



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD DE UN PASTIZAL EN RESPUESTA

A LA EXCLUSIÓN DEL GANADO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B i ó l o g a

P R E S E N T A:

JIMENA SÁNCHEZ BATTENBERG



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS**

(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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Sánchez
Battenberg
Jimena
0445585754799
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304772555

2. Datos del tutor

Dra.
María Teresa
Valverde
Valdés

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Patricia Dolores
Dávila
Aranda

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Jorge Arturo
Meave
Del Castillo

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Jorge Gabriel
Sánchez
Ken

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Heike
Vibrans
Lindemann

7. Datos del trabajo escrito

Cambios en la diversidad de un pastizal en respuesta a la exclusión del ganado
91 p.
2013

Para Alfredo y Felipe, los llevo siempre en mi corazón

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo económico recibido por el proyecto *Conservación, restauración ecológica y desarrollo comunitario en dos comunidades de la Sierra de Chichinautzin, Morelos* (PAPIIT).

A los miembros del jurado Dra. Patricia Dávila, Dra. Heike Vibrans, Dr. J. Gabriel Sánchez, Dr. Jorge A. Meave por sus valiosos comentarios y sugerencias en la elaboración del manuscrito de esta tesis.

Al MEXU y al herbario de la Facultad de Ciencias particularmente al Dr. Jorge Gabriel Sánchez Ken y a la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, por su ayuda en la identificación de los ejemplares botánicos.

A la Dra. Laura Patricia Olguín y la Unidad de Ambientes controlados por facilitar el uso de las instalaciones.

A todos los integrantes del Laboratorio Especializado de Ecología que me brindaron tiempo, conocimiento, consejos y disposición durante la realización de la tesis.

A Adriana, Albin, Alejandra, Amanda, Anaín, Benito, Bruno, Conrado, Consuelo, Dani, Estefanía, Felipe, Mariana, Melvi, Pedro, Tania, Tere, Toni, Yadhira, Zenón por su entusiasmo y su gran ayuda en el trabajo de campo.

A mis asesoras Dra. Consuelo Bonfil y Dra. Teresa Valverde por todas las enseñanzas, la confianza, el apoyo y la amistad que me brindaron.

A mi familia, amigos y todos aquellos que me han acompañado durante este viaje.

ÍNDICE

RESUMEN	3
I. INTRODUCCIÓN.....	5
I.1 Presentación.....	5
I.2 Los pastizales como sistemas ecológicos	6
.....	7
I.3 Clasificación de los pastizales.....	7
I.3.1 Pastizales naturales.....	8
I.3.2 Pastizales inducidos.....	9
I.4 Caracterización de los principales grupos de plantas del pastizal.....	10
I.4.1 Clasificación taxonómica.....	10
I.4.2. Clasificación funcional.....	11
I.4.3. Clasificación según el estado sucesional.....	13
I.5 Los disturbios y la sucesión ecológica en los pastizales.....	14
I.5.1 Efecto de las sequías y el fuego.....	15
I.5.2 El pastoreo.....	16
I.5.3 Efectos de la exclusión del ganado.....	17
I. 6 El estudio de los pastizales en México.....	19
I.7 Objetivos	24
Objetivo general.....	24
Objetivos particulares	24
I.8 Hipótesis	24
II. MÉTODOS	25
II.1 Descripción de la zona de estudio.....	25

II.2 Diseño experimental.....	26
II.3 Muestreo de campo	27
II.4 Análisis de datos.....	28
III. RESULTADOS	33
III. 1 Patrones generales.....	33
III. 2 Efecto de los factores experimentales sobre los parámetros de diversidad.....	34
III. 2. 1 Riqueza e índices de diversidad	34
III.2.2 Cobertura y biomasa.....	38
III.3 Efecto de los factores experimentales sobre la composición específica	41
III.4 Similitud en la composición específica entre tratamientos	44
III.5 Efecto de los factores experimentales sobre los grupos funcionales	44
IV. DISCUSIÓN	48
IV.1 Patrones generales	48
IV.2 Grupos funcionales.....	51
IV.3 Diferencias entre tratamientos de pastoreo	52
IV.4 Diferencias entre las zonas norte y sur.....	55
IV.5 Comparación entre los dos métodos de muestreo utilizados	56
IV.6 Implicaciones para la restauración y la conservación	59
V. CONCLUSIONES	64
BIBLIOGRAFÍA.....	66
APÉNDICES	79

RESUMEN

El libre pastoreo es un tipo de disturbio que frena la sucesión natural de las comunidades, provoca una gran pérdida de biomasa, deteriora las condiciones del suelo y afecta la resiliencia del ecosistema, particularmente si se mantiene por décadas o siglos, en cuyo caso se convierte en un disturbio crónico. Al eliminarse las fuentes de disturbio crónico, la capacidad de regeneración natural de las comunidades que han estado sujetas a él puede verse afectada. En este trabajo se abordó este tema, evaluando los cambios posteriores a la exclusión del ganado en la estructura de un pastizal, con el fin de aportar información útil para la restauración ecológica de este tipo de sistemas. Se llevó a cabo un experimento en la Estación de Restauración del río Tembembe, Morelos, que contó con tres tratamientos: sin exclusión (o con pastoreo, P), exclusión durante 4 meses (4M) y exclusión durante 24 meses (24M). Los tres tratamientos se aplicaron en los extremos norte y sur de la estación, entre los que hay una diferencia de altitud de 100 m. Los seis sitios experimentales se muestrearon al final de la temporada de lluvias (octubre de 2010) mediante líneas de Canfield y a través de la cosecha de biomasa en cuadros de 50 × 50 cm. Se obtuvieron valores de cobertura, biomasa, altura y riqueza específica, así como índices de diversidad, dominancia, equitatividad, similitud y valor de importancia relativa (VIR) para las diferentes especies. Estas últimas se agruparon en grupos funcionales con base en su longevidad potencial y forma de crecimiento, y para cada grupo se calculó el VIR por zona y tratamiento de exclusión. Se encontraron 101 especies, en su mayoría forbias. La mayoría de las especies fueron perennes. Las familias principales fueron Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae y Fabaceae. En las exclusiones de 24M se observaron cambios estructurales como la disminución de la riqueza, la diversidad y la cobertura, mientras que la altura y la biomasa aumentaron notablemente. La composición específica, así como la importancia relativa de las especies y los grupos, mostraron diferencias entre zonas, principalmente en la exclusión 24M. No se registró una regeneración consistente de los elementos leñosos y subarborescentes en el tratamiento 24M. La especie dominante, *Paspalum notatum* Flügge (Poaceae) podría a la larga desplazar a otras, dando lugar a una comunidad relativamente homogénea y sin posibilidades de continuar su proceso sucesional. En vista de este resultado, se concluye que el pastizal de la ERT no tiene la capacidad de regenerarse exitosamente una vez suspendido el disturbio. Aparentemente la sucesión está siguiendo un ritmo lento, o está tomando una dirección alternativa que no necesariamente llevará al restablecimiento de la vegetación original. Por lo tanto, se requiere de estrategias de restauración ecológica que

permitan recuperar la funcionalidad del ecosistema, las cuales deberán tomar en cuenta el conocimiento de las propiedades del ecosistema estudiado, así como los intereses de las comunidades humanas de la región e incorporar prácticas de manejo adecuadas, que incluyan la regulación de la carga de ganado.

I. INTRODUCCIÓN

I.1 Presentación

El presente trabajo forma parte de las investigaciones desarrolladas en la Estación de Restauración Ecológica “Barrancas del Río Tembembe” (en adelante referida como ERT), la cual está ubicada en el noroeste de Morelos, en una zona de transición entre los bosques templados de la porción occidental de la Sierra del Chichinautzin y la selva baja caducifolia en las tierras más bajas. La ERT comprende alrededor de 97 ha de terreno fuertemente degradado, en las que domina un pastizal, mientras que en las zonas más inaccesibles persisten algunos manchones boscosos, principalmente de selva baja caducifolia y de encinares secos. Existen registros de la presencia de pastoreo bovino desde la época del virreinato en esta zona, por lo que es difícil determinar el origen del pastizal, es decir, establecer con claridad si es inducido o natural (Bonfil *et al.*, 2009; Alavéz-Vargas, 2010).

Las labores de investigación en la ERT iniciaron en 2003, y dos años después se suscribió un acuerdo entre la comunidad indígena de Cuentepec, el Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias y la Facultad de Ciencias, estas últimas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Este acuerdo derivó en un convenio de comodato firmado en 2005, y en el cual se cedió por 30 años el manejo del predio a la UNAM, con el fin de realizar investigación interdisciplinaria para la restauración de las áreas degradadas de los taludes, las riberas y el cauce del río Tembembe, de tal manera que se beneficiara no sólo la salud del ecosistema, sino también a la comunidad de Cuentepec.

Como parte de las investigaciones se han realizado estudios de diagnóstico y caracterización ambiental orientadas a hacer propuestas para la restauración ecológica (Sánchez-Romero, 2007; García-Flores, 2008; Martínez-Rosales, 2009), estudios sobre la propagación y el establecimiento inicial de diversas especies vegetales (Cajero-Lázaro, 2009; Castellanos-Castro, 2009; Flores-Ramírez, 2011), análisis del establecimiento y desempeño de especies nativas (Tobón-Niedfeldt, 2005; Galindo-Escamilla, 2006; Ulloa-Nieto, 2006; Ayala-García, 2008; Barrales-Alcalá, 2009; Díaz-Martín, 2010; Gómez-Cirilo, 2010; Morales-Reyes, 2010), estudios sobre la estructura y la composición de la vegetación (Camacho-Rico, 2004; Piña-Covarrubias, 2005; Camacho Rico *et. al.*, 2006), así como una revisión de la historia del territorio comunitario que explica su uso y estado de conservación actuales (Alavéz-Vargas, 2010).

Debido al impacto profundo que ha tenido el libre pastoreo del ganado en esta zona y a la necesidad de evaluar el potencial de regeneración natural del área si se eliminara la presencia del mismo, en 2009 se planteó el presente proyecto, que se suma a los ya mencionados, para aportar información básica sobre la composición y la estructura de la vegetación del pastizal, y su respuesta a la supresión del disturbio que representa la presencia del ganado bovino. Se espera que los resultados de esta investigación aporten información útil sobre la dinámica del pastizal, su posible manejo sustentable y su restauración.

I.2 Los pastizales como sistemas ecológicos

Los pastizales son uno de los ecosistemas terrestres más importantes, tanto por la extensión que ocupan, como por el valor de uso que tienen para las comunidades humanas (SCIBP, 1969). En el sentido más amplio, los pastizales se definen como comunidades vegetales dominadas por gramíneas (Poaceae) (Milner y Hughes, 1968; Rzedowski, 2006; Suttie, 2007). Sin embargo, sus características distintivas han dado lugar a un gran número de definiciones y de clasificaciones de los tipos de pastizal, basadas en su composición específica, la presencia y la abundancia de especies leñosas, las características del clima y su estado de conservación, entre otros atributos (Moore, 1964; Coupland, 1979; Kucera, 1981; Risser, 1988; Sims, 1988; Anderson, 1991; Nelder *et al.*, 1997; Barnes y Nelson, 2003).

