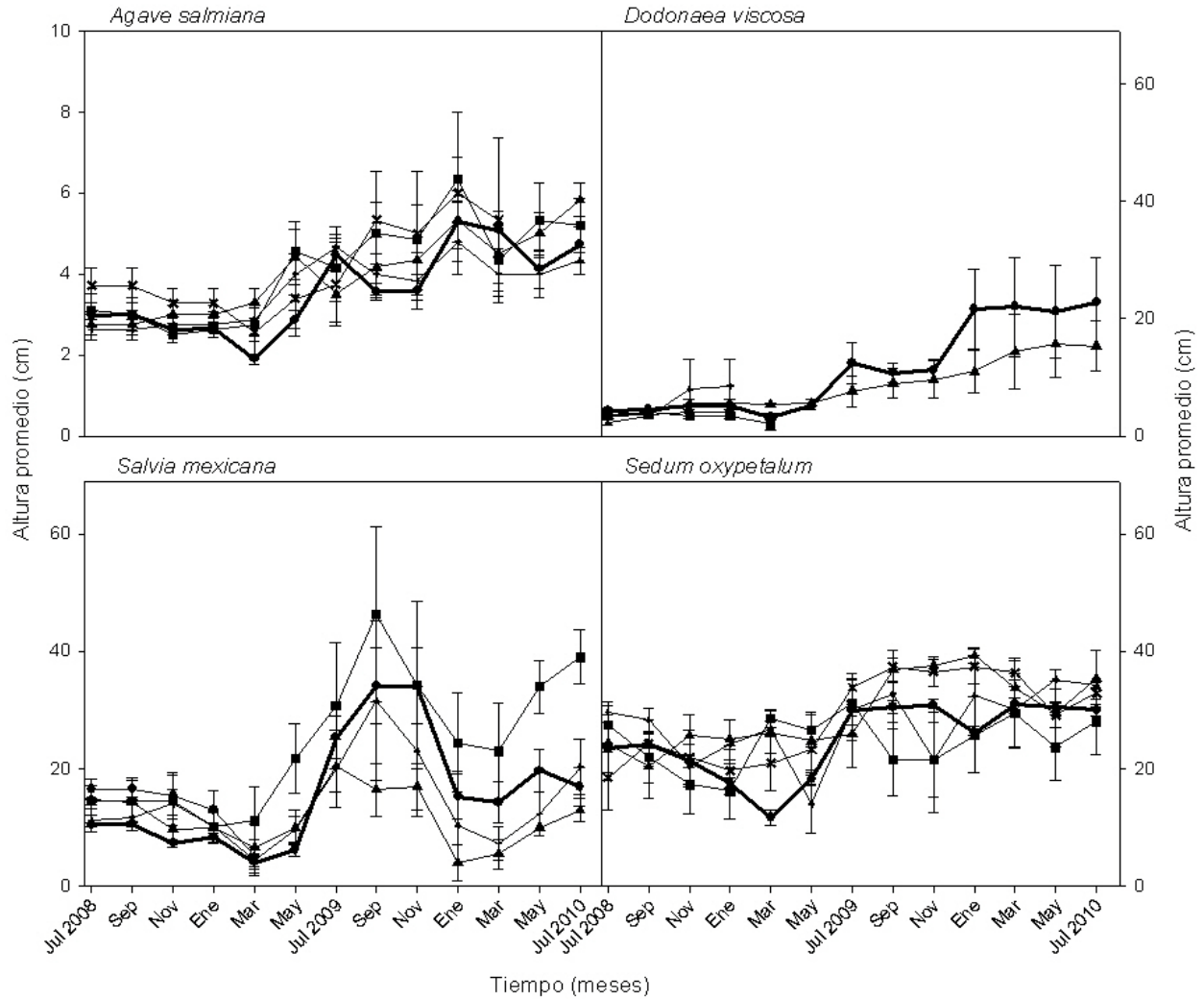


Figura 15. Altura promedio (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Buddleja cordata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

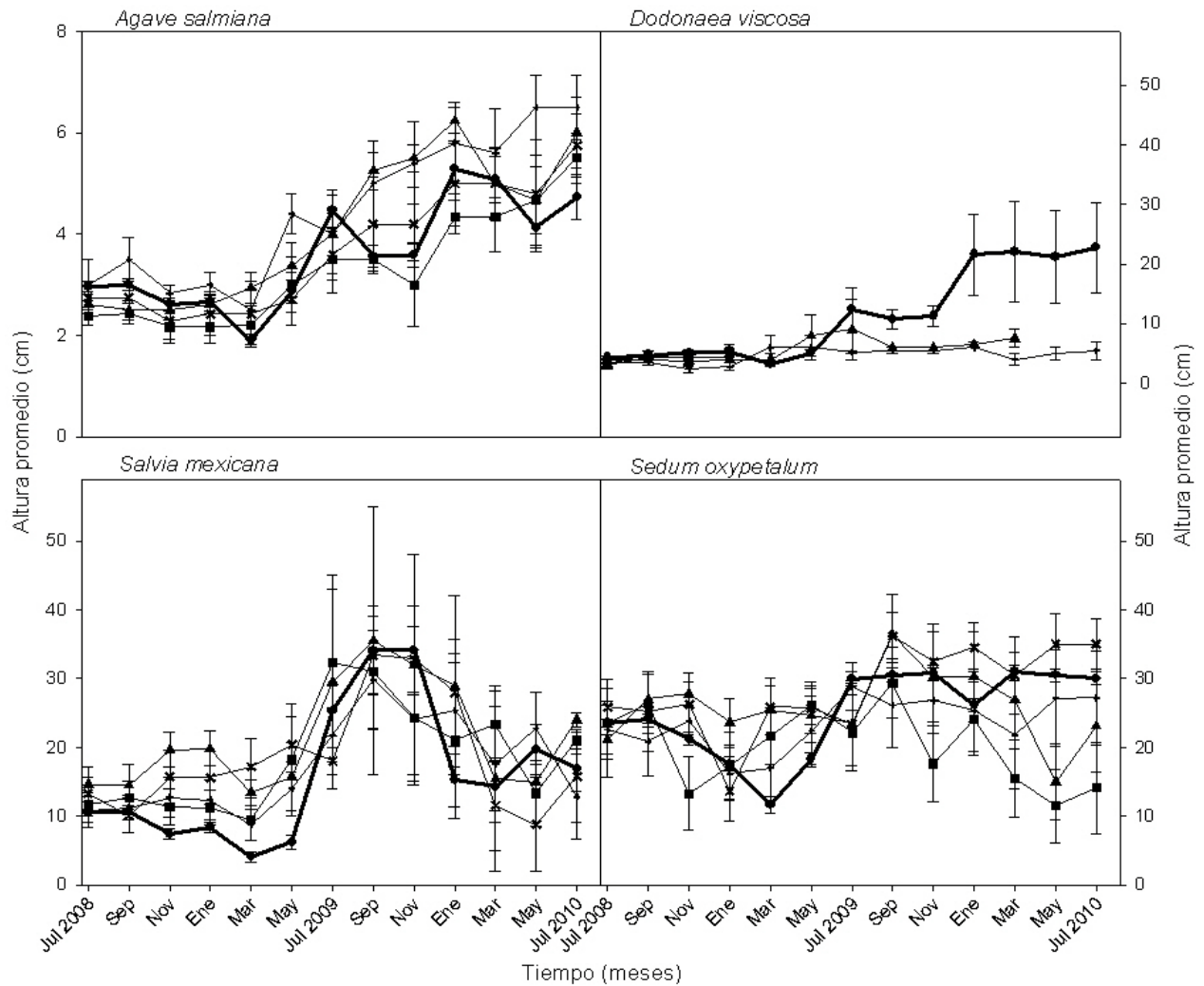


Figura 16. Altura promedio (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Dodonaea viscosa* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

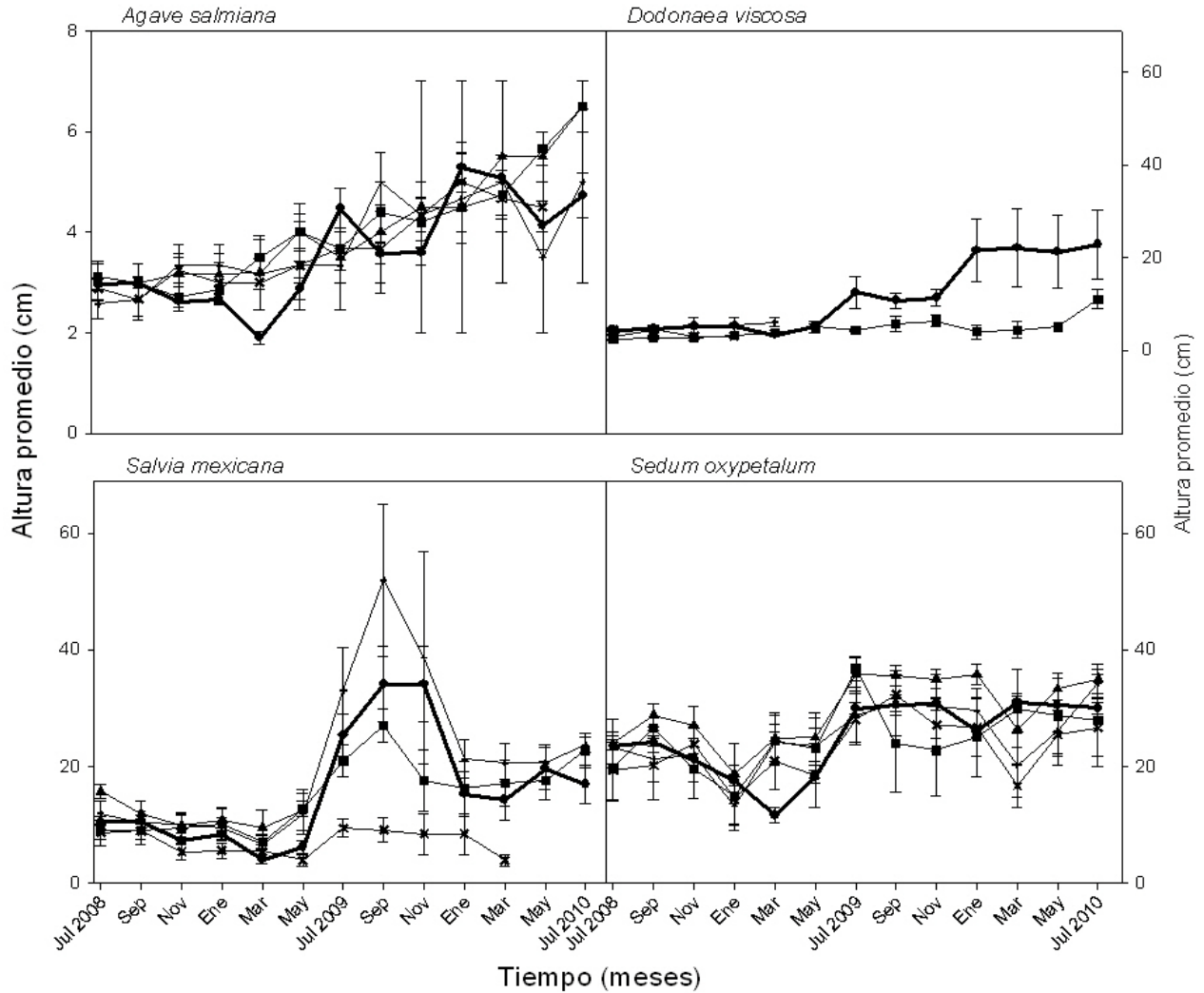


Figura 17. Altura promedio (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Sedum oxypetalum* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

4.3.12. Diámetro en la base de *Quercus rugosa*

Esta variable de crecimiento aéreo mostró un incremento positivo que fue diferente, a través del tiempo, y en las distintas posiciones debajo de la copa de las especies facilitadoras, en contraste con los sitios expuestos. Durante los primeros ocho meses después de la plantación, el diámetro en la base fue muy similar entre los tratamientos, pero entre el octavo y décimo mes, el diámetro promedio se incrementó de forma diferencial (Fig. 18). Cabe señalar, que el diámetro promedio fue diferente con respecto a los sitios expuestos, durante los meses secos de 2010 (enero a marzo), debajo de las copas de las especies facilitadoras, Ag, Bc y So (Fig. 18).