Los pastizales tienen una distribución amplia en regiones en las que las condiciones climáticas y/o los disturbios antropogénicos restringen el establecimiento de la vegetación leñosa (Fig. 1). El gradiente de precipitación en el que se establecen es muy amplio: se extiende desde 200 mm anuales, que comparten con los desiertos, hasta alrededor de 3000 mm en áreas previamente ocupadas por bosques húmedos (Coupland, 1979; Rzedowski, 2006; Suttie, 2007; Schröder, 2008; Bond y Parr, 2010). Por lo tanto, es posible encontrar pastizales en zonas semidesérticas, con precipitación y temperatura extremas, en otras con una marcada estacionalidad en la lluvia o la temperatura, en regiones templadas (en donde dominan las especies perennes) y en regiones cálidas, en donde dominan las plantas anuales (Fig. 1). También se encuentran pastizales alpinos en altitudes superiores al límite de distribución de la vegetación arbórea, así como a nivel del mar; además, son muy frecuentes en los escenarios modificados por el ser humano, como campos de cultivo abandonados y sitios en donde el pastoreo, los fuegos o la extracción de madera han sido prolongados o intensos (Hirata *et al.*, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003; Rzedowski, 2006; Gibson, 2009). En términos generales, las regiones del mundo en las que se presentan grandes superficies de

pastizales naturales son, en orden de importancia, las sabanas sub-saharianas africanas, las asiáticas, los pastizales europeos, las praderas templadas de la zona central de Norteamérica, los vastos pastizales australianos y las pampas de Sudamérica (Fig. 1) (Coupland, 1979; Suttie, 2007; Gibson, 2009).

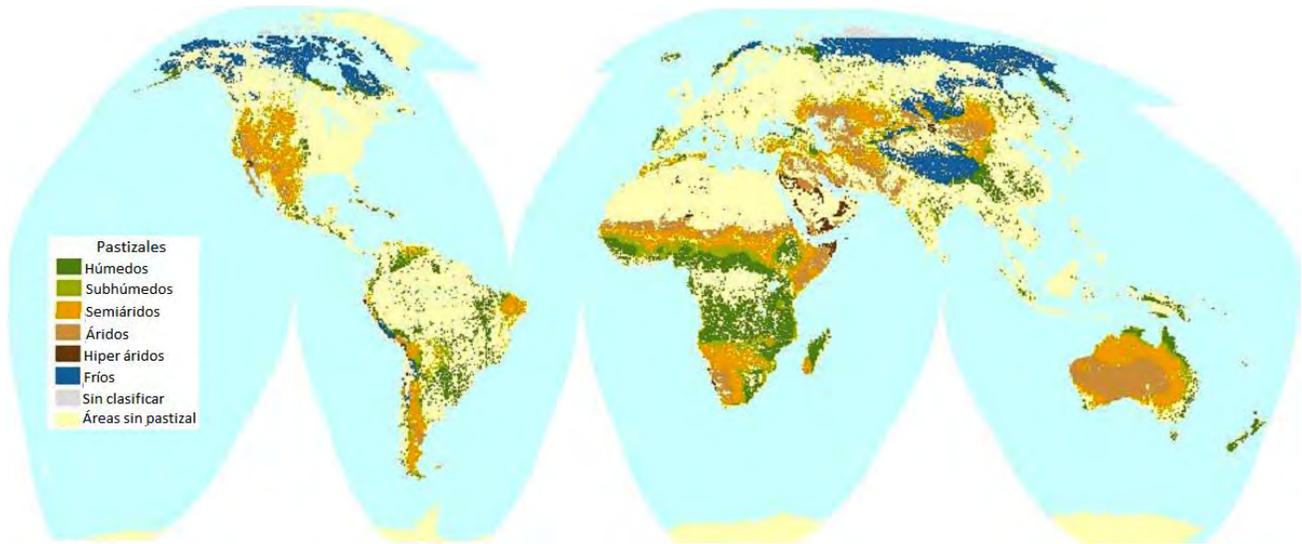


Figura 1. Distribución de los diferentes tipos de pastizales en el mundo de acuerdo con un gradiente de humedad. Modificado de la Global Land Cover Characterization “International Geosphere-Biosphere Program” Dataset, 2000

I.3 Clasificación de los pastizales

Al igual que otras comunidades vegetales, los pastizales se han clasificado de acuerdo con diversos criterios. A nivel local y regional son comunes las clasificaciones basadas en la fitosociología. Ésta define comunidades vegetales tipo, integradas por combinaciones de especies con características diferenciables, especialmente en el estrato dominante (González Medrano 2003).

A nivel mundial, las clasificaciones se centran principalmente en las condiciones climáticas, el estado sucesional o el uso de suelo (Coupland, 1979; Suttie, 2007; Gibson, 2009). Estos criterios permiten diferenciar, en primera instancia, a los pastizales templados de los de climas tropicales, a los secos de los húmedos, además de los de altura. Se distinguen además los pastizales naturales de los inducidos o culturales; *i. e.* aquellos que son producto del pastoreo en sitios antes dominados por plantas leñosas y los que se han establecido intencionalmente por su valor estético, forrajero

o de cultivo. A continuación se describen, de manera general, los diferentes tipos de pastizales (que resultan de combinar las clasificaciones de Coupland, 1979, y de Gibson, 2009).

1.3.1 Pastizales naturales

a) Pastizales templados (clima D). Son praderas de gramíneas altas que se distribuyen al norte y al sur de los trópicos, en climas cuya temperatura media en el mes más frío es $< -3\text{ }^{\circ}\text{C}$ y la del mes más cálido es $>10\text{ }^{\circ}\text{C}$; la precipitación anual va de 250 a 750 mm Debido a que con frecuencia los suelos se congelan en invierno, la temporada de crecimiento es menor a 200 días. Este tipo de pastizal se encuentra en el este de los Estados Unidos de América, el sureste de Rusia, el norte de China y en Manchuria; en el hemisferio sur se ubica en regiones de gran altitud en los Andes, África, Australia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea (Suttie, 2007; Gibson, 2009)(clasificados como Húmedos y Fríos en la Fig. 1).

b) Pastizales subhúmedos (en climas de tipo C). Formados por praderas de gramíneas altas, comúnmente amacolladas, en las que se presentan tanto plantas C_3 como C_4 . Este grupo se caracteriza porque la temperatura media del mes más frío es menor de $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ y superior a $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$, y la del mes más cálido es superior a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. La precipitación excede a la evaporación y se distribuye a lo largo del año, en el verano o en el invierno. De acuerdo con la temperatura se distinguen dos tipos de praderas: las templadas y las subtropicales. Generalmente los pastizales subhúmedos están ubicados en el centro de las masas continentales, en vastas extensiones continuas de terrenos planos o con poca pendiente. Ejemplos de este tipo de pastizales se encuentran en los Campos de Brasil y Uruguay, las Pampas de Sudamérica y las praderas de Norteamérica (Gibson, 2009; Bond y Parr, 2010) (representados como Húmedos y Subhúmedos en la Fig. 1).

c) Pastizales tropicales (en climas de tipo A). En esta categoría están las sabanas, dominadas por especies de gramíneas y ciperáceas, con un estrato herbáceo continuo, aunque ocasionalmente se presentan elementos arbustivos, arbóreos y palmas arborescentes (Beard, 1953; Eiten, 1986; Bond y Parr, 2010). Se localizan en zonas relativamente cálidas con humedad limitada en ciertas estaciones del año; en ellas la vegetación se seca al punto de no ser comestible y se convierte en combustible potencial. Se encuentran ejemplos en los Llanos del Valle del Orinoco (Colombia y Venezuela), el Campos Limpio de Brasil, así como el Cerrado en las mesetas centrales; el Serengeti (África) y la sabana australiana (Suttie, 2007; Gibson, 2009; Bond y Parr, 2010) (representados como Húmedos, Subhúmedos y Semiáridos en la Fig. 1).

d) Pastizales secos (Clima B). En estas regiones la evapotranspiración potencial excede la precipitación, por lo que la disponibilidad de agua es limitada. Son características de esta categoría las estepas con gramíneas de altura media a baja, amacolladas, con enraizamiento superficial y adaptaciones xéricas, que se entremezclan con arbustos y algunos árboles, generalmente espinosos, de talla pequeña. Su cobertura puede ser relativamente continua o muy espaciada. En México están presentes en el Desierto Chihuahuense y en el Desierto Sonorense, en donde dominan las asociaciones de especies del género *Bouteloua* (Rzedowski y Rzedowski, 2005); también son parte de las Grandes Planicies de Norteamérica, del este de Eurasia y del sur de la Patagonia (Gibson, 2009) (representados como Semiáridos, Áridos e Hiperáridos en la Fig. 1).

e) Pastizales alpinos. En este caso la condición determinante es la altitud, pues se presentan en zonas por arriba del límite arbóreo (*timberline*), que varía según la latitud. La mayoría de las especies, tanto de gramíneas como de otras hierbas, presentan formas arrosetadas y amacolladas, las cuales se presentan entremezcladas con algunos arbustos. Los géneros de gramíneas comunes en este tipo de pastizales son *Festuca*, *Poa*, *Calamagrostis* y *Agrostis*, así como algunas especies de la subfamilia Bambusoideae. Algunos ejemplos son los campos de altitud en la costa sudeste de Brasil, los páramos de altura en Ecuador y Colombia y en México los zacatonales del Eje Neovolcánico; se presentan también en el este de África, China, Nueva Zelanda, los pastizales de la planicie Qinghai-Tibet y la zona Himalaya-Hindu-Kush (Rzedowski, 2006; Suttie, 2007; Gibson, 2009).

1.3.2 Pastizales inducidos

Los pastizales inducidos también se conocen como pastizales secundarios, culturales, o seminaturales. Se encuentran en todos los tipos de climas y regiones mencionadas antes, ya que se establecen en áreas originalmente cubiertas por otro tipo de vegetación que fueron transformadas por el ser humano y sus animales domésticos (Rzedowski, 2006; Gibson, 2009). Estas áreas pueden mantenerse como pastizales mientras perduren los disturbios que favorecen su presencia (ganadería, podas, incendios frecuentes). Cuando estos disturbios han sido crónicos o muy intensos la vegetación original puede perder la capacidad de restablecerse de forma natural (Martorell y Peters, 2008; Griscom y Ashton., 2011).

Los pastizales inducidos se diferencian ecológicamente de los naturales porque no constituyen una fase sucesional particular a lo largo de una secuencia seral, sino que perduran en un estado de

sucesión detenida debido a la presencia de un disturbio recurrente (Rzedowski, 2006; Gibson, 2009; Griscom y Ashton, 2011).

I.4 Caracterización de los principales grupos de plantas del pastizal

Las plantas que habitan en un pastizal pueden ser agrupadas de diferentes formas con el objeto de simplificar su análisis ecológico. Una primera forma de categorizarlas es la taxonómica, en la que se distinguen las principales familias que conforman la flora. Otra manera de clasificar a las especies es en tipos funcionales, en los que se agrupan especies que comparten características ecológicas fundamentales. Por último, se puede también clasificar a las especies por el papel que juegan en la sucesión. A continuación se revisarán brevemente cada una de estas clasificaciones.

I.4.1 Clasificación taxonómica

La clasificación de una comunidad con base en los grupos taxonómicos dominantes se usa comúnmente en diferentes tipos de comunidades. Aquí solamente se describen las familias más representativas en los diversos tipos de pastizales.

Aunque la familia Poaceae es la más representativa de los pastizales, otros grupos propios de este tipo de vegetación son las hierbas gramíneas de la familia Cyperaceae, así como hierbas dicotiledóneas y monocotiledóneas no gramíneas, a las que se hace referencia como forbias, entre las que dominan las leguminosas (Fabaceae) y las compuestas (Asteraceae) (Suttie, 2007; Schröder, 2008). Muchas especies pertenecientes a estas familias son ruderales y abundantes en sitios perturbados.

Las gramíneas aportan un volumen importante de forraje para la alimentación de los herbívoros grandes, tanto ganado doméstico como especies silvestres (Suttie, 2007; Gibson, 2009). Esta familia constituye un grupo particularmente diverso; ocupa el tercer lugar por su número de géneros y el quinto por su número de especies (Mejía-Saulés y Dávila, 1992).