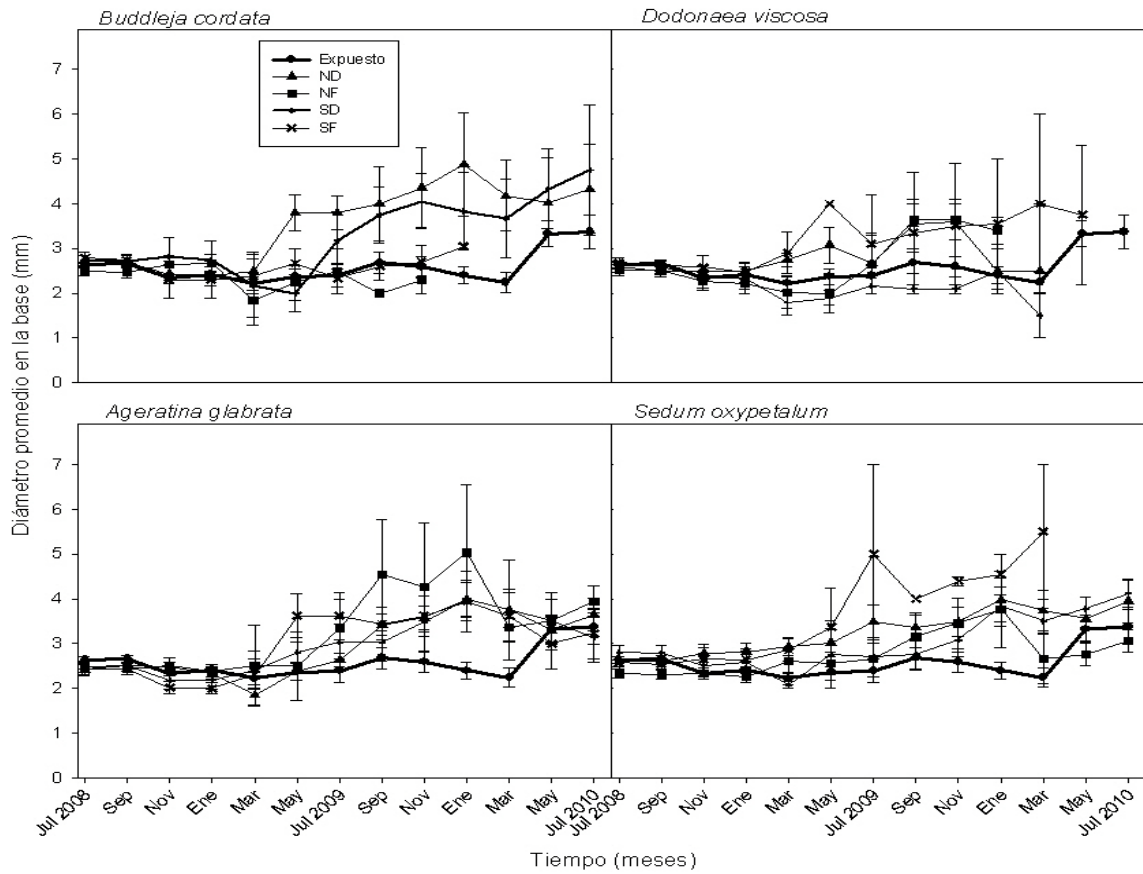


Figura 18. Diámetro promedio en la base de *Quercus rugosa* bajo las cuatro especies facilitadoras, en distintas posiciones de plantación ND= norte dentro, NF= norte fuera, SD= sur dentro y SF= sur fuera; y en los sitios expuestos, en las áreas alteradas del PECM.

4.3.13. Diámetro en la base de las otras especies de la comunidad sintética

El diámetro promedio en la base del tallo de las estacas de So bajo la especie facilitadora Ag se incrementó a través del tiempo, al igual que el diámetro promedio de las plántulas de As, pero el diámetro varió entre las posiciones que ocuparon las plantas bajo la copa de la facilitadora y en

los sitios expuestos (Fig. 19). En contraste, el diámetro promedio de las plántulas de Dv, debajo de sí misma fue menor que el diámetro promedio de las plántulas de Dv plantadas en los sitios expuestos. Por último, el diámetro promedio de las plántulas de Sm varió poco, a través del tiempo, y no fue distinto del diámetro de las plantas que crecieron en los sitios expuestos (Fig. 19). Bajo la especie facilitadora Bc, las estacas de So incrementaron en diámetro, al igual que las plántulas de As. Nuevamente las plántulas de Dv no incrementaron en diámetro y las plántulas de Sm tuvieron un desempeño intermedio en relación a las otras especies (Fig. 20). El diámetro promedio de las plántulas de As tuvo un incremento menor bajo la copa de la especie facilitadora Dv, en comparación con el de las plántulas de la misma especie que fueron plantadas en los sitios expuestos (Fig. 21). El desempeño de esta variable en las otras especies fue similar al patrón ya mencionado. Por último, los diámetros promedio en la base del tallo de las plántulas y las estacas, bajo la especie facilitadora So mostraron el desempeño ya mencionado; sólo cabe resaltar que el diámetro promedio de As en la posición NE, y de Sm en la posición SO tuvieron crecimientos menores con respecto a las otras posiciones (Fig. 22). Las tasas de incremento del diámetro basal para el primer periodo fueron significativamente diferentes entre las especies facilitadoras ($F_{760,4} = 11.44, P < 0.0001$), entre las protegées ($F_{760,4} = 20.07, P < 0.0001$) y también en el diámetro basal inicial ($F_{760,4} = 77.25, P < 0.0001$). Para el segundo periodo se volvieron a detectar efectos significativos; entre las especies facilitadoras ($F_{476,4} = 2.46, P < 0.045$), las protegées ($F_{476,4} = 59.54, P < 0.0001$) y la covariable ($F_{476,4} = 98.23, P < 0.0001$). Las diferencias entre las medias de la tasa de incremento del diámetro, sólo fueron significativas durante el primer periodo (Apéndice 2).

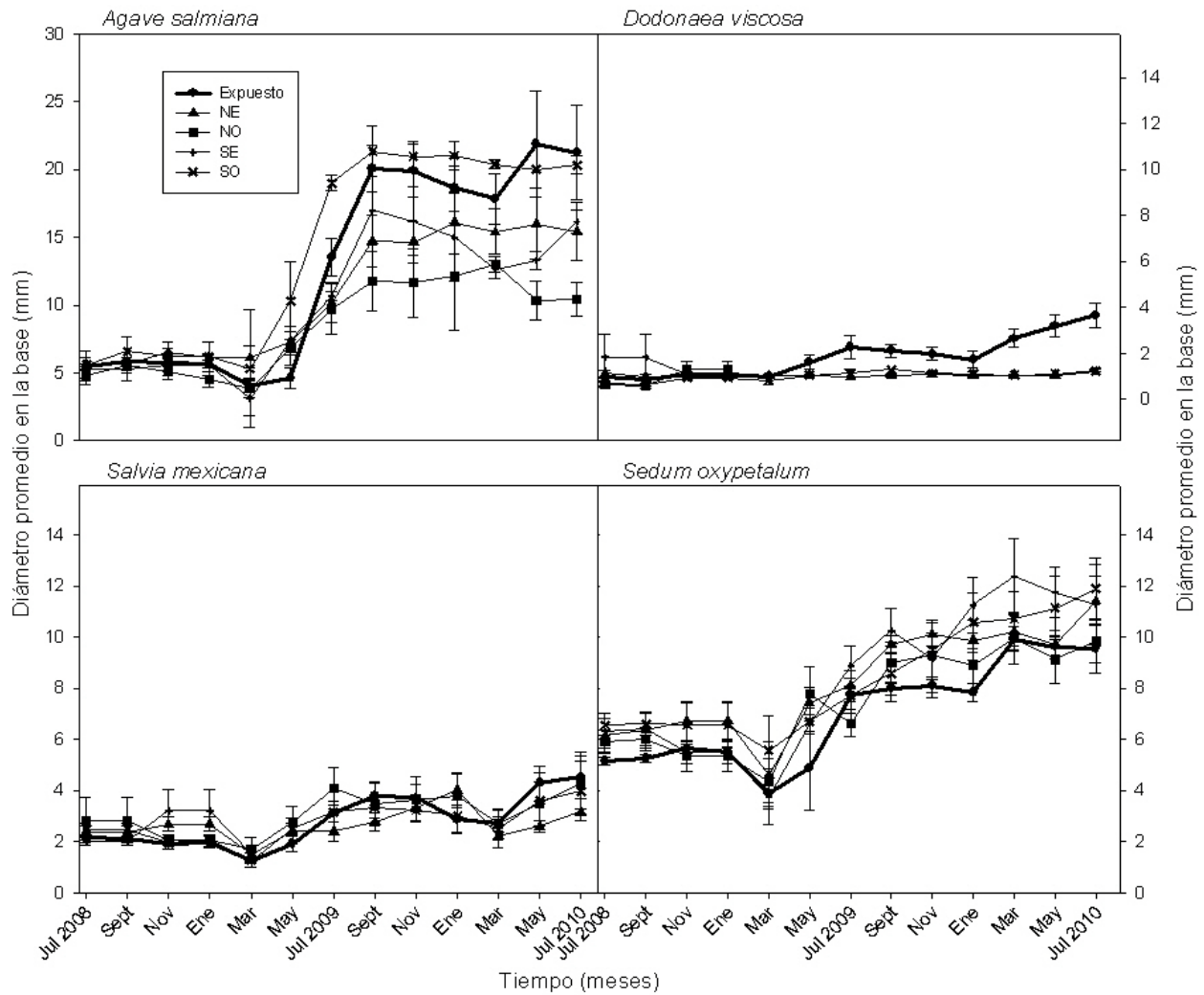


Figura 19. Diámetro promedio (\pm EE) en la base del tallo de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Ageratina glabrata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

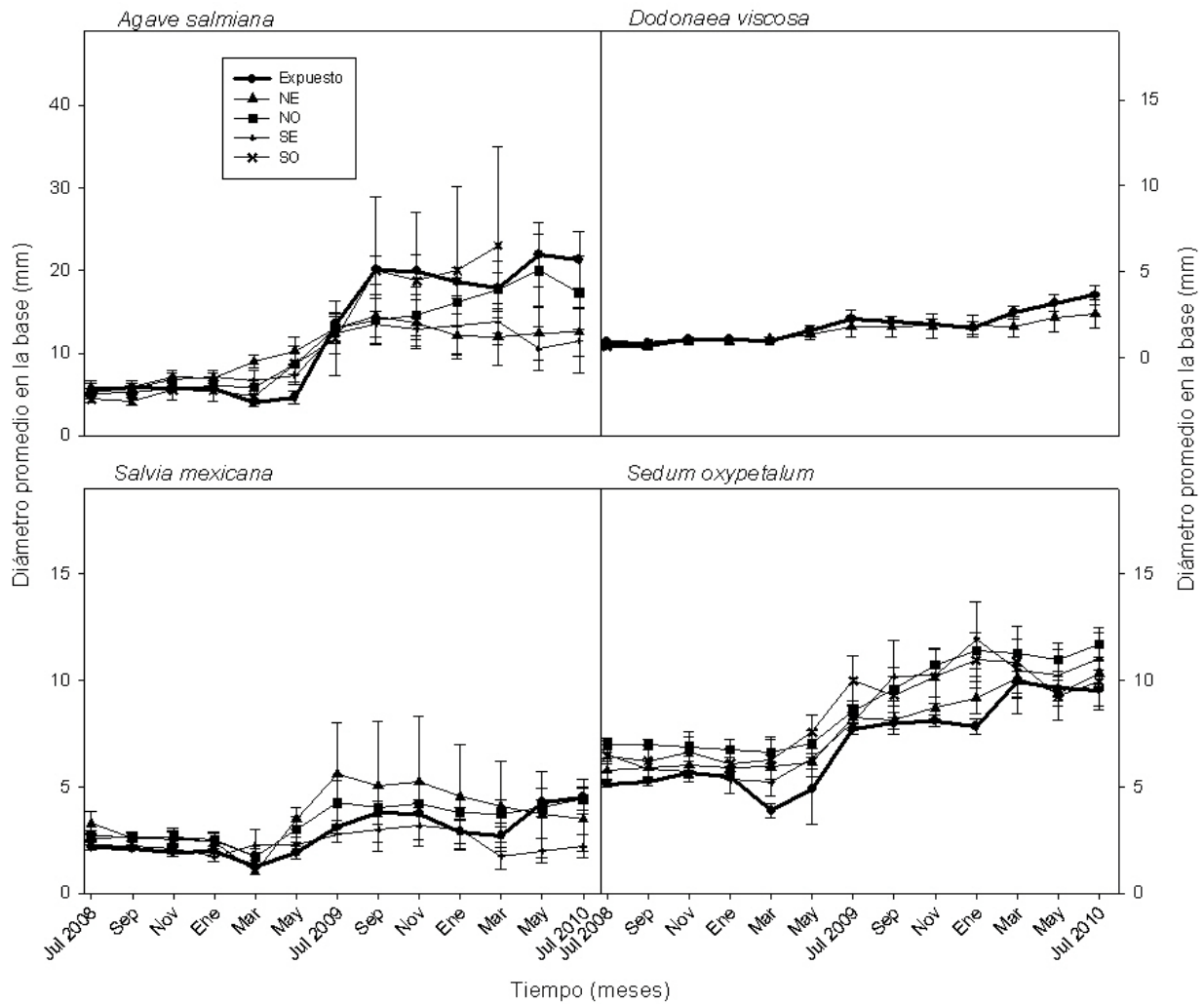


Figura 20. Diámetro promedio (\pm EE) en la base del tallo de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Buddleja cordata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

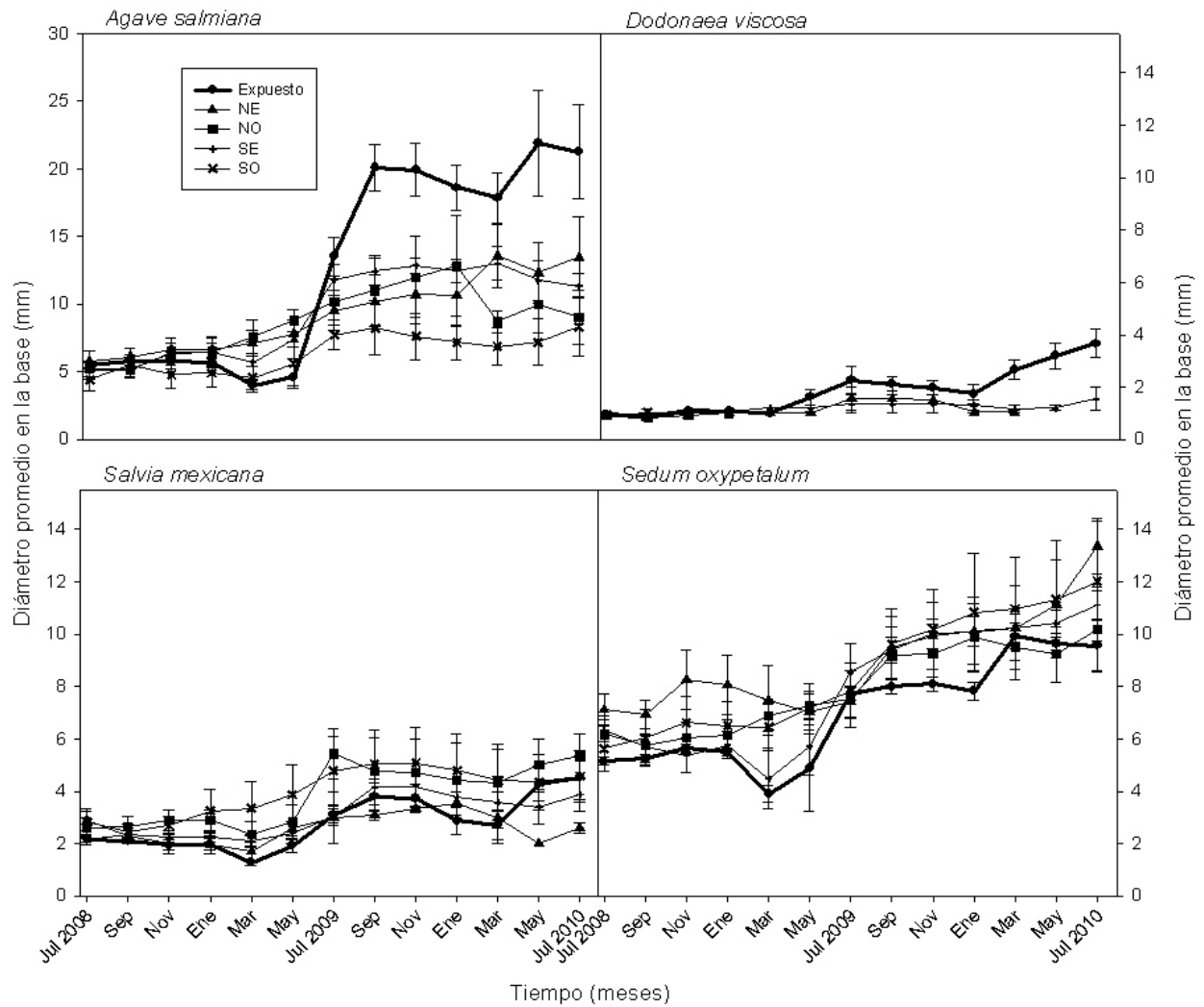


Figura 21. Diámetro promedio (\pm EE) en la base del tallo de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Dodonaea viscosa* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

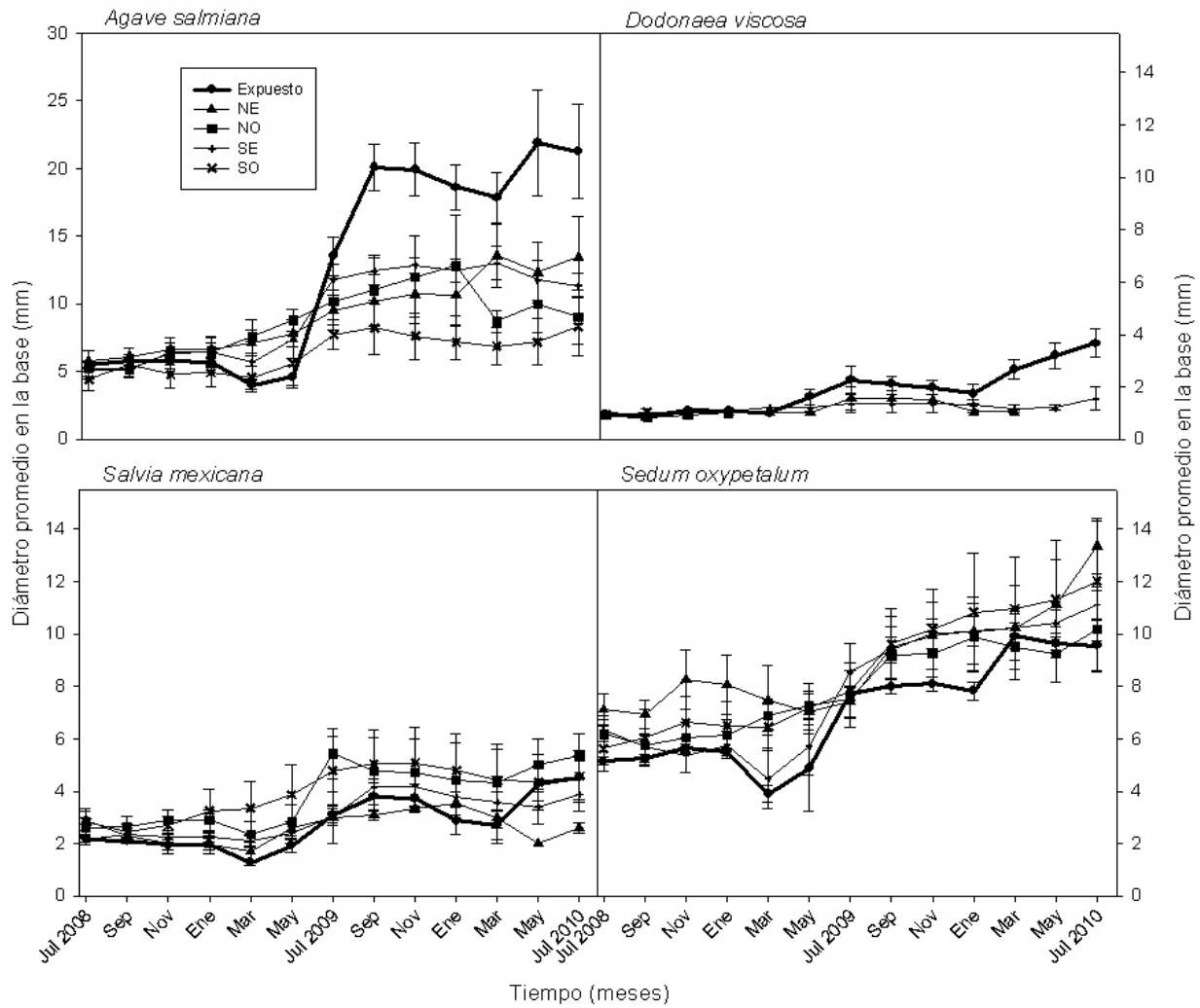


Figura 22. Diámetro promedio (\pm EE) en la base del tallo de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Sedum oxypetalum* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

4.3.14. Número promedio de hojas de *Quercus rugosa*

El número promedio de hojas de Qr bajo las especies facilitadoras Dv y So fue menor en comparación con el de los encinos plantados en los sitios expuestos, en la mayor parte del tiempo evaluado. Por el contrario, los encinos que fueron plantados bajo las especies facilitadoras Ag y Bc tuvieron más hojas, sobre todo en las posiciones norte. Este incremento fue distinto del que presentaron los encinos plantados en los sitios expuestos (Fig. 23).

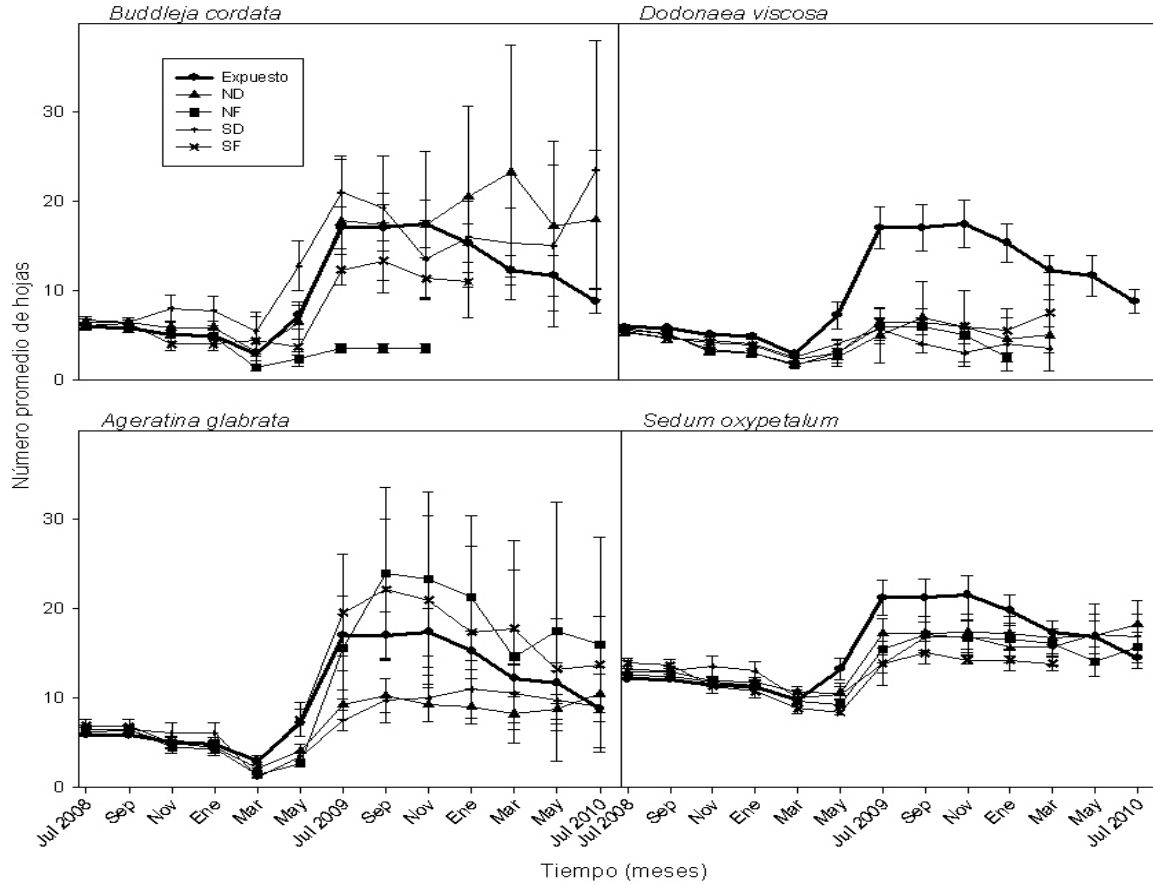


Figura 23. Número promedio de hojas (\pm EE) de *Quercus rugosa* bajo las cuatro especies facilitadoras, en distintas posiciones de plantación ND= norte dentro, NF= norte fuera, SD= sur dentro y SF= sur fuera; y en los sitios expuestos, en las áreas alteradas del PECM.

4.3.15. Número promedio de hojas de las otras especies de la comunidad sintética

Los promedios del número de hojas de las estacas de So tuvieron un comportamiento marcadamente estacional durante los dos años de seguimiento (Figs. 24 a 27). Los promedios del número de hojas de las plántulas de Dv fueron muy pequeños, bajo todas las especies

facilitadoras respecto de las plantas que crecieron en los sitios expuestos. Las plántulas de As mostraron un leve incremento en esta variable, aunque bajo las especies facilitadoras Dv y So el incremento fue menor, en comparación con el número de hojas en los individuos de As plantadas en los sitios expuestos. Por último, los promedios del número de hojas de Sm bajo las especies facilitadoras Ag y So fueron muy parecidos entre todas las posiciones, con excepción de la posición SO bajo So donde el número promedio de hojas fue menor (Figs. 24 a 27). Los tratamientos fueron significativos y hubo diferencias entre la tasa de incremento en el número de hojas dependiendo de las especies facilitadoras para ambos periodos ($F_{760,4} = 4.30, P = 0.0019$) y ($F_{476,4} = 28.80, P < 0.0001$) respectivamente, entre las protegées ($F_{760,4} = 35.75, P < 0.0001$) y ($F_{476,4} = 11.96, P < 0.0001$) y la covariable ($F_{760,4} = 19.14, P < 0.0001$) y ($F_{476,4} = 39.20, P < 0.0001$). En el primer periodo, las protegées plantadas bajo la facilitadora So tuvieron el menor decremento en contraste, para el segundo periodo las protegées plantadas en los sitios expuestos tuvieron la tasa de incremento más alta en el número de hojas. De manera notable, las plántulas de Sm en ambos periodos tuvieron los valores grandes de la tasa de incremento en el número de hojas (Apéndice 2).