La familia Cyperaceae es la séptima más grande (en términos de número de especies) entre las angiospermas y tiene una distribución similar a la de la familia Poaceae, pero está más limitada a los hábitats húmedos (Stevens, 2001; Rzedowski y Rzedowski, 2005). Ambas familias tienen hojas alargadas diferenciadas en vaina y lámina y desarrollan rizomas o estolones (Stevens, 2001).

Las leguminosas (Fabaceae) que se presentan en los pastizales son importantes por su capacidad para fijar nitrógeno atmosférico, gracias a la simbiosis que mantienen con bacterias del

género *Rhizobium* (Stevens, 2001). Por ello, estas plantas contribuyen a la productividad del pastizal y son un aporte nutricional relevante para los herbívoros. Las leguminosas incluyen tanto formas herbáceas como leñosas, y la familia comprende ~500 géneros, que representan casi 10% de las especies de eudicotiledóneas (*i. e.*, las dicotiledóneas que se caracterizan por su polen tricolpado) (Stevens, 2001; Rzedowski y Rzedowski, 2005).

Finalmente, la familia Asteraceae es importante en los pastizales, además de ser la más diversa en número de especies de las angiospermas y tener una distribución cosmopolita (Stevens, 2001). En ella dominan las formas herbáceas, pero también existen formas arbustivas y arbóreas.

1.4.2. Clasificación funcional

Desde una perspectiva funcional, las especies presentes en un pastizal pueden agruparse en conjuntos discretos denominados grupos funcionales o Tipos Funcionales de Plantas (TFP). Usualmente, e independientemente del tipo de vegetación, las especies se agrupan en grupos funcionales con base en sus caracteres morfológicos, sus características de historia de vida o las funciones ecológicas que comparten (Medina, 1996; Cornelissen *et al.*, 2003; Garnier *et al.*, 2004, Díaz *et al.*, 2007) En el Cuadro 1 se muestran algunos atributos usados comúnmente para definir grupos funcionales en los pastizales.

Cuadro 1. Atributos útiles para definir TFP en el pastizal.

Atributo	Descripción
Propagación vegetativa	Se refiere a la capacidad de las especies de reproducirse asexualmente a través de tallos modificados que constituyen unidades potencialmente independientes llamadas <i>ramets</i> , las cuales cuentan con una porción del tallo aéreo y sus raíces asociadas. Se distinguen los estolones (tallos aéreos horizontales comunes en climas cálidos), de los rizomas (que son tallos subterráneos, generalmente horizontales formados por tejidos de almacenamiento, comunes en las especies perennes).
Hábito de crecimiento	Es el porte o aspecto de una planta. Puede ser rastrera, postrada, erecta, trepadora, cespitosa o amacollada. Tiene influencia en la superficie expuesta a la radiación solar, la accesibilidad al ganado, las estrategias de colonización y la competencia intra- e inter-específica.

Formas de crecimiento	Existen varias clasificaciones; la más sencilla es la que divide las plantas por la presencia de madera o no: se distingue a las plantas leñosas (árboles y arbustos) de las hierbas (gramíneas - familia Poaceae, graminoides - familia Cyperaceae y forbias).
Longevidad potencial	Tiempo que le toma a una planta completar su ciclo de vida: puede ser anual (un año), bienal (dos años) o perenne (tres o más años). Se asocia con características anatómicas de la planta, tasas de crecimiento y distribución.
Metabolismo fotosintético	<p>La ruta fotosintética brinda información sobre la productividad y aprovechamiento de recursos como el agua, la radiación lumínica y el CO₂. Los tres tipos son:</p> <p>C3.- más común y más eficiente en climas fríos y húmedos. En los climas cálidos la apertura estomática causa pérdidas por fotorrespiración.</p> <p>C4.- presente en las familias Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae y Chenopodiaceae; está asociado a una anatomía foliar que separa espacialmente las fases del Ciclo de Calvin evitando la fotorrespiración durante el día. Cuenta con la tasa máxima de fotosíntesis y de crecimiento más altas de los tres metabolismos.</p> <p>CAM.- Presente en plantas de regiones cálidas de diversas familias, especialmente Agavaceae, Cactaceae y Crassulaceae, pero también en Asclepiadiaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Piperaceae, Portulacaceae, Rubiaceae y otras. Presenta una separación temporal de las fases del Ciclo de Calvin. Su tasa fotosintética y de crecimiento son las más bajas de los tres metabolismos.</p>

1.4.3. Clasificación según el estado sucesional

Diversos autores han propuesto grupos de categorías para distinguir a las plantas que ocupan distintos ambientes, que difieren por la presencia o ausencia de disturbios recientes y por lo tanto corresponden a distintos estados sucesionales. En diversas categorizaciones se distinguen grupos como los de las especies pioneras, las invasoras y las fugitivas, las sucesionalmente tardías (o primarias) y las asociadas con la sucesión arrestada (o detenida; Milchunas y Lauenroth, 1993; Espinosa-García y Sarukhán, 1997; Strauss y Agrawal, 1999; Bond y Parr, 2010; D'Antonio *et al.*, 2011).

Las plantas pioneras pueden establecerse en suelos poco desarrollados, con poca o nula cubierta vegetal, y presentan estrategias que les permiten colonizar rápidamente los espacios abiertos, como una amplia plasticidad fenotípica, un rápido crecimiento clonal, o bien ciclos de vida cortos y producción de semillas pequeñas y abundantes con una gran capacidad de dispersión (Bond y Parr, 2010; D'Antonio *et al.*, 2011). Su crecimiento acelerado propicia que se acumule material vegetal muerto (hojarasca), el cual funciona como combustible y alimenta los incendios recurrentes que favorecen su permanencia (Bond y Parr, 2010).

Otras especies colonizadoras son las llamadas fugitivas, que como las pioneras, poseen una dispersión y una reproducción muy efectivas, pero a diferencia de éstas se reproducen rápidamente y abandonan el hábitat que ocupan antes de que desaparezcan las condiciones favorables, por lo que sólo ocupan temporalmente los espacios abiertos (Abugov, 1982). Muchas malezas son consideradas especies fugitivas.

Las especies sucesionalmente tardías tienen una fecundidad reducida en comparación con los grupos anteriores. Además su dispersión es poco efectiva y son de lento crecimiento, pero pueden crecer, sobrevivir y competir cuando los recursos son escasos (Begon *et al.*, 2006).

Debido al manejo de los pastizales inducidos o semi-naturales, las especies exóticas son comunes (ya sea porque son introducidas intencionalmente o porque tienen una gran capacidad de dispersión) y bajo ciertas circunstancias pueden transformarse en invasoras debido a que su capacidad competitiva les permite alcanzar una gran dominancia (D'Antonio *et al.*, 2011). Su éxito generalmente se asocia con carencia de enemigos, mecanismos de dispersión muy efectivos, un periodo juvenil corto, autocompatibilidad genética y una tasa elevada de reproducción. Con

frecuencia presentan una variación genética grande y su dispersión se asocia con las actividades humanas (D'Antonio *et al.*, 2011).

Las especies asociadas con la sucesión detenida aparecen en un punto temprano de la sucesión y se vuelven tan dominantes que no permiten el establecimiento de las sucesionalmente tardías (Young y Peffer, 2010). En muchos casos estas especies tienen un crecimiento vegetativo rápido que les permite formar tapetes densos, son tolerantes a disturbios como el pastoreo o los incendios, y pueden tener periodos de vida largos, tallos más largos y follaje más denso en relación al resto de la vegetación. Se encuentran ejemplos de especies supresoras de la sucesión entre los helechos, los bambúes y otras gramíneas, las palmas, las lianas, los arbustos, las forbias clonales, etc. (Young y Peffer, 2010).

Además de brindar información relevante sobre la diversidad del pastizal, las características mencionadas en las clasificaciones taxonómica, funcional y sucesional, contribuyen a comprender la naturaleza y la dinámica de las interacciones ecológicas que determinan la estructura y el funcionamiento de estas comunidades vegetales.

I.5 Los disturbios y la sucesión ecológica en los pastizales

Los disturbios son eventos relativamente discretos en el tiempo que matan o dañan a los organismos establecidos en una comunidad, abriendo nuevos espacios de colonización al provocar una pérdida de biomasa (Grime, 1977; Pickett y White, 1985). Estos eventos pueden ser naturales o bien, ocasionados por el ser humano de manera accidental o intencional debido al manejo. Sus efectos en la estructura y el funcionamiento de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas dependen de factores como la disposición espacial del disturbio, el tamaño del área afectada, la frecuencia con la que se presentan, su intensidad y los efectos sinérgicos de las distintas variables involucradas (Pickett y White, 1985; Vega y Peters, 2003; Harrison *et al.*, 2003).

Después de un disturbio natural o antropogénico, se inicia un proceso de sucesión ecológica. Éste consiste de una serie de cambios ordenados no estacionales en la composición específica de la comunidad, asociados a otros que ocurren en el sustrato y en las condiciones del medio. Este proceso involucra cambios en la abundancia relativa de las especies, además de inmigraciones y extinciones locales (Walker *et al.*, 2007). Cuando el disturbio no destruye por completo al suelo ni a toda la vegetación, el proceso que inicia es llamado sucesión secundaria. En ésta, la sucesión inicia en un punto relativamente avanzado, pues se encuentran presentes tanto el banco de semillas

como restos vegetales con capacidad de rebrotar, que en conjunto permiten la regeneración de una alta proporción de las especies vegetales de la comunidad madura (Martínez-Garza, 2005; Walker *et al.*, 2007).

En muchas partes del mundo disturbios como los incendios, la erosión, la introducción de ganado, la agricultura y la deforestación, han dado lugar al establecimiento de pastizales secundarios que, con el paso del tiempo y el proceso de sucesión secundaria, pueden transformarse en comunidades vegetales que presentan muchas de las características anteriores al disturbio. Sin embargo, el proceso de sucesión puede detenerse en alguna fase debido a una o varias de las siguientes causas: (a) el banco de semillas original se encuentra severamente empobrecido o ausente debido a una larga historia de disturbios; (b) las condiciones abióticas son muy estresantes e impiden la regeneración, o bien ésta se produce muy lentamente; (c) las tierras abandonadas se encuentran demasiado lejos de las fuentes de semillas; (d) existe una presión constante de disturbio (por ejemplo, cuando se mantiene la presencia de ganado o de incendios recurrentes); o (e) la dinámica de las interacciones entre las especies que conforman la comunidad es incipiente (Connell y Slatyer, 1977; Gómez-Pompa y Vázquez-Yañes, 1981; Walker *et al.*, 2007).

1.5.1 Efecto de las sequías y el fuego

Los incendios son fenómenos que modifican notablemente las propiedades de cualquier ecosistema. Al reiniciar el proceso de sucesión ecológica, frecuentemente pueden dar lugar a un pastizal, como un estado transitorio de sucesión secundaria. Sin embargo, cuando la frecuencia o la intensidad de los incendios de una región son muy altos, los elementos leñosos pueden excluirse casi por completo y se producen pastizales que se consideran como un estado alternativo estable del ecosistema (Hibbard *et al.*, 2003; Gibson, 2009; Bond y Parr, 2010).

Como se ha mencionado, uno de los principales factores que determina la presencia de muchos pastizales es la limitación de agua durante por lo menos una estación del año. Este periodo de sequía permite que la biomasa muerta acumulada, especialmente por las especies perennes de metabolismo C₄, pueda incendiarse. Debido a la periodicidad de los incendios y su indispensable función de “renovar” a la comunidad, algunos autores consideran que el fuego no es un disturbio perjudicial para los pastizales, mientras que la interrupción del ciclo natural de incendios sí lo sería (Laris, 2002; Bond y Parr, 2010).