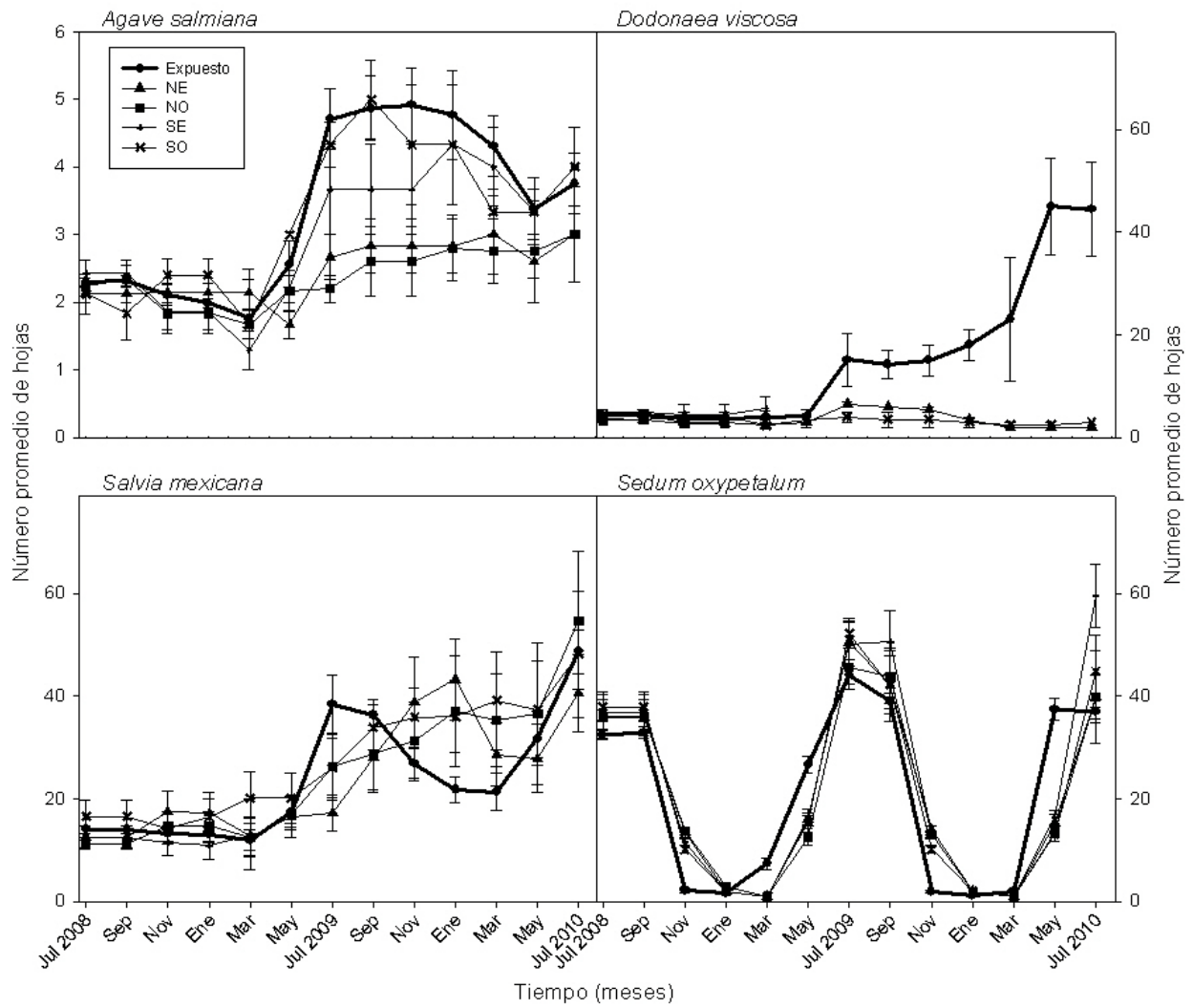


Figura 24. Número promedio de hojas (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Ageratina glabrata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

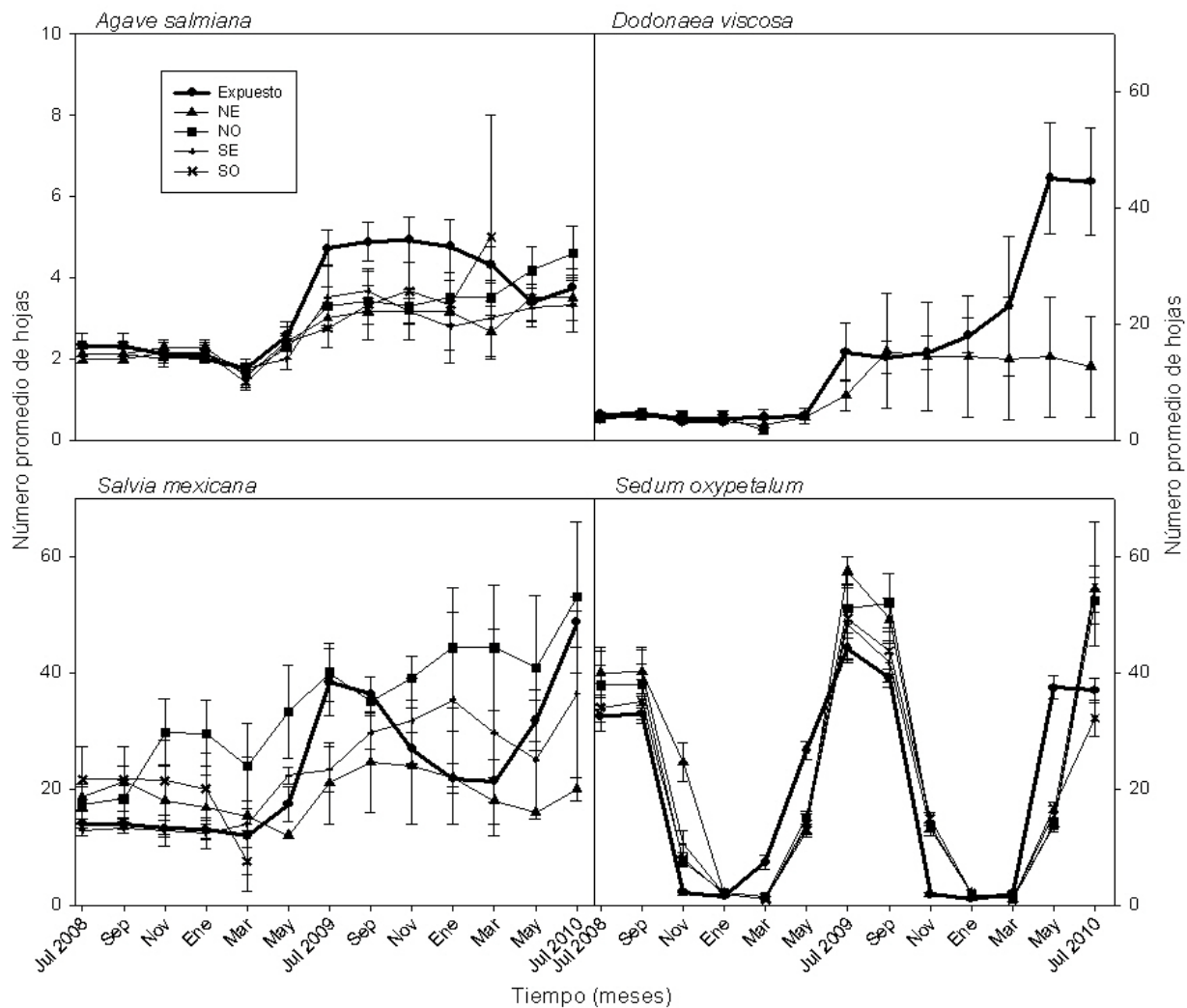


Figura 25. Número promedio de hojas (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Buddleja cordata* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

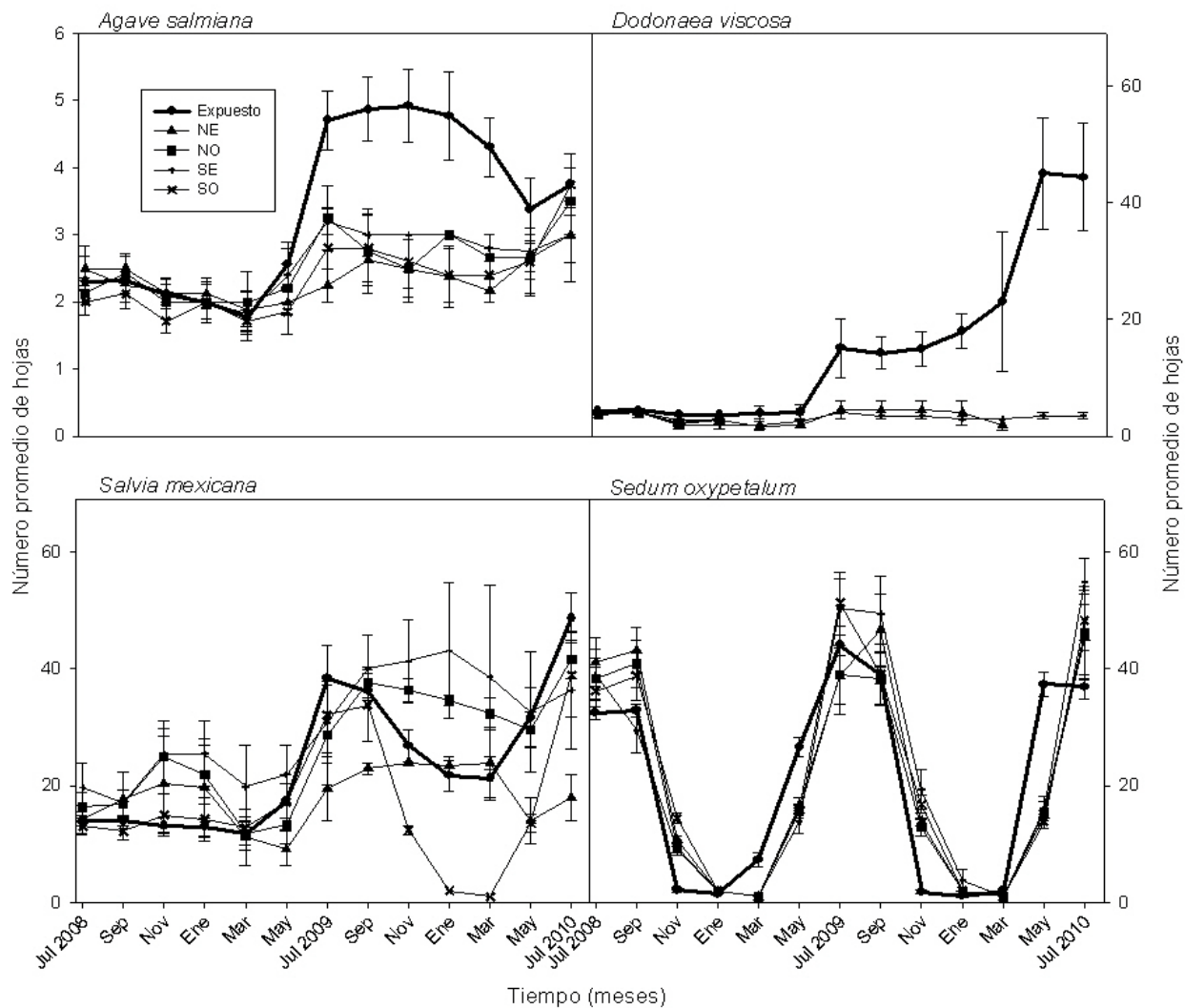


Figura 26. Número promedio de hojas (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Dodonaea viscosa* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

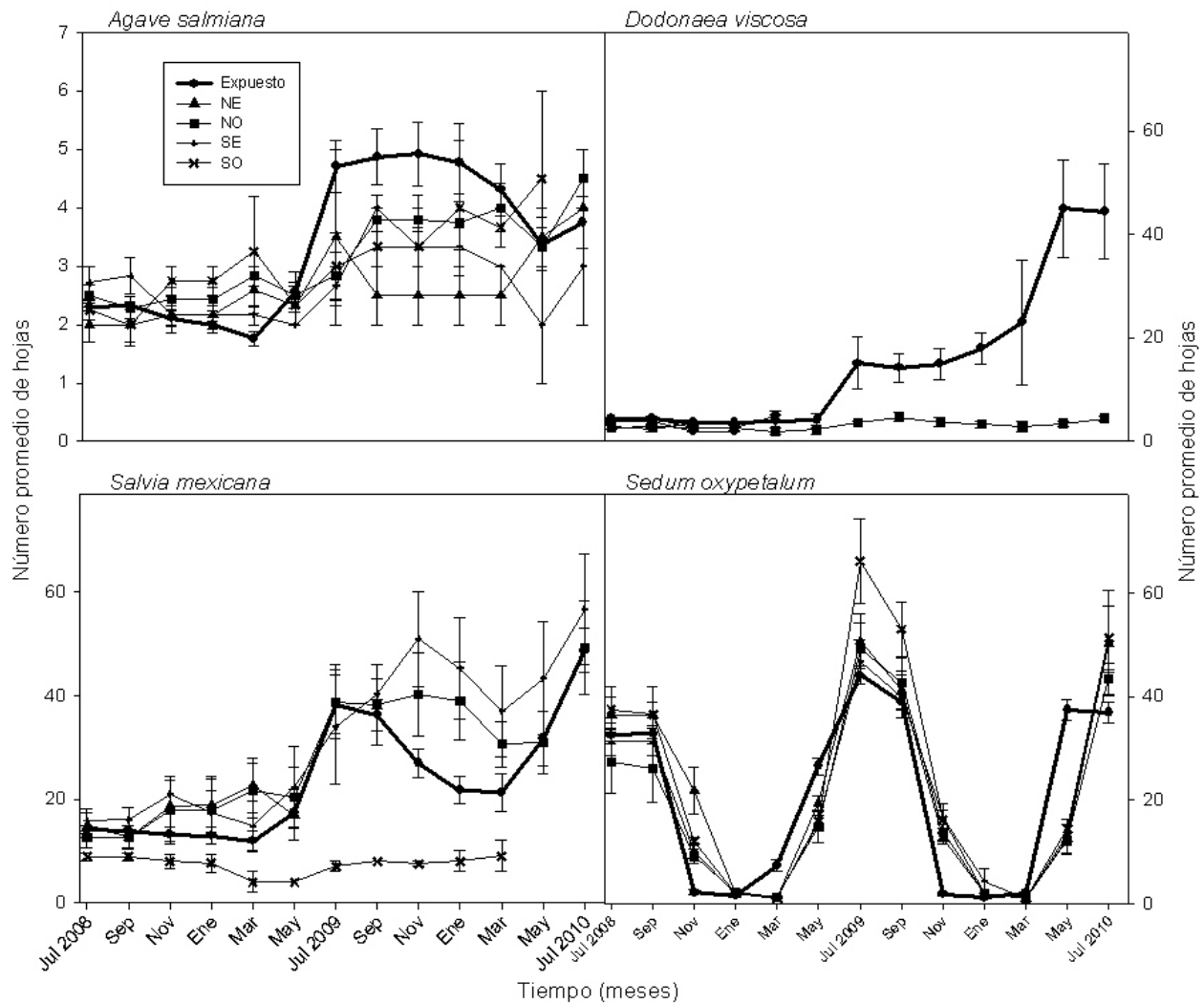


Figura 27. Número promedio de hojas (\pm EE) de los integrantes de la comunidad sintética plantados en distintas posiciones bajo la copa de la especie facilitadora *Sedum oxypetalum* y en los sitios expuestos, en áreas alteradas del PECM. NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste y SO= suroeste. Nótese las diferentes escalas en los paneles.