1.5.2 El pastoreo

El ganado doméstico muestra diferentes patrones espaciales y temporales en su uso de recursos en comparación con los herbívoros nativos, de tal manera que sus efectos negativos sobre las comunidades vegetales se ven acentuados. Una de las características de las comunidades de herbívoros domésticos es que son poco diversas: generalmente están conformadas por una o unas cuantas especies de interés comercial que coexisten en una misma área. Además, se mantienen con altas densidades en áreas más o menos delimitadas/reducidas (Gibson, 2009; Villalobos y Zalba, 2010). En estas condiciones, o cuando la actividad ganadera se ha prolongado por mucho tiempo, los costos ecológicos pueden ser inconmensurables. Los pastizales y muchos otros tipos de ecosistemas naturales han estado sujetos al pastoreo por ganado doméstico desde hace siglos, y en la actualidad es muy improbable encontrar sistemas prístinos que sirvan de referencia para evaluar el impacto real que ha tenido esta actividad (Fleischner, 1994; Gibson, 2009).

La actividad del ganado que, entre otras cosas, involucra el pisoteo, la remoción de biomasa y la deposición de heces y orina, afecta las tasas de crecimiento de las plantas, así como su adecuación. También interviene en las interacciones entre las especies y en la dinámica de las extinciones y las colonizaciones locales, lo que provoca cambios en la diversidad, la composición y la estructura de la comunidad. El pastoreo además, actúa sobre el funcionamiento y la estructura a nivel del ecosistema; ya que altera los ciclos biogeoquímicos y la hidrología (Fleischner, 1994; Gurevitch *et al.*, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003; Gibson, 2009).

Tanto el pisoteo como la herbivoría y la deposición de heces y orina pueden matar o dañar a las plantas y abrir nuevos espacios de colonización. Cuando no hay recolonización o la carga de ganado es muy alta, aparecen parches de tierra desnuda que favorecen la erosión del suelo, particularmente en las laderas (Gurevitch *et al.*, 2002; Rodríguez *et al.*, 2003). El pisoteo también produce compactación del suelo, y el aumento de la densidad y la reducción de su porosidad disminuyen la aireación y la capacidad de infiltración del agua, lo que limita el desarrollo radicular de las plantas (McNaughton, 1983; Milchunas y Lauenroth, 1993; Varnamkhasti, *et al.*, 1995; García-Flores, 2008).

La herbivoría reduce de manera instantánea el área foliar de las plantas y, con ello, la capacidad de fijar carbono y de acumular biomasa, tanto a nivel individual como de la comunidad. Sin embargo, a largo plazo y a niveles intermedios de herbivoría, la tasa de crecimiento individual

puede verse estimulada en algunas especies, lo que puede elevar la productividad del pastizal (McNaughton, 1983; Oesterheld y McNaughton, 1991; Gibson, 2009).

El ganado prefiere algunas especies y ciertos órganos de la planta para alimentarse, a la vez que evita otros, por lo que se considera como un herbívoro generalista selectivo. Este comportamiento altera la competencia entre las especies y ejerce una presión de selección que favorece a las plantas más leñosas, espinosas y tóxicas, así como a las formas postradas y rastreras con tasas de crecimiento altas y un cociente brote/raíz pequeño (Loreti *et al.*, 2001; Gurevitch *et al.*, 2002).

Por su parte, la deposición de heces y orina modifica directamente las propiedades químicas del suelo y con ello influye en el establecimiento de las especies en estos parches ricos en nutrientes. También eleva las tasas de mineralización del nitrógeno y aumenta el valor nutritivo de algunas plantas. En las heces se dispersan las semillas de algunas especies consumidas por el ganado, lo que favorece su dispersión y su eventual dominancia (Fleischner, 1994; Gibson, 2009).

1.5.3 Efectos de la exclusión del ganado

Por sus características, los pastizales son sistemas ideales para el estudio de la relación entre la diversidad, la productividad y el disturbio, particularmente cuando están sujetos a un régimen de pastoreo (Fleischner, 1994). Sin embargo, debido a la escasez de sistemas de referencia prístinos que permitan evaluar los efectos del ganado, es necesario recurrir a los estudios de exclusión para comparar la estructura y la composición de los pastizales con y sin pastoreo (Fleischner, 1994). Estos estudios permiten además elaborar lineamientos para el manejo y la restauración de zonas perturbadas. Los estudios sobre los efectos del ganado y otros herbívoros en pastizales muestran notables discrepancias en las respuestas de las comunidades, que son atribuidas, entre otros factores, a la relación evolutiva entre los herbívoros y la comunidad vegetal, la intensidad del pastoreo, los gradientes de humedad, los diferentes tipos de climas y la escala temporal y espacial de cada estudio (Gibson, 2009).

Analizando los resultados de estudios que involucran la exclusión del ganado, las respuestas más consistentes de la comunidad del pastizal se observan en la biomasa y en la altura de la vegetación. Estas variables generalmente muestran incrementos detectables estadísticamente al cabo de una temporada de crecimiento aún y cuando su magnitud depende de la productividad del sistema y del tiempo de exclusión (Pucheta *et al.*, 1998; Altesor *et al.*, 2005; Altesor *et al.*, 2006;

Villalobos y Zalba 2010; De la O-Toris *et al.*, 2012). En contraste, variables como la riqueza específica y la diversidad responden a la exclusión de manera menos consistente, encontrándose además que la respuesta varía según la forma de crecimiento.

Numerosos estudios realizados en pastizales de ambientes méxicos reportan menor riqueza, diversidad y equitatividad de hierbas (forbias y gramíneas) en sistemas excluidos en comparación con los pastoreados (Pucheta *et al.*, 1998; McIntyre *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2005; Altesor *et al.*, 2006); mientras que en ambientes xéricos y de menor productividad se observa un efecto positivo o neutral de la exclusión del ganado sobre estas mismas variables (Altesor *et al.*, 2006; Villalobos y Zalba 2010). Para explicar este patrón, algunos autores sugieren que en los sistemas productivos, en ausencia de ganado, la competencia conduce a una disminución en la riqueza; mientras que en los sistemas de ambientes extremos o con una fuerte limitación de recursos, los efectos negativos del pastoreo, como la remoción de biomasa y el pisoteo, son altamente limitantes, de tal manera que cuando están ausentes, el resultado es un aumento en la riqueza (Pucheta *et al.*, 1998; Deléglise *et al.* 2011). Sin embargo, las anteriores interpretaciones no necesariamente se aplican a todos los sistemas por igual. De hecho, hay estudios que presentan el patrón contrario: en ambientes méxicos y productivos se puede encontrar una mayor riqueza en los sitios excluidos que en los pastoreados (De la O-Toris *et al.*, 2012).

Entre las plantas herbáceas, las que más comúnmente se ven favorecidas por la exclusión son las gramíneas, mientras que las graminoides (Cyperaceae y Juncaceae) y las forbias, particularmente las anuales, registran una mayor riqueza y abundancia en los sitios pastoreados (Milchunas y Lauenroth 1993; Hayes y Holl 2003; Altesor *et al.*, 2006; Villalobos y Zalba 2010). Otro patrón importante que se ha observado es que en sitios pastoreados hay una mayor abundancia de plantas pequeñas y postradas, mientras que en sitios no pastoreados hay una mayor abundancia de especies de crecimiento erecto y de mayor tamaño (Arnold, 1955; Grime, 1977; Coley *et al.*, 1985; Milchunas *et al.*, 1988; Briske 1996; Westoby, 1998; Díaz *et al.*, 2007).

En una revisión realizada por Díaz *et al.* (2007) sobre las respuestas al pastoreo se encontró que las formas de vida leñosas suelen no verse afectadas en su abundancia por la presencia de ganado. Sin embargo, este comportamiento puede variar según el clima y la historia de interacción con grandes herbívoros. Por ejemplo, aunque la proliferación de elementos arbustivos, como los huizaches, puede ser muy intensa en muchos pastizales pastoreados, los arbustos también pueden

llegar a proliferar dentro de las exclusiones, ya que en ausencia de incendios y de herbivoría pueden establecerse y crecer aún más que las gramíneas dominantes (Altesor *et al.*, 2006).

Otro patrón interesante que se ha observado es una asociación entre el pastoreo y la historia de vida de las plantas: suele haber una mayor abundancia de plantas anuales y una menor abundancia de plantas perennes en zonas pastoreadas que en zonas excluidas, con excepción de los ambientes áridos con una larga historia de interacción con grandes herbívoros, en los que se observan otro tipo de comportamientos (Arnold, 1955; Grime 1977; Milchunas *et al.*, 1988; Díaz *et al.*, 2007).

I. 6 El estudio de los pastizales en México

Tal como se mencionó anteriormente (ver sección I.2) los pastizales, como otras asociaciones vegetales, se han descrito y clasificado con base en criterios como su composición florística, sus condiciones ecológicas, su estatus sucesional, su nivel de asociación con actividades agropecuarias y su fisionomía, entre otros (Coupland, 1979; Suttie, 2007; Gibson, 2009). En México, uno de los trabajos que ha servido como referencia para definir los tipos de vegetación y a partir de ellas proponer clasificaciones es el de Miranda y Hernández-X. (1963) (Gómez Pompa, 1965; Jaramillo, 1994; Rzedowski, 2006; CONAFOR, 2009). En el apartado correspondiente a las praderas de graminiformes del trabajo de Miranda y Hernández-X, denominadas “pastizales” en este trabajo, se reconocen los pastizales (*sensu* Miranda y Hernández-X.), las sabanas y los zacatonales; dentro del grupo de los pastizales se distinguen además los halófitos, los gipsófilos, y se describen los inducidos. Rzedowski (1978) retoma esta clasificación, pero reúne bajo el término pastizal a todas las “comunidades vegetales en las que el papel preponderante corresponde a las gramíneas”, es decir, a lo que Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) llaman pastizales, zacatonales alpino y subalpino, y sabanas o pastizales de clima caliente. Además de estos sistemas de clasificación, existen otros que se utilizan en contextos más allá del académico, como el del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) que describe de manera detallada las clases de pastizal inducido; o bien la de la Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero (COTECOCA), cuyo mayor interés se centra en el potencial forrajero del ecosistema, por lo que distingue entre pastizales naturales, inducidos, abiertos, arborescentes y arbofrutescentes (Jaramillo, 1994).

A continuación se describen de manera breve algunos de los tipos de pastizal que se han identificado con mayor frecuencia en México, consensando las definiciones provistas por Miranda y Hernández-X (1963), Rzedowski (1978) y el INEGI (2005b).

- Pastizales naturales: son de estructura sencilla, la mayoría de las especies son rastreras y el estrato herbáceo se concentra entre los 20 y 70 cm. Diversas especies del género *Bouteloua* (Poaceae) dominan con frecuencia este tipo de vegetación: *B. aristidoides* (Kunth) Griseb., *B. chondrosioides* (Kunth) Benth. ex S. Watson, *B. curtipendula* (Michx.) Torr, *B. repens* (Kunth) Scribn. & Merr., otros géneros importantes son *Muhlenbergia*, *Sporobolus*, *Heteropogon* e *Hilaria*. Estos pastizales presentan características compartidas con ciertas agrupaciones de matorrales xerófilos de zonas áridas y con bosques de zonas templadas subhúmedas; están presentes en climas secos a muy secos, de subtemplados a fríos, comúnmente sobre suelos neutros, medianamente profundos y de drenaje lento, derivados principalmente de rocas ígneas, en terrenos planos o poco inclinados, en altitudes entre 1100 y 2500 m sobre el Altiplano Occidental, desde el noroeste de Chihuahua hasta el noreste de Jalisco y las zonas vecinas de Guanajuato y Sonora.