No hubo ninguna relación entre las variables abióticas y las variables de crecimiento aéreo de las especies que conformaron la comunidad sintética.

4.4. Discusión

La restauración de la comunidad vegetal con especies nativas es una prioridad en las áreas naturales protegidas, y necesaria cuando además se resguarda al ecosistema histórico (SER 2004), es decir, al ecosistema predisturbio. Las especies nativas que fueron seleccionadas como especies protegidas y que formaron parte de la comunidad sintética utilizada en este estudio están adaptadas a las variaciones diurnas y estacionales de su área de distribución; sin embargo, el desempeño (esto es, la supervivencia y el crecimiento) de las plántulas en respuesta a las presiones del medio varió de acuerdo con la intensidad, la frecuencia y la magnitud de los disturbios antrópicos locales (Ramírez-Marcial et al. 2001, ver capítulo 3). El desempeño cambia en relación con el grado de aclimatización de los individuos a la condición local en un ambiente cambiante (Bazzaz 1996) y heterogéneo en el espacio y en el tiempo, el cual puede ser como un fractal multidimensional, en donde una de sus dimensiones locales puede ser el tiempo.

Con base en la variación temporal y espacial de la temperatura del suelo (T_{s-5}) en las distintas posiciones bajo la copa de los individuos seleccionados se pudieron identificar distintos microsítios. Las diferencias entre los microsítios sombreados, es decir, con orientación norte, y los más soleados, es decir, con orientación sur varió de 0.2 °C a casi 3.0 °C, dependiendo de la especie facilitadora. Las diferencias pudieron deberse a la fase fenológica de la especie facilitadora, la arquitectura de su copa y la composición del vecindario inmediato. El efecto del vecindario vegetal fue muy evidente, por ejemplo en la posición SO bajo el árbol facilitador *B. cordata*, donde la T_{s-5} siempre fue la más baja a pesar de que se esperaba lo contrario, debido a que en ese punto los vecinos eran pastos amacollados.

La interacción entre el nivel de disturbio, la estacionalidad, las variaciones microclimáticas, la arquitectura y el estatus fenológico de la especie facilitadora, así como la composición y la estructura del vecindario vegetal determinan la cantidad y calidad de micrositios multidimensionales en el PECM. Estas interacciones también determinan los gradientes verticales y horizontales de la temperatura, la humedad relativa, así como de la densidad de flujo fotónico (ver capítulo 3). Por todo lo anterior, la identificación y uso de los micrositios tienen gran importancia práctica en el contexto de la restauración ecológica (Hobbs y Norton 1996, Temperton y Hobbs 2004, ver capítulo 3).

Las variaciones microclimáticas en los micrositios estudiados (expuesto, claro y cerrado) se presentan tanto de forma horizontal como vertical. Estos gradientes microambientales tienen un papel primordial, ya que determinan el desempeño de los individuos y el ensamblaje de las especies en una comunidad (Menninger y Palmer 2006). Dentro del mosaico de sitios alterados y con base en los resultados se confirmó: (i) un gradiente vertical en la temperatura del aire (T_{a5} , T_{a40} y T_{a150}) y la humedad relativa (HR_{a5} , HR_{a40} y HR_{a150}) y (ii) una variación horizontal (sitios expuestos, claros y cerrados). La variación de la temperatura, entre el suelo y el aire podría estar representada por funciones matemáticas no lineales e incluso pueden llegar a ser funciones en forma de onda (ver capítulo 3). La variación microclimáticas suele crear condiciones adversas en el microespacio donde se establecen las plántulas, mientras que plantas de mayor talla suelen resistir mejor las variaciones abióticas, gracias a un mayor desarrollo tanto de su porción radicular como aérea. Esto implica que la variación de la temperatura en interacción con el vecindario vegetal, tanto en la parte aérea como en la subterránea es un tema de interés que

deberá ser estudiado en distintas microescalas para entender, en mayor profundidad su posible efecto sobre procesos como el crecimiento.

Por otro lado, en los micrositos estudiados (expuesto, claro y cerrado) se observó que a 5 cm sobre el suelo la temperatura del aire (T_{a5}) y sobre todo la temperatura máxima mensual pueden variar entre ellos hasta 10 °C. Esta amplitud está determinada especialmente por los meses de marzo, abril y mayo, además, las temperaturas más altas se observaron en los sitios expuestos del PECM. La ausencia de vegetación de estos sitios hace que sean muy extremos, ya que durante la época de invierno se pueden presentar más frecuentemente temperaturas por debajo de 0 °C; estas temperaturas bajas fueron menos frecuentes en los sitios con cubierta vegetal (Apéndice 3).

Los calentamientos y enfriamientos cíclicos a diferentes escalas de tiempo (día-mes-año) de la roca basáltica promueven su lenta intemperización. Este proceso, junto con otros eventos como la escorrentía y el viento, promueven la acumulación diferencial de sustrato volcánico (Cano-Santana y Meave 1996), que a su vez pudo provocar las variaciones en los parámetros edáficos que fueron distintos entre los sitios expuestos y bajo la copa de las especies facilitadoras. En este sentido, los datos obtenidos del análisis del suelo sugieren no sólo que estos fenómenos contribuyen a la acumulación de suelo, sino que también es importante la identidad de la especie facilitadora como formadora de materia orgánica o como cisternas de recursos que son mantenidos en el lugar. Entre las especies facilitadoras estudiadas, el papel de los arbustos fue muy relevante (Tabla 1). Los datos del análisis edáfico confirmaron el papel ingeniero de las plantas dentro del mosaico de sitios alterados. En general, en los sitios expuestos se presentaron los valores más bajos de los parámetros edáficos evaluados; en contraste, bajo la copa de las especies arbustivas (Ag y So) la disponibilidad de carbono, nitrógeno y cationes intercambiables

fue mayor (Tabla 1). Los arbustos en mayor medida, aunque también las dos especies de árboles estudiadas (Bc y Dv) funcionan como reservorios de nutrientes (C. Siebe, comunicación personal), ya que sus raíces los atrapan y los incorporan a los ciclos locales, a diferencia de los sitios expuestos, donde la ausencia de raíces de plantas de mayor desarrollo no detienen los nutrientes y estos se percolan hacia capas más profundas del sustrato, de modo que se pierden.

Los individuos de los árboles y los arbustos estudiados, los cuales fueron seleccionados con base en su importancia relativa dentro de la comunidad vegetal (ver capítulo 2) formaron parte de un arreglo sintético de especies, que conformó nuestro esquema de reintroducción. Se esperaba probar que los individuos de las especies facilitadoras fungieran como puntos de nucleación o entrada (*sensu* Temperton y Zirr 2004) de otras especies o individuos a la comunidad vegetal en restauración del PECM, debido a que bajo su copa se establecen más individuos y especies de forma natural que en los sitios expuestos (ver capítulo 2). El esquema de plantación con un arreglo espacial dirigido bajo la copa de las especies facilitadoras y las cinco especies protegidas (comunidad sintética) fue la aportación novedosa de esta investigación doctoral y resulta apropiado para las condiciones de gran heterogeneidad en el PECM porque aprovecha las características especiales y temporales de los micrositos. Además, las especies integrantes de la comunidad sintética forman parte del grupo de seis especies que puede encontrarse en los tres niveles de disturbio. Por ello, facilitar su reintroducción podría catalizar la regeneración natural del PECM (ver capítulo 2). En el mismo sentido, especies como *Styrax argenteus* facilitan la regeneración de algunas especies, en bosques de pino y encino, así como en sitios donde se han colocado plantaciones forestales de *Cupressus lindleyi* (Pérez-Salicrup et al. 2006).

Por otro lado, el crecimiento y la supervivencia al igual que el microclima y las características del suelo local variaron temporal y espacialmente en microescalas asociadas con la identidad taxonómica de la facilitadora, la identidad taxonómica de las protegées, la presencia o ausencia de un dosel y las distintas posiciones de plantación bajo la copa de la especie facilitadora. Cabe señalar que la orientación de esta posición tuvo un efecto significativo en la supervivencia de las protegées, sobre todo para *Q. rugosa*; en cambio, dicha orientación no tuvo un efecto significativo para ninguna de las variables de crecimiento aéreo. Este último resultado se puede deber a la supervivencia tan baja de la especie, a la variabilidad en la talla de las especies facilitadoras o como se mencionó antes, a que cada punto de establecimiento es definido por varios factores y dimensiones cambiantes en espacio y tiempo.

El crecimiento aéreo dependió de la especie facilitadora y de la identidad de las protegées por ejemplo, *S. mexicana* fue la especie que tuvo el mayor incremento en altura, sobre todo en la época de mayor disponibilidad de agua, cuando crecieron bajo las copas de las especies facilitadoras. Algunas plántulas de *D. viscosa* también tuvieron incrementos en altura, pero sólo si estaban en sitios expuestos, lo que concuerda con el carácter pionero de la especie, a diferencia de *S. mexicana* que es más bien tardía. En cambio, ni las estacas de So ni las plántulas de As tuvieron incrementos notables de altura, lo que también puede tener relación con el lento crecimiento exhibido por muchas especies CAM, en especial por aquellas que pueden ser CAM ociosas o ralentizadas (CAM idling, Medina 1996).

La diferencia en la forma en que creció cada especie puede estar dada por diferencias en T_a , el flujo fotosintéticamente activo y otras condiciones requeridas para la conductividad estomática de las especies (Barradas et al. 2004). Sin embargo, otra explicación puede estar relacionada con la

estrategia de cada especie en la asignación de biomasa a estructuras aéreas y subterráneas, las últimas de las cuales no fueron evaluadas. Por otra parte, las diferencias en el crecimiento pudieron estar asociadas a que en campos de lava similares a los del PECM existen especies derrochadoras y conservadoras de agua. La estrategia de las primeras parece estar relacionada con su capacidad para explorar la presencia de agua almacenada en las grietas de la roca basáltica, ésta parece ser la estrategia de *B. cordata*, mientras que *D. viscosa* (Dv) es más conservadora y en consecuencia su desarrollo de raíz, en relación al vástago, es menor que en *B. cordata* (Orozco-Segovia et al. 2009).

La supervivencia de las protegées fue distinta en los dos años evaluados. Por ejemplo, So tuvo los valores más altos tanto en sitios expuestos como bajo las especies facilitadoras, al parecer el metabolismo CAM de esta especie, la acumulación de agua en sus tejidos y su capacidad para tolerar la sequía, tienen que ver con su alta supervivencia. En contraste, las plántulas de Dv tuvieron los valores más bajos de supervivencia, tanto en los sitios expuestos como bajo las especies facilitadoras, de todas las protegées. Dv tuvo el tamaño promedio inicial más pequeño, lo que quizá haya contribuido a explicar su alta mortalidad. Por otra parte, esta especie tiene valores bajos del cociente raíz/vástago (Morales-Guerrero 2005) sin embargo, las plántulas de cinco a seis meses de edad, como las que se usaron en este estudio, tenían raíces muy pequeñas, de manera que quizá tuvieron poca capacidad para explorar posibles fuentes de agua. De manera contrastante, esta especie tiene un verdadero ajuste osmótico para regular la pérdida de agua, lo que después de establecidas las plántulas son muy eficientes (Orozco-Segovia et al. 2009).

Las protegées Sm y As tuvieron valores de supervivencia en un intervalo intermedio respecto a los extremos señalados. As es una especie crasa que tolera bien la desecación (Ruiz et al. 2007)

y sus raíces fibrosas y superficiales capturan los pequeños pulsos de agua del medio; en cambio, Sm es un arbusto que tiene una gran variabilidad morfofuncional en su follaje, ya que en sitios sombreados y húmedos tiene hojas grandes y entrenudos largos, mientras que en sitios expuestos se reduce drásticamente su tamaño, tanto en los entrenudos como en las hojas, e incluso puede presentar una retrogresión en su tamaño, hasta cerca de la raíz (Martínez-Ballesté 1995). Este fenómeno le permite sobrevivir durante el periodo más crítico del año en el PECM, al igual que los individuos de Bc (Cano-Santana et al. 2006). Este fenómeno de resistencia será abordado en un futuro próximo, con la finalidad de evaluar los intervalos en los factores abióticos y bióticos entre los que se encuentran sus umbrales funcionales.