- Pastizales halófitos: integrados principalmente por gramíneas rígidas rizomatosas amacolladas o cespitosas, como *Hilaria mutica* (Buckley) Benth., *Distichlis spicata* (L.) Greene, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, *Spartina*, *Uniola*) y hierbas suculentas; la altura de la vegetación es de baja a media (80 cm). Se encuentran sobre suelos salino-sódicos, con pH alcalino y drenaje deficiente, en cuencas endorreicas o en depósitos lacustres de zonas áridas y semiáridas o áreas próximas a las costas, desde Chihuahua y Coahuila, hasta Jalisco, Michoacán, Valle de México, Puebla y Tlaxcala.

- Pastizales gipsófilos: se desarrollan en suelos ricos en yeso, comunes en la parte baja de las cuencas endorreicas rodeadas por montañas sedimentarias en los estados de Coahuila, Chihuahua y San Luis Potosí. Las especies de gramíneas más comunes son *Bouteloua karwinskii* (E. Fourn.) Griffiths, *Chondrosum chasei* (Swallen) Clayton, *C. breviseta* (Vasey ex J. M. Coult.), *C. chasei* Swallen, *Frankenia gypsophila* I. M. Johnst, *Muhlenbergia purpusii* Mez y *Sporobolus nealleyi* (Vasey).

- Sabana: pradera dominada por gramíneas en la que están presentes, de manera esparcida o en agrupaciones, tanto elementos arbóreos como arbustivos propios de la selva baja subperennifolia o subcaducifolia. Generalmente las gramíneas son altas (80 – 100 cm) ásperas, amacolladas, resistentes a los incendios periódicos. Entre los géneros de gramíneas más comunes

se encuentran *Andropogon*, *Paspalum*, *Aristida*, *Digitaria* e *Imperata*. Se les encuentra en climas cálidos con época seca corta (Am) y larga (Aw) y sobre suelos ácidos, casi siempre profundos y de drenaje deficiente, fangosos en la época de lluvias y muy secos en la temporada de secas, generalmente sobre terrenos planos o escasamente inclinados. En México se distribuyen en la Península de Yucatán y en las planicies del Norte de Chiapas, Tabasco y Veracruz, depresión central de Chiapas y planicies y declives bajos del Pacífico

- Zacatonal: se caracteriza por la dominancia de gramíneas altas fasciculares (amacolladas) pertenecientes principalmente a los géneros *Stipa*, *Muhlenbergia* y *Festuca*. Están presentes en zonas de clima frío subhúmedo (Cw), generalmente en suelos inclinados que pueden ser rocosos o muy someros, o planos, profundos y en ocasiones anegables.

- Páramos de altura: este tipo de vegetación se encuentra en el límite altitudinal de la vegetación arbórea, por lo que en México se ubica en las montañas de la parte central, cerca de los 4,000 m s.n.m. La vegetación es escasa, de pocos centímetros de altura, cespitosa o arrosetada y dominada por los géneros *Muhlenbergia*, *Trisetum*, *Calamagrostis*, *Poa* y *Agrostis*. El clima es muy frío, los suelos generalmente son poco profundos y rocosos.

- Pastizales inducidos: se ubican en regiones en las que la vegetación original fue eliminada por las actividades humanas. Sus características dependen de la vegetación que reemplazan y de las especies (generalmente exóticas) que se introdujeron:

* Bosque de pino-encino: similares al zacatonal, presentan macollos amplios. Con presencia de los géneros *Festuca*, *Muhlenbergia* y *Calamagrostis*. En altitudes mayores a los 2800 m s.n.m.

* Bosque de encino-pino: más variados, análogos en aspecto a los pastizales de regiones semiáridas. Destacan los géneros *Andropogon*, *Aristida*, *Bouteloua*, *Bromus*, *Deschampsia*, *Hilaria*, *Muhlenbergia*, *Trachypogon* y *Trisetum*. En altitudes menores de los 2800 m s.n.m.

* Matorral y otros pastizales: comunidades abiertas, en las que la vegetación es de poca altura. Dominan especies anuales de los géneros *Aristida*, *Bouteloua*, *Erioneuron*, *Muhlenbergia*. Son abundantes en el Valle de México.

* Selva baja caducifolia: se encuentran en áreas cuya temporada seca puede ser de hasta 6 meses, los disturbios son usualmente muy acentuados, por lo que la altura media del pastizal resultante en estas zonas es de 5 cm, suelen estar sometidos a incendios frecuentes. Los géneros

más comunes son *Aristida*, *Bouteloua*, *Hilaria* y *Trachypogon*, y algunas leguminosas. Están presentes principalmente en la vertiente pacífica.

*Bosque mesófilo: los pastizales que reemplazan este tipo de vegetación permanecen verdes todo el año, pero son de poca altura. Las especies más comunes son *Axonopus*, *Digitaria* y *Paspalum*. Se distribuyen en las zonas húmedas de la porción oriental del país.

- Pastizal cultivado: introducidos intencionalmente, generalmente con buenos coeficientes de agostadero, como los potreros de las zonas tropicales. Algunas especies comunes son *Digitaria eriantha* Steud, *Cenchrus ciliaris* L., *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & Jacobs, *Brachiaria mutica* (Forssk.) Stapf.

En México, las comunidades naturales dominadas por gramíneas a las que se ha hecho referencia, en ausencia de intervención humana cubrirían potencialmente 18.68 millones de hectáreas del territorio nacional. Del total únicamente 8.42 millones de hectáreas permanecían en condición primaria en 2005, 4.12 millones de hectáreas en condición secundaria; mientras que alrededor de 6.34 millones de hectáreas fueron convertidas en pastizales inducidos, con fines principalmente ganaderos (Challenger y Soberón, 2008; INEGI, 2003; INEGI, 2005 a, b).

Entre los estudios sobre pastizales en México figuran los trabajos de taxonomía y sistemática (Valdés y Dávila, 1995; Espinosa-García y Sarukhán, 1997; Dávila *et al.*, 1998; Gómez *et al.*, 2001; Sánchez-Ken, 2010;); los catálogos de plantas útiles, guías de identificación y los listados florísticos locales (Miranda y Hernández X., 1963; Beetle *et al.*, 1987; Beetle *et al.*, 1991; Mejía-Saulés y Dávila, 1992; Pacheco-Rivera y Dávila 2004; Rzedowski y Rzedowski, 2005; Dávila *et al.*, 2006; Harker *et al.*, 2008; Herrera-Arrieta y Pámanes-García, 2010; Sánchez-Ken *et al.*, 2013); y los estudios de distribución espacial, particularmente de las comunidades naturales (Aguado-Santacruz *et al.*, 2002; Rzedowski, 2006; CONAFOR, 2009). También hay estudios con objetivos de manejo y mejoramiento para explotación ganadera (Bravo-Peña *et al.*, 2010; Hernández *et al.*, 2011; Monterroso-Rivas *et al.*, 2011), así como los realizados por la COTECOCA, los cuales buscaban establecer los niveles de producción de forraje para apoyar las decisiones sobre la distribución de la tierra y el tamaño de los ranchos. Además de éstos, algunas publicaciones han monitoreado el cambio de uso de suelo (Mas *et. al.*, 2004; Sánchez Colón *et. al.*, 2009).

Entre los trabajos orientados a estudiar los procesos de sucesión y la restauración destacan los enfocados en la composición y estructura del banco de semillas y su potencial para la

regeneración (López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011), los patrones de regeneración tras un disturbio natural (Giménez de Azcárate Cornide *et al.*, 1997) o antropogénico (Sánchez Velásquez *et al.*, 2002; De la O-Toris *et al.*, 2012); las técnicas de restauración, como la introducción de especies sucesionalmente tardías o la remoción de los elementos herbáceos (Martínez-Garza, 2005; García-Orth y Martínez-Ramos, 2009), los patrones de regeneración bajo diferentes escenarios (Guevara *et al.* 1994; Maza-Villalobos *et al.*, 2011); y las comparaciones entre los pastizales naturales e inducidos en una región (López-Olmedo *et al.*, 2007).

Los pastizales con una larga historia de manejo, como el objeto del presente estudio, tienen pocas probabilidades de recuperar por sí mismos las condiciones originales al cesar el disturbio, por lo que es relevante generar información ecológica básica sobre los fenómenos que se presentan durante los estadios iniciales de la sucesión. Este conocimiento permitirá apoyar decisiones sobre el restablecimiento de especies vegetales para recuperar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos más importantes. Es con esta motivación que se realizó la presente investigación sobre los cambios a corto y mediano plazo en las características de un pastizal en una zona subhúmeda, al suspender el disturbio provocado por el ganado.

I.7 Objetivos

Objetivo general

Evaluar el efecto de la exclusión del ganado a corto plazo en los atributos de la comunidad de un pastizal subhúmedo en áreas contiguas bajo pastoreo continuo (P), excluidas del ganado por 4 meses (4M) y por 24 meses (24M). Se espera con ello contribuir al conocimiento básico del funcionamiento de los pastizales en México y aportar información relevante para el manejo en un contexto de restauración ecológica.

Objetivos particulares

En áreas contiguas bajo pastoreo continuo (P), excluidas del ganado por 4 meses (4M) y por 24 meses (24M):

1. Analizar la riqueza, la composición y la diversidad de la comunidad.
2. Evaluar la biomasa en pie y la biomasa seca acumulada.
3. Caracterizar la riqueza y la importancia relativa de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP).
4. Comparar los resultados obtenidos con dos métodos de muestreo: líneas de Canfield y cosecha de biomasa, para contrastar su efectividad relativa en estudios de estas comunidades.

I.8 Hipótesis

La actividad del ganado representa un factor estructurador de las comunidades vegetales. Al impedir el acceso del ganado, se espera que:

- 1) se incrementen sustancialmente la biomasa total, así como la altura promedio de la vegetación;
- 2) haya un reemplazo de las especies rastreras y de tallas pequeñas por formas de crecimiento erectas, más conspicuas y de mayor talla;
- 3) aumente la presencia de las especies leñosas y de gramíneas, y disminuya la presencia de especies gramínoideas y de forbias anuales;
- 4) aumente la importancia de las especies perennes y disminuya la de las anuales;
- 5) disminuyan la riqueza, la diversidad y la equitatividad debido al incremento en la dominancia de algunas especies.

II. MÉTODOS

II.1 Descripción de la zona de estudio

La zona en la que se llevó a cabo este trabajo fue la Estación de Restauración Ecológica Barrancas del Río Tembembe (ERT). Está ubicada aproximadamente 5 km al noreste del poblado de Cuentepec, en el municipio de Temixco, Morelos, entre las coordenadas 18° 53' 21"- 18° 55' 16" latitud norte y 99° 20' 03"- 99° 20' 45" longitud oeste (García-Flores, 2008) (Fig. 2). La superficie de la ERT es de aproximadamente 97 ha. Buena parte del área está localizada en laderas que tienen una exposición este y oeste y están distribuidas a ambos lados del río Tembembe. La zona abarca un gradiente altitudinal que va de 1,600 m en el sur a 1,700 m en el norte (INEGI, 1998; García-Flores, 2008). La tenencia de la tierra es comunal y los terrenos de la ERT se han dado en comodato a la Universidad Nacional Autónoma de México por un periodo de 30 años (Alavéz-Vargas, 2010). El cercado de la estación inició en 2007 y concluyó en 2008. En la porción al este del río se llevaron a cabo los muestreos de vegetación correspondientes a este trabajo.