En ocasiones el crecimiento promedio de algunos individuos en los sitios expuestos fue mayor al que presentaron las especies bajo la copa de las especies facilitadoras, no así la supervivencia. En cambio, un mayor número de individuos de las especies protegidas sobrevivieron bajo la copa de las especies facilitadoras. Esta disyuntiva aparente fue más evidente en Dv, Qr y Sm, ya que algunas plántulas pueden llegar a tener un mejor crecimiento aéreo expresado en altura, diámetro en la base del tallo y número de hojas en los sitios expuestos, pero su supervivencia porcentual es mucho menor en comparación con la que tienen en micrositos asociados a las especies facilitadoras. Esta respuesta ya había sido reportada para Qr (Bonfil y Soberón 1999) en el PECM, pero no para las otras especies. Además, en este estudio se enfatiza el papel determinante del microclima y el microsito como factores clave de tal comportamiento.

En términos prácticos, los resultados de este capítulo sugieren que aprovechar el efecto de la sombra generada por los individuos aislados de especies facilitadoras puede ser una herramienta

complementaria y compatible con la reintroducción de especies nativas, sobre todo en ecosistemas muy estacionales (ver capítulo 2), dado que a su papel *per se* puede incluso sumársele el efecto favorable de un vecindario cuyas sombras se proyectan de manera dinámica en cada micrositio a lo largo del tiempo. Como muestran los resultados de este capítulo y del capítulo 2, para fomentar el establecimiento de las especies nativas en áreas alteradas se requiere acoplar diferentes acciones de restauración, como la selección de sitios seguros, creados por individuos que amortigüen las condiciones del microclima y favorezcan el reclutamiento natural; además de aprovechar los bordes de vegetación remante en combinación con insumos de tipo agrícola como los acolchados plásticos para introducir especies sucesionalmente tardías (ver capítulo 3).

Por otra parte, es importante seleccionar adecuadamente, ambos, los sitios seguros y las especies clave del ecosistema, para construir comunidades sintéticas acordes con el estatus sucesional del área, es decir, asociado con el nivel de disturbio del sitio que se desea restaurar.

El esquema de reforestación con comunidades sintéticas (CS) propuesto para el PECM involucra a las interacciones bióticas positivas como la facilitación (Pugnaire 2010), la selección de micrositios favorables y de especies con alto valor funcional para el ecosistema. La reintroducción de plantas con CS requiere de un conocimiento amplio de la diversidad funcional de la comunidad vegetal, para seleccionar del acervo regional distintos arreglos de especies para: (i) compensar la pérdida de la cobertura vegetal, (ii) incorporar heterogeneidad espacial al sistema, (iii) incorporar recursos alimenticios o materia orgánica (por ejemplo, flores o frutos), y (iv) acelerar la sucesión al incorporar especies de estadios sucesionales avanzados. Por todas estas razones, la reforestación tradicional no es viable para la mayor parte del área del PECM

debido a la alta heterogeneidad microclimática del sustrato basáltico del derrame de lava del parque, así como a los distintos niveles de alteración y la ausencia de suelo. En cambio, las plantaciones multiespecíficas y modulares podrían permitir mezclar los atributos fisiológicos, morfológicos y funcionales de las especies (Parrota et al. 1997) de igual manera que con las CS, con la finalidad de ampliar el espectro de respuesta funcional de las plantas en los distintos microclimas y micrositos.

Por último, la mayoría de los fenómenos en la naturaleza no tienen respuestas unidireccionales; de hecho, con frecuencia se presentan respuestas múltiples, cíclicas o sujetas a estados y transiciones (Temperton y Hobbs 2004) en ese sentido, el manejo adaptativo de todas las estrategias de restauración implementadas puede contribuir a resolver, en el camino los imponderables del medio (Linding-Cisneros 2007).

Referencias

- Aerts, R., A. Negussie, W. Maes, E. November, M. Hermy y B. Muys. 2007. Restoration of dry Afromontane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Restoration Ecology* **15**:129-138.
- Barradas, V. L., A. Ramos-Vázquez y A. Orozco-Segovia. 2004. Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *International Journal of Biometeorology* **48**:119-127.
- Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press Reino Unido.

- Benítez, R. L. 2005. Estudio ecofisiológico de germinación y crecimiento de *Dodonea viscosa* (L.) Jacq., con fines de restauración en zonas perturbadas del Valle de México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Restauración Ecológica) Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics as related to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**:189-200.
- Brooker, W. R., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielborg, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard y R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* **96**:18-34.
- Cabrera, G. L., P. E. Mendoza-Hernández, V. Peña, C. Bonfil y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Neé) en el Ajusco Medio, D.F. *Agrociencia* **32**:149-155.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**:41-68.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. E. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. C. Ruiz y A. Martínez-Ballesté. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. Páginas 203-226 en K. Oyama y A. Castillo, editores. *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Universidad Nacional Autónoma de México y Siglo XXI*, México, D.F.

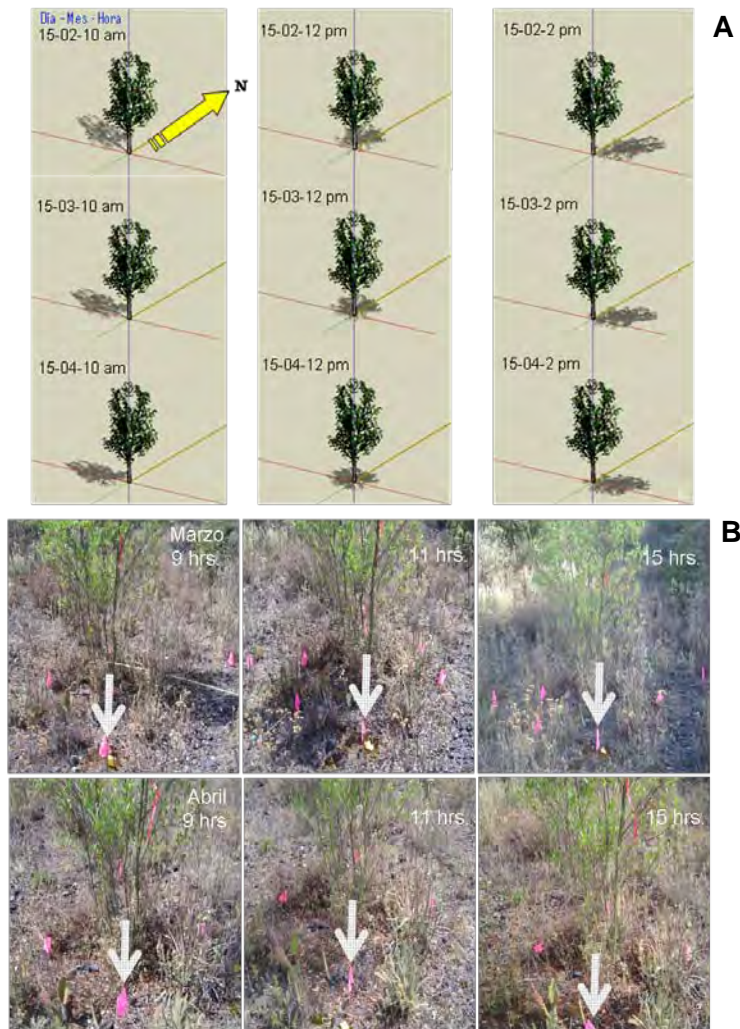
- González-Hidalgo, B., A. Orozco-Segovia y N. Diego-Pérez. 2002. Florística y afinidad fitogeográfica de la reserva Lomas del Seminario (Ajusco, Medio Distrito Federal). *Acta Botanica Hungarica* **44**: 297-316.
- Hobbs, R. J. y D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**:93-110.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin y I. A. Samuels. 2000. Tropical mountain forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment, *Restoration Ecology* **8**:339-349.
- Linding-Cisneros, R. 2007. Unexpected outcomes and adaptive restoration in Michoacán, Mexico: a cautionary tale from sites with complex disturbance histories. *Ecological Restoration* **25**:263-267.
- Martínez-Ballesté, A. 1995. Aspectos poblacionales de *Salvia mexicana* L. en condiciones contrastantes en el Ajusco, México. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Martínez-Romero, E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D.F. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Medina, E. 1996. CAM and C₄ plants in the humid tropics. Páginas 56-88 en S. S. Mulkey, R. L. Chazdon y A. P. Smith, editores. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Mendoza-Hernández P.E., A. Orozco-Segovia y I. Pisanty. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration* **28**:263-265.

- Menninger, L. H. y M. A. Palmer. 2006. Restoring ecological communities: from theory to practice. Páginas 88-112 en A. F. Donald, M. A. Palmer y J. B. Zedler, editores. Foundations of restoration ecology. Society for Ecological Restoration International, Island Press, Washington, D.C. EE.UU.
- Morales-Guerrero, N. B. 2005. Estudio del uso del agua en etapas tempranas del crecimiento de dos especies nativas del valle de México y su importancia en la restauración ecológica. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Odum, E. P. 1984. The mesocosm. *BioScience* **34**:558-562.
- Olvera-Carrillo, Y., I. Méndez, M. E. Sánchez-Coronado, J. Márquez-Guzmán, V. L. Barradas, P. Huante y A. Orozco-Segovia. 2009. Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of Arid Environment* **73**:414-420.
- Orozco-Segovia, A., A. Gamboa y V. L. Barradas. 2009. La diversidad funcional del ecosistema. Páginas 297-318 en A. Lot y Z. Cano-Santana, editores. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Orozco-Segovia, A. y M. E. Sánchez-Coronado. 2009. Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology. Páginas 195-236 en A. Gamboa-de Buen, A. Orozco-Segovia y F. Cruz-García, editores. Functional diversity of plant reproduction. *Research Signpost, Kerala India*.
- Padilla, F. M. y F. I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:196-202.

- Parrotta, J. A., J. W. Turnbull y N. Jones. 1997. Introduction – catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**:1-7.
- Pérez-Salicrup, D. R., C. Peñaloza-Guerrero y A. A. Aguiar-Eleutério. 2006. Regeneration of *Styrax argenteus* in natural forest and in plantations of *Cupressus lindleyi* in Michoacan, Mexico. *New Forest* **32**:231-241.
- Pugnaire, I. F. 2010. Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa, y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **154**:311-326.
- Ruiz, G., C. Peña-Valdivia, L. Trejo y A. Sánchez. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* **1**:318-325.
- Ruiz-Amaro, L. C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Sedum oxipetalum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- SER Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. Disponible en <www.ser.org/>
- Srivastava, D. S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. González, P. S. Lawler, T. E. Miller, P. Mungia, T. Romanuk, D. S. Schneider y A. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:379-384.

- Temperton, M. V. y J. R. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. Páginas 34-54, en V. Temperton, R. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle, editores. *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press, Washington, D.C. EE.UU.
- Temperton, M. V. y K. Zirr. 2004. Order of arrival and availability of safe sites: An example of their importance for plant community assembly in stressed ecosystems. Páginas 285-304, en M. V. Temperton, R. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle, editores. *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press, Washington, D.C. EE.UU.
- Walter, R. L., J. Walter y R. del Moral. 2007. Forging a new alliance between succession and restoration. Páginas 1-18 en R. L. Walker, J. Walker y J. R. Hobbs, editores. *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer, Nueva York.
- Young, P. T., M. J. Chase y T. R. Huddleston. 2001. Community succession and assembly. Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration* **19**:5-18.
- Zar, H. J. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

Apéndice 1. Proyección de la sombra



A) Dinámica de la proyección de la sombra de un “árbol virtual” ubicado con base en la posición geográfica de un individuo del PECM. Las imágenes son un resumen de las proyecciones de la sombra para algunos de los meses más secos y durante las horas de mayor insolación. La flecha señala el norte; los números son el día, el mes y la hora en que fue simulada la proyección de la sombra. **B)** Validación de la proyección de la sombra en campo. La flecha señala al norte. En el mes de marzo a la 9:00 y 11:00 hrs., la sombra se proyecta sobre el suelo de forma bien definida, mientras que a las 15:00 hrs., la sombra que produjo una loma que estaba a menos de 500 m ocultó la sombra del individuo. En abril la sombra fue más tenue, debido a la reducción en el número de hojas del individuo.