Desde el punto de vista geológico, los terrenos de la ERT son parte de la formación Cuernavaca, en la que predominan las rocas ígneas intrusivas y extrusivas. Aunque la unidad de suelo dominante es el feozem háplico, en la mayor parte de las laderas se presentan leptosoles, que se caracterizan por tener una profundidad < 25 cm, seguidos de una capa continua cementada con fragmentos gruesos y poca humedad disponible (García-Flores, 2008).

Camacho-Rico (2004) reporta los datos climatológicos provenientes de dos estaciones meteorológicas cercanas a la ERT. Éstas comparten una marcada estacionalidad de las lluvias, con una época seca de noviembre a mayo. En la estación meteorológica de Ahuatenco (a 1,950 m de altitud y al norte de la ERT) se registra una temperatura media anual de 17.5 °C, una precipitación anual de 1,166 mm en promedio, y un clima templado subhúmedo de tipo C(w2)(w)(i)g. Por su parte, en la estación meteorológica de Cuentepec (al sur de la ERT, a una altitud de 1,450 m) se presenta un clima semicálido subhúmedo (A(C)wo(w)w"(i')g), con una precipitación promedia anual de 961 mm y una temperatura media anual de 21.6 °C. Estas diferencias indican que la estación se ubica en una zona de transición climática (Alavéz-Vargas, 2010; García-Flores, 2008).

La vegetación predominante en la ERT, de acuerdo con las unidades de clasificación descritas por García-Flores (1998), corresponde a un pastizal inducido dominado por el género *Paspalum*, probablemente establecido desde la época de la Colonia (Alavéz-Vargas, 2010), que en algunas

zonas se asocia con *Acacia farnesiana*, *Juniperus flaccida* o bien, presenta remanentes de selva baja caducifolia (SBC). Otras unidades de vegetación en la ERT son los encinares de *Quercus magnoliifolia* Neé en las partes más altas y *Quercus glaucoides* M. Martens & Galeotti en los ambientes estacionalmente secos (García-Flores, 2008; Bonfil *et al.*, 2009). También se reconocen zonas de SBC, en las que dominan los géneros *Acacia*, *Bursera*, *Lysiloma*, *Ipomoea*, *Heliocarpus* y *Cordia*, entre otros, que coexisten con *Juniperus flaccida* en las partes más altas (Piña-Covarrubias, 2005; García-Flores, 2008).

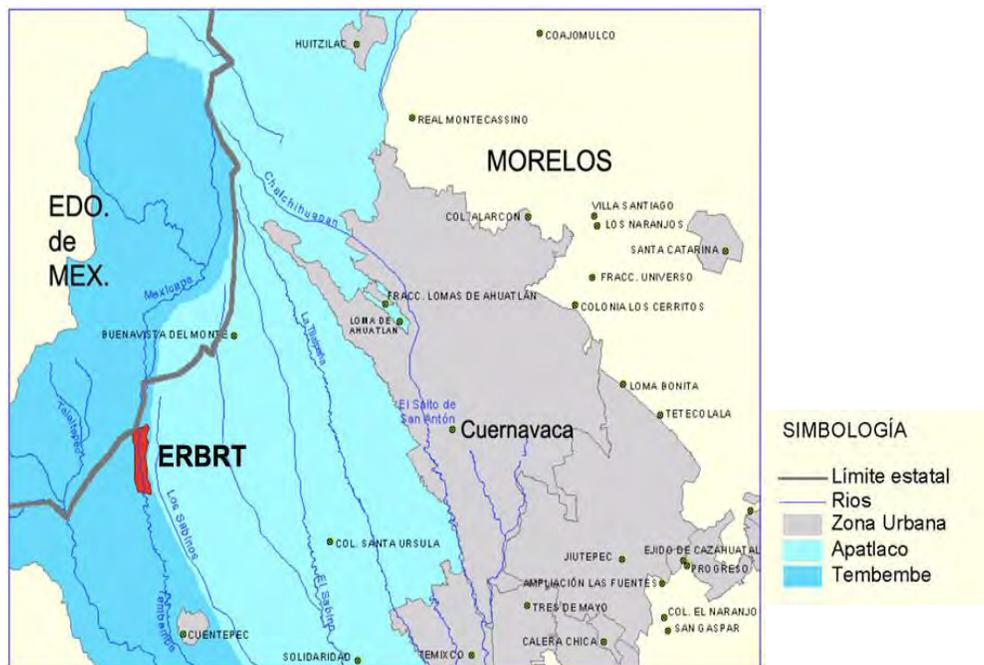


Figura 2. Ubicación de la ERT en el estado de Morelos. En rojo se denota el área correspondiente a las 97 hectáreas divididas por el río Tembembe. Al sur de la estación se observa el poblado de Cuatepec, al que pertenecen las tierras de la estación.

II.2 Diseño experimental

Con el fin de conocer la manera en la que cambian las características de la comunidad de hierbas del pastizal a corto y mediano plazo, en respuesta a la suspensión del disturbio provocado por el ganado, se definieron tres sitios de trabajo que diferían en cuanto al tiempo de exclusión del ganado y que consistieron en los siguientes tratamientos:

- a) Sin exclusión, *i. e.* con pastoreo activo por ganado (P).
- b) Terreno cercado durante cuatro meses (4M).

c) Terreno cercado durante dos años (24M).

Los tres tratamientos se establecieron en la ladera este del río en el área de pastizales ubicada en el hombro de la ladera. En vista del gradiente climático que hay entre los extremos norte y sur de la ERT, los tres tratamientos se ubicaron en ambas zonas, con lo cual se tuvo un total de seis áreas experimentales (Fig. 3).

Para lograr los tres tratamientos de exposición al ganado en cada extremo de la ERT, se contaba con el cercado establecido en 2008 al este del río, que comprende un área aproximada de 45 ha. Dentro del terreno cercado se ubicó el tratamiento 24M, una sección en el extremo norte de la estación y la otra sección en el extremo sur. En cada una se ubicó un área de 12×5 m (60 m^2), en las cuales se efectuó el muestreo. En junio de 2010 se cercaron dos parcelas más, aledañas a la cerca preexistente: una en el extremo norte y la otra en el extremo sur, cada una de 12×5 m (tratamiento 4M con sus secciones N y S). Para el tratamiento con pastoreo (P) también se consideraron dos áreas de 12×5 m, una en el extremo N y otra en el extremo S, pero fuera de las áreas cercadas, en donde el ganado pastaba libremente (Fig. 3).

Con el fin de tener un conocimiento previo de las especies que permitiera su identificación durante el muestreo en campo, se realizaron colectas de material botánico en el área en el mes de septiembre. También se revisaron los ejemplares herborizados y ya identificados en trabajos previos en la ERT.

II.3 Muestreo de campo

En octubre de 2010, a finales de la temporada de lluvias, se llevó a cabo el muestreo de la vegetación usando dos métodos diferentes: cosechas de biomasa y líneas de intercepción (Canfield, 1941). Dentro de cada área de 12×5 m se colocaron de modo sistemático cinco cuadros de 50×50 cm con 2 metros de separación entre sí (Fig. 3).

En cada cuadro se registró la altura máxima y mediante el promedio de la estimación visual de cuatro personas se calculó la altura media de la vegetación. Posteriormente, se cosechó al ras del suelo la biomasa de todas las plantas enraizadas dentro del perímetro del cuadro. Inmediatamente después de la cosecha, la biomasa fue separada por especie y el material correspondiente a cada una se colocó en bolsas de papel etiquetadas para hacer una separación más minuciosa en el laboratorio. La biomasa seca que se encontraba dentro del perímetro del cuadro y que no formaba parte de la biomasa en pie, se recolectó por separado. En el laboratorio todo el material colectado

se limpió de raíces y tierra y se secó en un horno a 80 °C por 48 horas, para posteriormente obtener su peso seco con la ayuda de una balanza analítica.

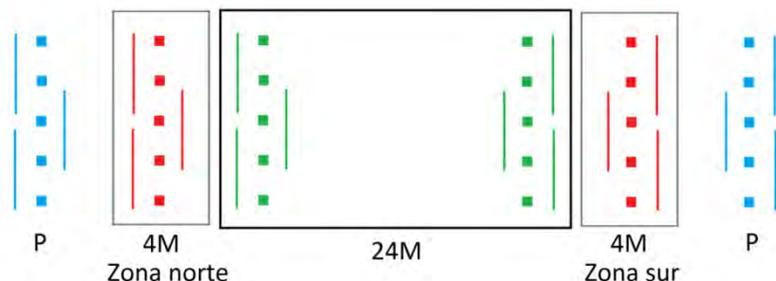


Figura 3. Esquemmatización del diseño experimental. En azul se representa el tratamiento en presencia de ganado (P), en rojo con cuatro meses de exclusión (4M) y en verde la exclusión de 24 meses (24M). Las líneas corresponden a las líneas de Canfield, mientras que los cuadros representan las áreas de cosecha de biomasa.

Además de la cosecha de la biomasa, en cada sección experimental se tendieron tres líneas de Canfield de 5 m cada una, cercanas a cada una de las zonas en donde se llevó a cabo la cosecha de biomasa (Fig. 3). Este método de muestreo considera la medición de la cobertura de todas las especies interceptadas por un plano vertical imaginario marcado por la línea de Canfield (Canfield, 1941). Cada línea se dividió en fragmentos de 10 cm, con el fin de tener un registro de la frecuencia relativa con que aparecía cada especie en toda la línea.

Cada morfoespecie se identificó hasta el nivel de especie, cuando fue posible, mediante la comparación con ejemplares botánicos y el uso de claves taxonómicas, con el apoyo de la Dra. Martha Martínez Gordillo y colaboradores del Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) y del Dr. Jorge Gabriel Sánchez Ken del Herbario Nacional (MEXU). Cuando no fue posible llegar hasta el nivel de especie debido a la ausencia de flores, frutos u otros caracteres relevantes para la identificación, se asignó un nombre provisional a las especies para identificarlas a lo largo del estudio. La clasificación taxonómica de las especies se basó en el sistema de clasificación propuesta por el APG III (2009) y en las bases de datos de *The Plant List* (2010).

II.4 Análisis de datos

A partir de la riqueza específica (S), de la biomasa cosechada por especie y de la cobertura registrada por medio del método de línea de Canfield, se calcularon índices basados en la abundancia proporcional. Entre los índices de equidad se calculó el índice de diversidad de

Shannon (H') y el de Simpson ($1-D$), así como el índice de equitatividad de Pielou (E). El índice de dominancia calculado fue el de Berger-Parker (BP). Como parte de estos índices también se calculó el valor de importancia relativa. Además se calculó el Índice de Similitud de Sørensen (I_s) para comparar entre pares de tratamientos. En cada caso, se hicieron modificaciones a las ecuaciones originales, según el tipo de muestreo, para emplear la biomasa y la cobertura como medidas de abundancia (López-Olmedo *et al.*, 2007).

La riqueza (S), o número de especies, se calculó para cada unidad muestral (ya fueran cuadros o líneas de Canfield), para obtener así la riqueza promedio por tratamiento y sus intervalos de confianza. Este atributo por sí solo es una medida de la diversidad, sin embargo, depende fuertemente del tamaño de muestra y del patrón de muestreo.

Con el fin de evaluar la confiabilidad de cada técnica de muestreo se construyeron curvas de acumulación de especies para ambos métodos (utilizando la secuencia PN, PS, 4MN, 4MS, 24MN y 24MS), tanto con los valores observados como con el promedio estadístico de adición de especies (100 aleatorizaciones).