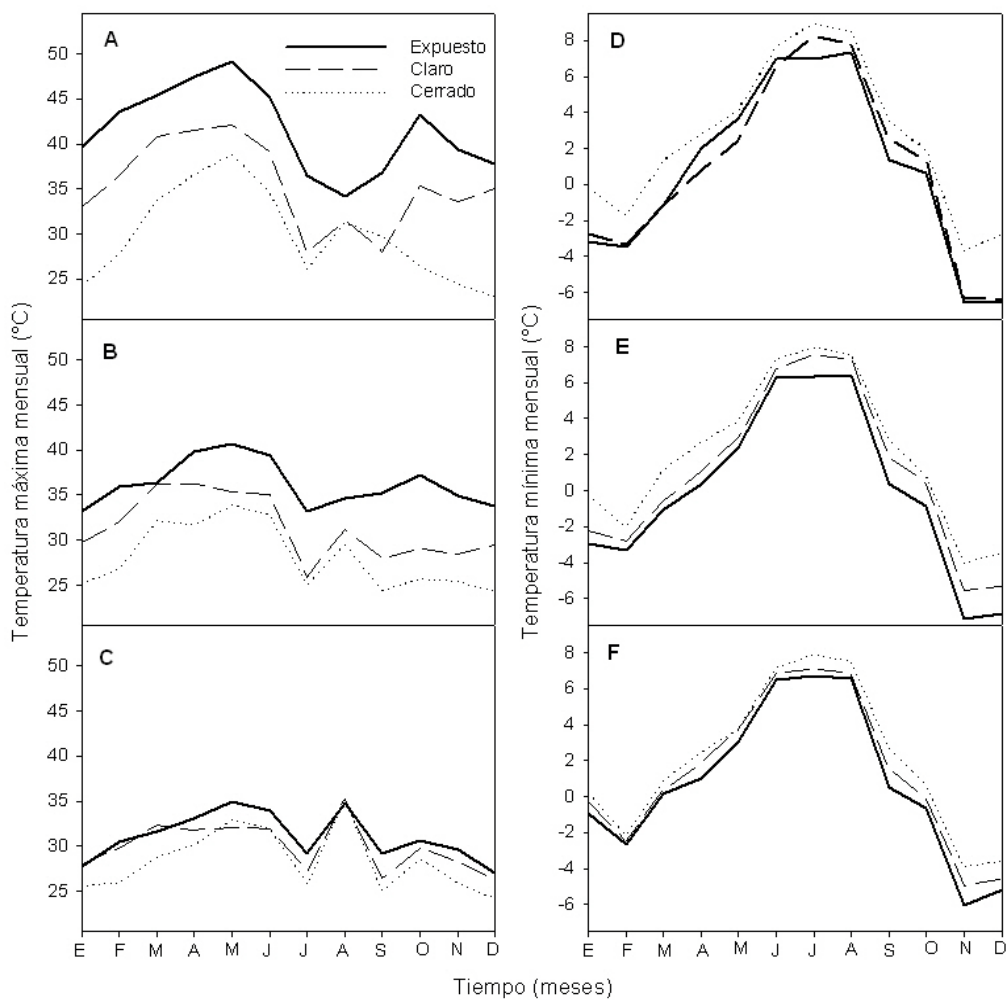
Apéndice 2. Análisis *post hoc*

Resultados del análisis *post hoc* (Bonferroni) aplicado a las medias de las tasas de incremento de las variables de crecimiento aéreo incluidas en este estudio. * indica diferencias significativas ($P < 0.05$). As= *Agave salmiana*; Dv= *Dodonaea viscosa*; Qr= *Quercus rugosa*; Sm= *Salvia mexicana* y So= *Sedum oxypetalum*. 1°= (jul-08 a mar 09) y 2°= (jul-08 a mar 10).

	Altura		Diámetro		Hojas	
	1°	2°	1°	2°	1°	2°
Especies facilitadoras						
Expuesto – <i>Buddleja</i>	-0.855*	-1.329*	-0.237*	-0.305	0.082	1.090*
Expuesto – <i>Dodonaea</i>	-0.980*	-0.924	-0.296*	-0.018	0.154	1.631*
Expuesto – <i>Ageratina</i>	-0.593	-0.833	-0.082	-0.244	0.138	1.247*
Expuesto – <i>Sedum</i>	-1.024*	-1.001	-0.349*	-0.235	-0.104	1.295*
<i>Buddleja</i> – <i>Dodonaea</i>	-0.125	0.404	-0.060	0.287	0.072	0.542*
<i>Buddleja</i> – <i>Ageratina</i>	0.262	0.495	0.154*	0.060	0.056	0.158
<i>Buddleja</i> – <i>Sedum</i>	-0.169	0.327	-0.112	0.069	-0.186*	0.205
<i>Dodonaea</i> – <i>Ageratina</i>	0.387	0.091	0.214	-0.226	-0.016	-0.384
<i>Dodonaea</i> – <i>Sedum</i>	-0.044	-0.077	-0.052	-0.217	-0.258*	-0.337
<i>Ageratina</i> – <i>Sedum</i>	-0.431	-0.168	-0.266*	0.009	-0.242*	0.047
Protégées						
As – Dv	-0.272	-1.049	0.410*	2.043*	0.100	-0.397
As – Qr	-1.761*	-2.899*	0.505*	2.285*	0.346	-0.524
As – Sm	-1.501*	-3.473*	0.703*	2.297*	-0.409*	-1.456*
As – So	-3.953*	-6.286*	0.087	0.873*	0.308*	-0.422
Dv – Qr	-1.489*	-1.849*	0.095	0.242	0.246	-0.127
Dv – Sm	-1.229*	-2.424*	0.293*	0.254	-0.509*	-1.059*
Dv – So	-3.681*	-5.237*	-0.323*	-1.171*	0.208	-0.025
Qr – Sm	0.260	-0.575	0.198	0.011	-0.755*	-0.932*
Qr – So	-2.192*	-3.388*	-0.417*	-1.413*	-0.038	0.103
Sm – So	-2.452*	-2.813*	-0.615*	-1.425*	0.717*	1.034*

Apéndice 3. Temperatura del aire

Variación mensual de la temperatura máxima del aire, a 5 cm sobre el suelo (A), entre el micrositio expuesto (—) y el micrositio cerrado (...) osciló entre 15 °C en el mes de enero de 2010 y 5 °C en el mes de agosto. La variación mensual de la temperatura máxima, a 40 cm sobre el suelo (B), entre los mismos micrositios osciló entre 5 y 9 °C. Esta variable fue más similar entre los micrositios, a 150 cm sobre el suelo. La variación mensual de la temperatura mínima, a 5 (D), 40 (E) y 150 cm (F) sobre el suelo fue menor, en las áreas alteradas del Parque Ecológico de la Ciudad de México.



Capítulo 5

5.1. Discusión general

La presente investigación es un estudio de caso que abordó el reto que significa la restauración de campos de lava alterados diferencialmente por asentamientos urbanos irregulares en las inmediaciones de la ciudad de México. El reto incluyó identificar algunos factores abióticos y bióticos que determinan muchos procesos a diferentes escalas, tanto espaciales como temporales. Para identificar dichos factores se propuso, en primer lugar evaluar el nivel de disturbio en un área de aproximadamente 25 ha, con base en la composición y estructura de las comunidades vegetales presentes. Esta etapa permitió no sólo realizar el diagnóstico de la comunidad, sino también identificar algunas especies que potencialmente cumplen con un papel facilitador, es decir, que promuevan la regeneración natural, tanto a nivel individual como agrupadas en parches remanentes de vegetación. La otra meta crucial del trabajo, ligada a la anterior fue evaluar el efecto de la sombra proyectada por parches de vegetación y el uso de un acolchado plástico sobre la temperatura del suelo, la del aire, la densidad de flujo fotónico fotosintético, así como el efecto de estos factores en *Salvia mexicana*, una especie conceptualizada en este trabajo como especie fitómetro. La supervivencia y el crecimiento de *S. mexicana* fueron las variables que nos indicaron la posibilidad sustentada de aprovechar el mosaico de áreas alteradas del sistema de estudio (capítulo 3). Por último, los trabajos previos me permitieron diseñar una estrategia de restauración basada en un esquema de plantación conocido como “comunidades sintéticas”, capaz de actuar como el punto de ingreso de

nuevos individuos a las comunidades en restauración y de catalizar (*sensu* Parrota et al. 1997) el crecimiento aéreo y la supervivencia de cinco especies capaces de acelerar y enriquecer la sucesión secundaria de las áreas alteradas del campo de lava estudiado.

El sistema de estudio se encuentra en diferentes fases sucesionales, entre las que se encuentra la trayectoria del ecosistema histórico, es decir, aquel que recuerda a las comunidades biológicas en una condición predisturbio. En el sitio de estudio, la sobreposición de las distintas trayectorias sucesionales, que se pueden reconocer en la sucesión secundaria de las zonas perturbadas, junto con sitios donde la sucesión primaria es muy evidente crean escenarios pocas veces visto en el mundo. Por ello, nuestro objetivo de detectar los grados de disturbio dentro de un mismo sistema y de reconocer un estadio sucesional capaz de fungir como sistema de referencia, fue un punto de partida de primordial importancia (capítulo 2), como ha sido señalado por la SER 2004. La composición de especies y la importancia relativa de ellas en los diferentes sitios de estudio fueron los atributos más valiosos de la comunidad para hacer el diagnóstico y para proponer alternativas de restauración que promovieran la entrada de nuevos individuos, por ejemplo, enriquecer la sucesión de algunos estadios serales con individuos de especies tardías, a pesar de no corresponderle su tiempo de entrada sucesional. Además, con base en el diagnóstico de las zonas alteradas se encontró que algunas especies arbustivas y arbóreas dominantes pueden tener un papel facilitador de la regeneración natural del ecosistema y de su restauración (capítulo 2). Algunos de nuestros resultados coinciden con aspectos plasmados en la revisión de Brooker et al. (2008), por ejemplo la relevancia de las interacciones entre plantas, así como el uso de modelos ecológicos basados en individuos clave.

De forma clara en este estudio se concluyó que el disturbio antrópico reduce la diversidad y biomasa vegetal, a pesar de contar con los propágulos de las especies de la sucesión primaria en inmediata vecindad, de modo que los sitios fuertemente perturbados tienen muy pobre regeneración y una similitud baja con los sitios de referencia. En el caso del PECM, los sitios de referencia no tenían la condición “prístina”, pero sí una composición de especies y estructura vegetal que recuerda al ecosistema predisturbio, debido al bajo impacto del asentamiento urbano irregular. Estos sitios representan el extremo más bajo de un gradiente de perturbación y servirán de guía para llegar a una meta alcanzable en plazos ecológicos y socialmente factibles, en el marco de una estrategia de restauración.

Con gran relevancia ecológica y práctica se concluyó que en los distintos niveles de perturbación del sistema de estudio existe un grupo de seis especies dominantes comunes a todos ellos. De este grupo, dos arbustos (*Ageratina glabrata* y *Sedum oxypetalum*), así como un árbol (*Buddleja cordata*) tuvieron un papel facilitador de la regeneración natural, ya que bajo la cobertura de sus copas crecen, en promedio, más individuos y especies con respecto a las áreas abiertas, es decir, sin vegetación arbustiva o arbórea (capítulo 2). Estos hallazgos revelan que algunas especies tienen una tolerancia amplia al disturbio antrópico, en el campo de lava, de modo que desde el punto de vista práctico, su presencia y dinámica podría contribuir a enriquecer y acelerar la restauración de la vegetación. El enriquecimiento también estaría enfocado a favorecer entrada de especies sensibles al disturbio antrópico, como fue el caso de *Quercus rugosa*, que aunque estuvo presente en todos los niveles de disturbio su importancia relativa decreció exponencialmente conforme aumentó el disturbio (capítulo 2). Las principales restricciones para el restablecimiento de *Q. rugosa* son el carácter recalcitrante de sus semillas (Castro-Colina et al. 2012), su

dispersión limitada y la alta depredación de semillas y plántulas (Bonfil 2006). Por último, con base en los atributos de regeneración de la vegetación y una vez identificado el papel facilitador de algunas especies será posible explorar hipótesis ecológicas como el orden de arribo de las especies, el desempeño de distintos ensambles, el efecto de los ensambles sobre atributos edáficos y microclimáticos, así como el tema de nucleación, a distintas escalas (capítulos 2, 3 y 4). Estas hipótesis han sido abordadas por autores con gran liderazgo en la ecología de la sucesión y en la restauración (Young et al. 2001, Temperton y Hobbs 2004, Suárez-Guerrero y Equihua 2005, del Moral 2010).

En cuanto a la relevancia ecológica y la utilidad práctica de los parches de vegetación remanentes en el campo de lava con disturbio antrópico se concluyó, que se pueden aprovechar las condiciones microclimáticas que generan la proyección de su sombra en combinación con un acolchado plástico. Estos factores son de gran utilidad para afrontar el enorme reto que significa reintroducir especies sobre la lava, donde hay una gran variabilidad en el desarrollo y acumulación de suelo, así como gran heterogeneidad microclimática (Bonfil et al. 1997, Bonfil 2006, Mendoza-Hernández et al. 2010, Castro-Colina et al. 2012).

Una de las especies exclusivas de los sitios con un nivel bajo de disturbio fue *S. mexicana* (capítulo 2). El crecimiento y la supervivencia de esta especie permitieron reconocer distintas “calidades” de los microsítios asociados a los parches de vegetación y además promover el enriquecimiento de la sucesión con su reintroducción (capítulo 3). La sombra redujo a través del tiempo la temperatura superficial del escaso suelo de mejor forma que el acolchado plástico, pero ambos factores incrementaron tanto el crecimiento como la supervivencia de *S. mexicana*. La vegetación también redujo la densidad de flujo fotónico que estuvo relacionada con el crecimiento de esta especie, pero la reducción se

encuentra dentro del intervalo aceptable para el desempeño fotosintético óptimo de cualquier especie heliófita (C_3), debido a que el dosel de los parches no es completamente cerrado. Las interacciones abióticas y bióticas tienen una gran importancia en la estructuración de las comunidades biológicas y gran utilidad práctica para la restauración ecológica, pero la intensidad y la dirección de la interacción pueden variar a través del tiempo y el espacio (Young et al. 2001, Temperton y Hobbs 2004). En el sistema de estudio la marcada estacionalidad provoca cambios importantes; por ejemplo, se concluyó que durante la época de sequía, donde una buena parte de la vegetación de las áreas perturbadas pierde cierto porcentaje de sus hojas, la densidad de flujo fotónico se incrementó y afectó de forma negativa el crecimiento de *S. mexicana* (capítulo 3). Esta presión ambiental forzó a los individuos de la especie en estudio a perder gran parte de su biomasa aérea y regresar a tamaños pequeños. Este fenómeno de retrogresión es muy notable y ha sido reportado para otras especies como *B. cordata* (Cano-Santana et al. 2006) y *Q. rugosa* (Bonfil y Soberón 1999), en el campo de lava así como en otros ecosistemas muy severos como las tundras (Bertness 1998). En este punto se desconoce si las especies tienen la oportunidad de traslocar minerales de las hojas al sistema radicular, lo que en estos sistemas favorecería el rebrote en épocas más apropiadas. En estos sistemas se han observado numerosos intentos de crecimiento y retrogresión en una sola época de crecimiento para desarrollar el follaje, pero se desconoce si hay umbrales para esta respuesta (P. E. Mendoza-Hernández, observación personal).

La heterogeneidad microclimática del campo de lava es consecuencia de las variaciones estacionales, la dinámica de la sombra, la estructura del vecindario y, en forma marginal pero significativa, el uso del acolchado plástico, el cual es un elemento ajeno al sistema. Las complejas variaciones térmicas dentro de un pequeño gradiente vertical evaluado desde

-5, 3 y 45 cm por encima del nivel del suelo, además de las variaciones de la densidad de flujo fotónico fueron componentes que determinaron la calidad de los micrositios en el espacio alterado, en torno de los parches de vegetación (capítulo 3). La heterogeneidad de los campos de lava, por ejemplo, la variación en la profundidad del suelo, así como la orografía del terreno crean micrositios que influye de forma determinante en la composición vegetal (Santibáñez-Andrade et al. 2009). En esta investigación, la relación entre los factores del microclima y las variables del crecimiento, si bien no tuvieron una relación altamente significativa a lo largo del tiempo, sí demostró que el ambiente en el PECM tiene una dinámica con un origen multifactorial, en el que incluso hay que considerar las propiedades físicas del derrame de lava, tales como los flujos de calor verticales y horizontales, la capacidad de almacenamiento de calor de la roca y su transferencia vertical y horizontal (capítulo 3), los cuales serán parte de posteriores investigaciones interdisciplinarias en el PECM.

Durante el proceso de restaurar la cubierta vegetal del campo de lava, la selección cuidadosa de los micrositios fue un aspecto clave que aportó una ganancia al proceso sucesional en comparación con el que ocurre en las áreas abiertas o expuestas, que representarían la condición sin intervención (capítulo 2). Otra ganancia fue, la selección de especies ingenieras capaces de construir ambientes favorables para la introducción de nuevas especies o individuos a cada uno de los tres niveles de disturbio incluidos en este estudio: el bajo, donde sólo hubo la extracción de leña y otras especies útiles; el medio, donde la cubierta vegetal se removió con herramientas manuales y el alto, donde se destruyó tanto el suelo como la totalidad de la vegetación con maquinaria pesada. Para probar si individuos o grupos de individuos (parches de vegetación) podrían facilitar el establecimiento de especies sensibles al disturbio antrópico se seleccionó a *S. mexicana*

como fitómetro (*sensu* Kikvidze y Armas 2010). Esta especie, que si bien es propia del bosque de encinos, no es ajena a las zonas perturbadas como los bordes del matorral conservado. Su distribución indica una amplia sensibilidad y capacidad de respuesta a los factores ambientales, lo que facilitó su uso en este estudio.

En forma contrastante, todas las especies consideradas como protegidas, con excepción de *Q. rugosa* y *S. mexicana* fueron taxones tolerantes al disturbio, pero también miembros del grupo capaz de enriquecer la composición florística y la estructura de las zonas con los tres niveles de disturbio. Una aportación importante y original de esta investigación fue la combinación de la reintroducción de especies sensibles al disturbio en su fase de plántula con la protección tanto de individuos como de parches de vegetación. Esta combinación es un enfoque modular de la reintroducción de plantas, a través de plantaciones multiespecíficas en áreas con gran heterogeneidad ambiental.

Las variaciones micro- y mesometereológicas evaluadas pueden constituir filtros biológicos que coadyuvan a la estructuración de las comunidades biológicas, como ha sido abordado por distintos autores (Menninger y Palmer 2006, Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado 2009, del Moral 2010, Lebrija-Trejos et al. 2010, Mejía-Domínguez et al. 2011).

En el capítulo 4 de este trabajo se puso a prueba toda la información recopilada en los capítulos anteriores, bajo la hipótesis de que la facilitación, la selección de micrositios y de distintas especies protegidas reintroducidas a través de comunidades sintéticas podrían contribuir a guiar la restauración de la vegetación en el campo de lava con disturbio antrópico. Nuevamente, fue muy importante evaluar bajo la copa de las facilitadoras y por dos años, la temperatura del suelo (T_{s-5}), para reconocer que los micrositios ubicados al norte de la planta facilitadora tuvieron valores promedio más bajos comparados con los de los sitios ubicados al sur. La amplitud promedio de T_{s-5} entre las orientaciones varió entre

0.2 y 3.0 °C, en contraste las T_{s-5} máximas y mínimas variaron más (Apéndice 3, en capítulo 4). Estas variaciones de temperatura, de acuerdo con distintos autores pueden determinar el rumbo de muchos procesos ecológicos en ecosistemas estacionales (Almagro et al. 2009, Kitajima et al. 2010).

De gran relevancia ecológica, ya que forma parte de la heterogeneidad espacial y temporal resultaron las variaciones verticales y horizontales de la temperatura del aire (T_a) y la humedad relativa (HR_a) del mosaico de parches de vegetación y áreas expuestas del campo de lava. Aunque el gradiente vertical evaluado es pequeño (5, 40 y 150 cm sobre la lava), éste abarca el estrato donde se lleva a cabo el establecimiento y el reclutamiento de nuevas plántulas. Por lo tanto, la T_a y la HR_a representan los factores de estrés más importantes para el éxito de la regeneración, la sucesión (probablemente incluso de la primaria) y la restauración de las comunidades vegetales del PECM. Estos factores también son importantes para diferenciar las comunidades vegetales en un bosque tropical seco (Lebrija-Trejos et al. 2011). Resulta interesante pensar en la reiteración de estos cambios a escalas pequeñas, como en un fractal multidimensional, donde las variables mencionadas y el tiempo serían, sin duda motivo de un mayor análisis a futuro.

La amplia variabilidad y lo extremo de los factores ambientales, en especial en los sitios expuestos puede ser mitigada si se promueve la recuperación de la vegetación. Los resultados de este trabajo confirmaron cómo una cubierta vegetal es un escudo dinámico que mitiga las barreras para el establecimiento y abre micrositios para que éste ocurra, tanto de forma natural como inducida. Además, las especies facilitadoras usadas son especies ingenieras (Byers et al. 2006) que modifican su entorno y aportan recursos al medio, por ejemplo a través de la hojarasca producida. Con los resultados obtenidos quedó demostrado que los nutrimentos son incorporados a los ciclos minerales y que quedan resguardados

dentro de la vegetación remanente, como la representada por las especies facilitadoras. Estas últimas funcionan como reservorios (*sensu* C. Siebe, comunicación personal) que acumulan, almacenan y permiten que ocurran los procesos dinámicos del suelo, a diferencias de las áreas expuestas donde los nutrientes se pierden con más facilidad, debido a la percolación y la erosión hídrica y eólica favorecida por la poca vegetación. La relevancia ecológica del almacenamiento en las facilitadoras consiste en que puede dar lugar a un proceso dinámico en el que los nutrientes podrían llegar a compartirse con las especies protegidas que se establezcan bajo de la copa de las plantas facilitadoras, ya sea de manera natural o inducida.

El papel ingeniero de las plantas facilitadoras, también aumentó la supervivencia de las plantas protegidas, de acuerdo con su identidad taxonómica y posición debajo de la copa de la facilitadora, durante la plantación. Las especies protegidas (*A. salmiana* y *S. oxypetalum*) usadas en este estudio, y que poseen adaptaciones fisiológicas y morfológicas para habitar ambientes limitantes de agua, como suele ser el PECM tuvieron las mayores supervivencias. En el área de estudio, la marcada estacionalidad y la aridez edáfica provocada por la gran infiltración del agua en la lava limitan la disponibilidad de ésta. De forma contrastante, las especies tardías como *Q. rugosa* y *S. mexicana* sobrevivieron menos; sin embargo, hay que resaltar que la supervivencia siempre fue más alta bajo la copa de las facilitadoras. La magnitud y la dirección de la interacción entre plantas de diferentes especies introducidas bajo especies protectoras pueden ser muy variables en los ecosistemas (Gómez-Aparicio et al. 2004).

Por otro lado, el crecimiento aéreo de las distintas protegidas mostró una variación estacional. Su crecimiento no fue afectado por la orientación de plantación, pero sí por la identidad tanto de la protegida como de la facilitadora. La ausencia del efecto de la

orientación, en una primera instancia podría no ser concluyente, ya que al parecer los incrementos y los decrementos de biomasa de las plantas protegidas deberán ser analizados a escalas de tiempo más pequeñas e incluir la dinámica de la vegetación circundante en futuras investigaciones.

Por último, con este estudio quedó confirmado que en el campo de lava con disturbio antrópico las especies facilitadoras crean micrositios para el establecimiento de especies nativas. Asimismo, se demostró que la reintroducción de estas especies no es viable a través de los esquemas tradicionales de reforestación. El nuevo esquema de plantación basado en la formación de comunidades sintéticas combina el uso de la vegetación preexistente y la selección de micrositios para reintroducir con mayor éxito distintas especies protegidas en un sistema con alta heterogeneidad natural y además con disturbio antrópico. En conclusión, la facilitación y las comunidades sintéticas pueden contribuir de manera crucial a guiar la restauración de la vegetación de ecosistemas marcadamente estacionales y con ambientes edáficos limitantes.

Referencias

- Almagro, M., J. López, J. I. Querejeta y M. Martínez-Mena. 2009. Temperature dependence of soil CO₂ efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* **41**:594-605.
- Bertness, D. M. 1998. Searching for the role of positive interactions in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* **13**:133-134.

- Bonfil, C. 2006. Regeneration and population dynamics of *Quercus rugosa* at the Ajusco Volcano, Mexico. Páginas 155–163 en M. Kappelle, editor. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer-Verlag, Berlín.
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics as related to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. Applied Vegetation Science **2**:189-200.
- Bonfil, C., I. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón. 1997. Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. Ciencia y Desarrollo **135**:15-23.
- Brooker W. R., T. F. Maestre, M. R. Callaway, L. C. Lortie, A. L. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielborg, M. J. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, L. C. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard y P. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. Journal of Ecology **96**:18-34.
- Byers, J.E., K. Cuddington, C. G. Jones, T. S. Talley, A. Hasting, J. G. Lambrinos, J. A. Crooks y W. G. Wilson. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. Trends in Ecology and Evolution **21**:493-500.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. E. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero, L. C. Ruiz y A. Martínez-Ballesté. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. Páginas 203-226 en K. Oyama y A. Castillo, editores. Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México, Universidad Nacional Autónoma de México y Siglo XXI, México, D. F.
- Castro-Colina, L., M. Martínez-Ramos, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, A. Mendoza, y A. Orozco-Segovia. 2012. Effect of hydropriming and acclimatation treatments on *Quercus rugosa* acorns and seedling. European Journal of Forest Research **131**:747-756.

- Del Moral, R. 2010. Thirty years of permanent vegetation plots, Mount St. Helens, Washington, USA. *Ecology* **91**:2185.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**:1128-1138.
- Kikvidze, Z. y C. Armas. 2010. Plant interaction indices based on experimental plant performance data. Páginas 17-37 en I. F. Pugnaire, editor. *Positive plant interactions and community dynamics*. CRC Press, Fundación BBVA, Boca Ratón EE.UU.
- Kitajima, K., K. E. Anderson y M. F. Allen. 2010. Effect of soil temperature and soil water content on fine root turnover rate in a California mixed conifer ecosystem. *Journal of Geophysical Research* **115**:1-12.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, F. Bongers y L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**:386-398.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter y F. Bongers. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **27**:477-489.
- Mejía-Domínguez, N. R., J. A. Meave y C. Díaz-Ávalos. 2011. Spatial structure of the abiotic environment and its association with sapling community structure and dynamics in a cloud forest. *International Journal of Biometeorology* **56**:305-318.
- Mendoza-Hernández P. E., A. Orozco-Segovia e I. Pisanty. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration* **28**:263-265.
- Menninger, L. H. y M. A. Palmer. 2006. Restoring ecological communities: from theory to practice. Páginas 88-112 en A. F. Donald, M. A. Palmer y J. B. Zedler, editores.

- Foundations of restoration ecology. Society for Ecological Restoration International, Island Press, Washington, D.C. EE.UU.
- Orozco-Segovia, A. y M. E. Sánchez-Coronado. 2009. Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology. Páginas 195-236 en A. Gamboa-de Buen, A. Orozco-Segovia y F. Cruz-García, editores. Functional diversity of plant reproduction. Research Signpost, Kerala India.
- Parrotta, J. A., J. W. Turnbull y N. Jones. 1997. Introduction – catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* **99**:1-7.
- Santibáñez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero, J. A. Zavala-Hurtado, Y. Martínez-Orea y M. Hernández-Apolinar. 2009. La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **85**:71-79.
- SER Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. Disponible en <www.ser.org/>
- Suárez-Guerrero, A. I. y M. Equihua. 2005. Experimental tree assemblages on the ecological rehabilitation of a cloud forest in Veracruz, Mexico. *Forest Ecology and Management* **218**: 329-341.
- Temperton, M. V. y J. R. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. Páginas 34-54, en V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle, editores. *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press, Washington, D.C. EE.UU.
- Young, P. T., M. J. Chase y T. R. Huddleston. 2001. Community succession and assembly. Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration* **19**:5-18.