El índice de Shannon (H') (Ecuación 1) expresa la uniformidad a través de todas las especies de la muestra y supone que los individuos se seleccionan al azar y que todas las especies se encuentran en la muestra. En este índice los valores más altos indican una mayor diversidad. Para su cálculo se utilizó el logaritmo natural y la modificación (antes mencionada) para evaluar la abundancia a través de la cobertura y la biomasa, como se ilustra a continuación:

$$H' = - \sum (B_i/B_{tot})(\ln (B_i/B_{tot})) \quad \text{y} \quad H' = - \sum (C_i/C_{tot})(\ln (C_i/C_{tot})) \quad \text{(Ecuación 1)}$$

donde: B_i es la biomasa de la especie i , B_{tot} es el total de la biomasa de todas las especies; C_i es la cobertura de la especie i y C_{tot} es la cobertura total de todas las especies (Magurran, 1988; Margalef, 1993).

El índice de diversidad de Simpson ($1 - D$) (Ecuación 2), mide la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra no pertenezcan a la misma especie; sus valores van de 0 a 1, en dónde 1 equivale una comunidad con diversidad máxima en la que todos los individuos que la conforman pertenecen a especies diferentes y 0 equivale a una comunidad totalmente uniforme. Se calculó como sigue:

$$1 - D = 1 - \sum (B_i/B_{tot})^2 \quad \text{o} \quad 1 - D = 1 - \sum (C_i/C_{tot})^2 \quad \text{(Ecuación 2)}$$

donde B_i es la biomasa de la especie i , B_{tot} es el total de la biomasa de todas las especies; C_i es la cobertura de la especie i y C_{tot} es la cobertura total de todas las especies (Magurran, 1988). Nótese que el índice de Simpson suele reportarse como el índice de dominancia D , que es inverso a la equidad. Con el fin de que el valor del índice aumente con la diversidad en lugar de disminuir se utiliza la fórmula descrita (Ecuación 3) o el recíproco del índice ($D'=1/D$) (Pielou, 1969).

La equitatividad (E) (Ecuación 3) mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada, por lo que determina la uniformidad con la que están distribuidos los individuos entre las especies presentes. En este estudio representa la distribución de las abundancias (cobertura o biomasa) de las especies que comprenden la riqueza. Los valores de E van de 0 a 1, siendo 1 la mayor uniformidad posible, es decir que todas las especies son igualmente abundantes (Pielou, 1966; Magurran, 1988).

$$E = H' / H_{max} = H' / \ln S \quad \text{(Ecuación 3)}$$

donde: H' es la diversidad de especies observada con el índice de Shannon y H'_{max} es el valor máximo de H' dada la riqueza (S) (Margalef, 1993).

Para estimar la dominancia se empleó el índice de Berger-Parker (BP) (Ecuación 4), el cual expresa la importancia proporcional de la especie más abundante. En este caso, mide la dominancia de la que tiene mayor cobertura o biomasa. Su cálculo se hizo como sigue:

$$BP = B_{max} / B_{tot} \quad BP = C_{max} / C_{tot} \quad \text{(Ecuación 4)}$$

donde B_{max} y C_{max} representan, respectivamente, la biomasa y la cobertura de la especie con el máximo valor, y B_{tot} y C_{tot} son la biomasa y la cobertura totales. Este índice varía entre 0 y 1, cuanto más se acerca a 1 mayor es la dominancia y menor la diversidad.

El efecto de los tratamientos se evaluó considerando los factores zona (con dos niveles, S y N) y nivel de exclusión (con tres niveles, P, 4M y 24M) sobre los índices antes mencionados, así como en las variables de respuesta riqueza, biomasa, cobertura y altura, por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías. Las variables e índices se transformaron para normalizar los datos cuando fue necesario antes de llevar a cabo los ANOVA. Cuando se encontró un efecto significativo de alguno de los factores, o de la interacción entre ellos, se utilizó la prueba *post hoc* de Tukey (*Tukey's Honestly Significant Difference test*) para identificar cuáles medias diferían entre ellas (Zar, 1999). Además, se hicieron pruebas de correlación para determinar qué medida de abundancia (cobertura o peso) estaba más fuertemente asociada con la frecuencia relativa de las especies.

Como se verá más adelante, los resultados de estas correlaciones fueron relevantes para análisis posteriores del efecto de los tratamientos.

Asimismo se calculó el valor de importancia relativa (VIR) de cada especie (Ecuación 5), el cual indica su contribución a la estructura de la comunidad estudiada. Este índice se calcula con base en parámetros como la cobertura, el área basal, la densidad o la frecuencia, cuyos valores son relativizados, de manera que la suma total de los valores relativos de cada parámetro es igual al 100 % (o 1.00). Posteriormente, pueden sumarse dos o tres de estos parámetros, de forma que el valor de importancia relativo llega a ser de 200 o 300 % respectivamente (Barbour *et al.*, 1999). En cada sección se calculó el VIR de cada especie utilizando las siguientes ecuaciones:

$$\text{VIR}_B = (F_{\text{rel}}) + (B_{\text{rel}}) \text{ o } \text{VIR}_{LC} = (F_{\text{rel}}) + (C_{\text{rel}}) \quad (\text{Ecuación 5})$$

donde F_{rel} es la frecuencia relativa, B_{rel} la biomasa relativa y C_{rel} la cobertura relativa.

La similitud de composición florística entre tratamientos se evaluó utilizando el índice de Sørensen (I_S) (Ec. 6)

$$I_S = 2c / (a + b) \quad (\text{Ecuación 6})$$

donde a y b representan el número total de especies encontrados en cada comunidad y c es el número de especies compartidas entre las dos comunidades. Su valor oscila entre 0 y 1. Este índice como otros que miden la similitud, expresa la semejanza de un par de muestras según las especies que están presentes en cada una. Un valor de $I_S=1$ indica que todas las especies son comunes, es decir, que las dos comunidades son idénticas, mientras que un valor de 0 indica que no hay especies compartidas, es decir, las dos comunidades son totalmente disímiles (Brower y Zar, 1977).

Las especies identificadas en ambos muestreos se agruparon en ocho Tipos Funcionales de Plantas (TFP), considerando los criterios taxonómicos y de forma de crecimiento, así como la historia de vida (anuales vs. perennes)(Cuadro 2).

Para cada grupo funcional se calculó el VIR (de dos formas: con los valores de cobertura obtenidos con el método de línea de Canfield, y con los valores de biomasa obtenidos a partir de las cosechas).

Se quería analizar el efecto de los factores experimentales (zona y tiempo de exclusión) sobre el VIR e los diferentes grupos funcionales. Sin embargo, para esto se simplificó el VIR y se utilizó únicamente la frecuencia relativa (obtenida a partir del método de la línea de Canfield, pues este

fue el que tuvo una mayor correlación con la variable frecuencia relativa) que se analizó a través de un análisis de independencia (prueba de χ^2) con tablas de contingencia. Cuando se encontró que no había independencia entre los factores experimentales y las frecuencias de los grupos funcionales, se analizaron los residuos estandarizados para identificar los grupos funcionales que explicaron la ausencia de independencia (Gardener, 2012).

Cuadro 2. Tipos funcionales de plantas identificados en el pastizal de la ERT.

Tipo Funcional	Descripción
Gramíneas anuales	Plantas de la familia Poaceae, semélparas y de vida corta.
Gramíneas perennes	Plantas de la familia Poaceae, iteróparas y de longevidad superior a un año.
Ciperáceas anuales	Plantas de la familia Cyperaceae, semélparas y de vida corta.
Ciperáceas perennes	Plantas de la familia Cyperaceae, iteróparas y de longevidad superior a un año.
Forbias anuales	Hierbas semélparas y de vida corta.
Forbias perennes	Hierbas iteróparas y de longevidad superior a un año.
Subarbustos	Plantas de apariencia herbácea, arbustiva pequeña, con la base de los tallos lignificada.
Especies leñosas	Árboles y arbustos, tanto angiospermas como gimnospermas.

Si bien las gramíneas y las ciperáceas comparten muchas características, en este análisis se separaron ya que en muestreos previos se observó una importante diferencia de tamaño en las especies pertenecientes a cada grupo, mientras que la mayoría de las ciperáceas tenían una altura máxima de 50 cm, en las gramíneas se observó una altura mayor.

El metabolismo fotosintético de las gramíneas no fue considerado como un criterio de agrupación, ya que con excepción de una especie de metabolismo C_3 (*Oplismenus burmanii*), todas las gramíneas encontradas tienen un metabolismo C_4 .

III. RESULTADOS

III. 1 Patrones generales

En total se identificaron 101 especies en los muestreos (que incluyeron 90 m de línea de Canfield (LC) y 7.5 m² de cosecha de biomasa (CB)). El listado completo de las especies se puede consultar en el A. De éstas, 66 fueron detectadas con ambos métodos de muestreo, mientras que 18 se registraron sólo por el método LC y otras 17 únicamente en el CB, para dar un total de 84 y 83 especies, respectivamente (Fig. 4).

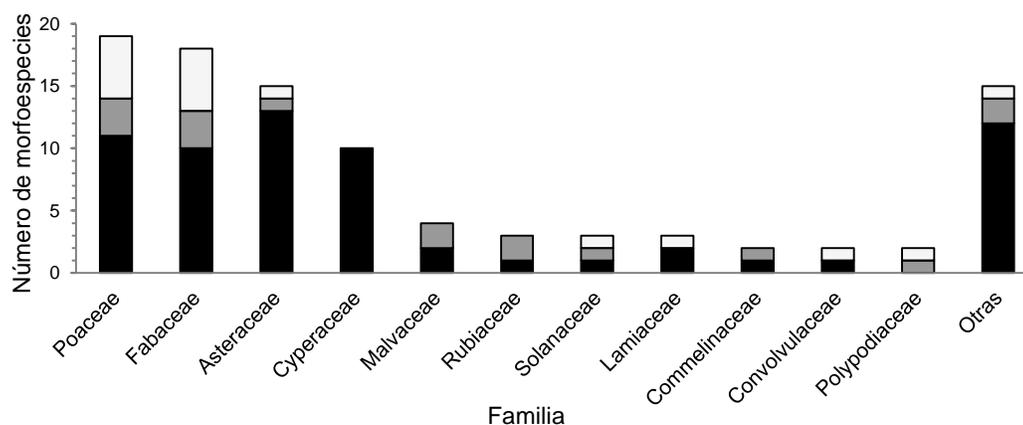


Figura 4. Especies identificadas a nivel de familia durante cada muestreo (S = 96). Las barras representan la suma de todas las especies encontradas: (negro) por ambos métodos, (gris) exclusivamente en el muestreo con línea de Canfield y (blanco) exclusivamente en la cosecha de biomasa. La categoría "Otras" incluye a las familias con una especie: Boraginaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Cucurbitaceae, Cupressaceae, Euphorbiaceae, Gentianaceae, Orobanchaceae, Oxalidaceae, Piperaceae, Polemoniaceae Polygalaceae, Scophulariaceae, Selaginellaceae y Sterculiaceae.

De las 101 especies, 77 (76.2%) fueron identificadas hasta especie, 10 más (9.9%) hasta el nivel de género, 9 (8.9%) se identificaron únicamente a nivel de familia y una a nivel de clase (Briopsida 1). Solamente cuatro especies quedaron sin ser identificadas (Especie NI 1, NI 2, NI3 y NI 4), pues los ejemplares cosechados estaban muy dañados por herbívoros y no presentaban estructuras reproductivas; sin embargo, fueron fácilmente distinguibles del resto, de tal manera que el desconocimiento de su identidad taxonómica no representó un problema para el análisis. Las familias con mayor número de especies como es común en un pastizal, fueron Poaceae (con 18.8 % de la riqueza total), Fabaceae (17.8 %), Asteraceae (14.9%) y Cyperaceae (9.9 %) (Fig. 4).

En cada caso, el esfuerzo de muestreo se evaluó con curvas de acumulación de especies (Fig. 5) utilizando los datos observados y la curva suavizada promedio de 100 aleatorizaciones. Con base en estas curvas se calculó una riqueza estimada a partir de la ecuación Michaelis-Menten de 94 (93.99) especies para el método LC ($S = 84$) y de 92 (91.7) para el método CB ($S = 83$). El total de morfoespecies recolectadas por ambos métodos (101) superó lo predicho por las ecuaciones de Michaelis-Menten.

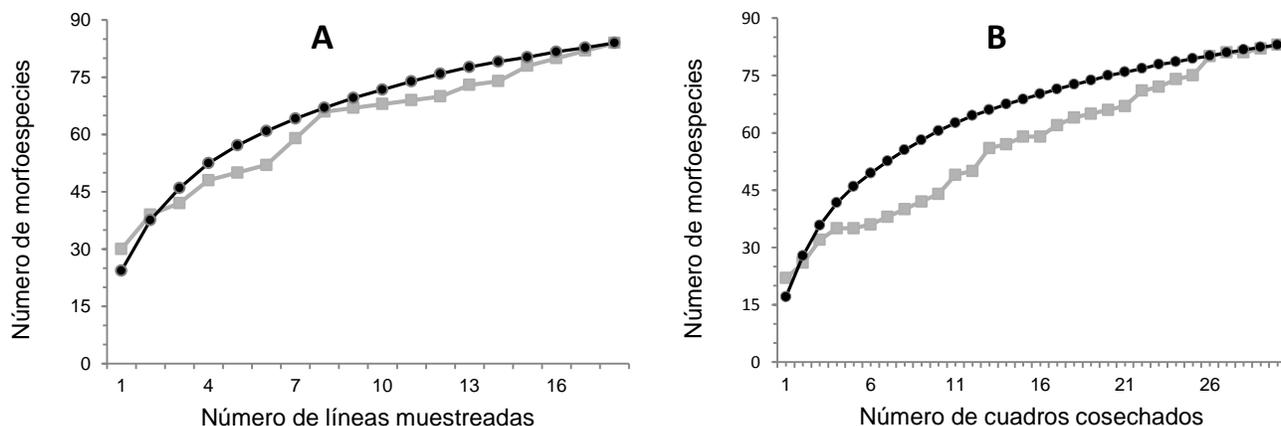


Figura 5. Curvas de acumulación de especies para cada método de muestreo: A) línea de Canfield, B) Cosecha de biomasa. En gris la curva construida con los datos observados; en negro la curva suavizada promedio de 100 aleatorizaciones.

III. 2 Efecto de los factores experimentales sobre los parámetros de diversidad

III. 2. 1 Riqueza e índices de diversidad

Al comparar la riqueza de especies (S) entre las unidades muestrales del método LC se encontró un efecto significativo del tiempo de exclusión ($F_{2, 12} = 14.03, P < 0.001$), pero no de la zona (norte vs. sur); la interacción Exclusión \times Zona sí fue significativa ($F_{2, 12} = 6.72, P = 0.01$) (Fig. 6A). Los mayores valores de riqueza por unidad muestral se encontraron en la exclusión 4M, en la zona N ($S = 35$). Por su parte, con los datos obtenidos por el método de CB (Fig. 6B) se encontró un patrón similar, pero en este caso sólo el efecto de la exclusión fue significativo ($F_{2, 24} = 13.20, P = 0.0001$), siendo nuevamente la exclusión 4M la que presentó una mayor riqueza por unidad muestral ($S = 25$ en la zona norte; $S = 20$ en la zona sur). Al comparar la riqueza total por tratamiento se observó el mismo comportamiento (Fig. 7).

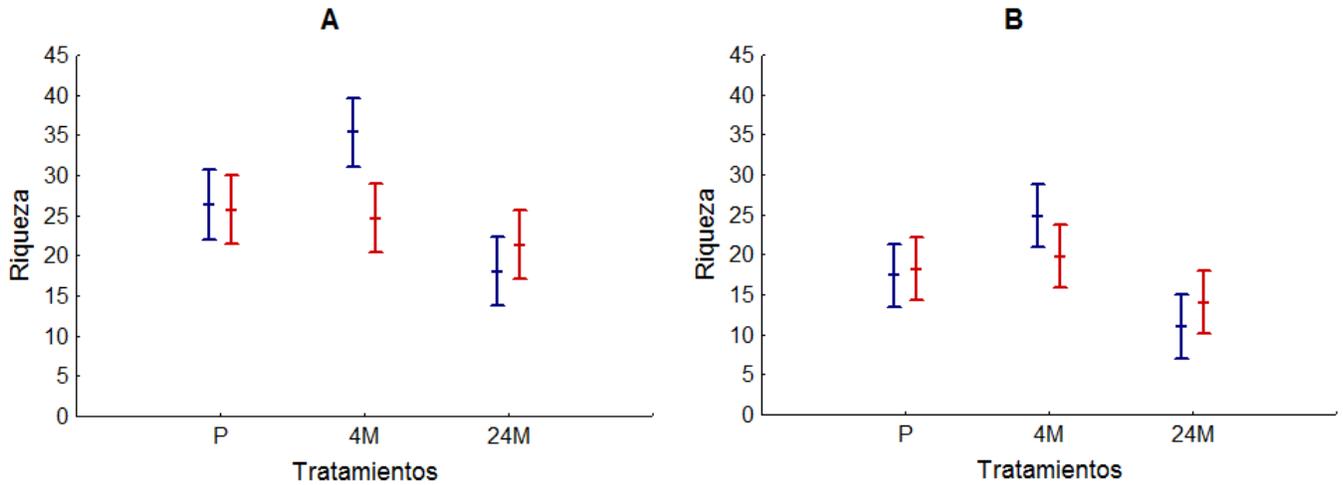


Figura 6. Valores promedio de riqueza específica obtenidos por el método de la línea de Canfield (A) y por el método de cosecha de biomasa (B). En el eje x se presentan los tratamientos de exclusión (en presencia de ganado, P; cuatro meses de exclusión, 4M; y 24 meses de exclusión, 24M). Los colores hacen referencia a la zona de colecta (norte: azul y sur: rojo). Las barras de error representan el intervalo de confianza al 95%.

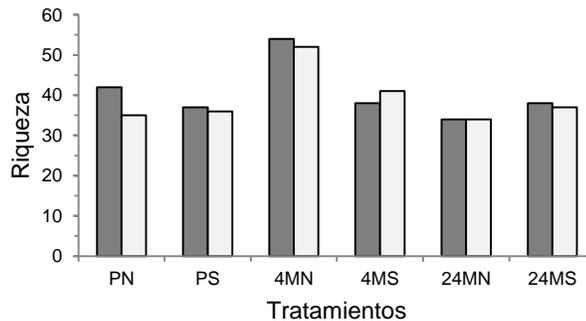


Figura 7. Valores de riqueza específica total por tratamiento obtenidas por el método de la línea de Canfield (gris) y por el método de cosecha de biomasa (blanco). En el eje x se presentan los tratamientos de exclusión (en presencia de ganado, P; cuatro meses de exclusión, 4M; y 24 meses de exclusión, 24M) de las zonas norte (N) y sur (S).

No hubo diferencias significativas en la diversidad entre sitios al comparar los índices H' , E y $1-D$ calculados a partir de la cobertura (Cuadro 3). Al comparar la diversidad usando la biomasa como base se encontró un efecto significativo del tiempo de exclusión en el índice de Shannon H' ($F_{2,24} = 13.13, P = 0.0001$), pero no de la zona ni de la interacción entre ambos factores (Cuadro 3). La diversidad fue menor en la exclusión de 24 meses (Cuadro 4). El mismo patrón se observó para la Equitatividad ($F_{2,24} = 9.68, P < 0.001$) y el índice de diversidad de Simpson ($F_{2,24} = 10.15, P < 0.001$) (Cuadros 3 y 4). Al igual que en el caso de la riqueza, el método LC permitió detectar

consistentemente una mayor diversidad que el método CB (Cuadros 3 y 4). La dominancia, estimada con el índice de Berger-Parker, se vio afectada significativamente por el tiempo de exclusión, considerando los datos de biomasa ($F_{2, 24} = 7.14, P < 0.01$) (Cuadro 3). La mayor dominancia se registró para el tratamiento de exclusión de 24 meses (Cuadro 4).

Cuadro 3. Resultados de los Análisis de Varianza para comparar el efecto del tiempo de exclusión (E) y la zona (Z) en los índices de diversidad y dominancia.

Variable	Efectos	g. l.	<i>H'</i>		<i>E</i>		<i>1-D</i>		<i>BP</i>	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Cobertura (cm)	E	2, 12	3.4	0.07	1.13	0.36	1.09	0.37	0.35	0.71
	Z	1, 12	0.94	0.35	2.22	0.16	1.77	0.21	2.32	0.15
	E × Z	2, 12	2.1	0.16	1.61	0.24	1.18	0.34	1.33	0.3
Biomasa (g)	E	2, 24	13.1	0.0001*	9.68	<0.001*	10.2	<0.001*	7.14	<0.01*
	Z	1, 24	0.58	0.45	0.58	0.45	0.61	0.44	0.4	0.53
	E × Z	2, 24	0.11	0.9	0.26	0.77	0.14	0.87	0.2	0.82

H': índice de Shannon, *E*: equitatividad, *1-D*: complemento del índice de Simpson, *BP*: índice de Berger-Parker. Los asteriscos (*) muestran las diferencias significativas.

Cuadro 4. Índices de diversidad y dominancia (promedio de los datos de las zonas N y S ± I. C. 95%) en los sitios pastoreados (P), excluidos cuatro meses (4M) y dos años (24M) de la ERT. Valores obtenidos con cobertura (LC) y biomasa (CB). Las letras denotan las diferencias significativas identificadas por la prueba post hoc de Tukey HSD.

		<i>S</i>		<i>H'</i>		<i>1-D</i>		<i>E</i>		<i>BP</i>					
		media	±IC 95%	media	±IC 95%	media	±IC 95%	media	±IC 95%						
Cobertura (cm)	P	26.0	ab	21.9, 30.1	2.0	a	1.7, 2.3	0.8	a	0.7, 0.8	0.6	a	0.5, 0.7	0.4	a
	4M	30.0	a	25.9, 34.1	2.3	a	2.0, 2.6	0.8	a	0.7, 0.9	0.7	a	0.6, 0.8	0.4	a
	24M	19.7	b	15.6, 23.7	1.8	a	1.5, 2.1	0.7	a	0.6, 0.8	0.6	a	0.5, 0.7	0.4	a
Biomasa (g)	P	17.8	a	14.9, 20.7	1.4	a	1.2, 1.7	0.6	a	0.5, 0.7	0.5	a	0.4, 0.6	0.5	a
	4M	22.3	a	19.4, 25.2	1.5	a	1.3, 1.7	0.6	a	0.5, 0.7	0.5	a	0.4, 0.6	0.6	a
	24M	12.5	b	9.6, 15.4	0.7	b	0.5, 1.0	0.3	b	0.2, 0.4	0.3	b	0.2, 0.4	0.8	b

S: riqueza, *H'*: índice de Shannon, *E*: equitatividad, *1-D*: índice de Simpson, *BP*: índice de Berger-Parker.

III.2.2 Cobertura y biomasa

Al analizar las correlaciones entre las variables cobertura y biomasa por un lado, y la frecuencia de las especies por tratamiento por el otro, se encontró que la cobertura mantuvo una relación más fuerte con la frecuencia, y este patrón fue evidente en todos los tratamientos. La correlación más fuerte se observó en los tratamientos 24M al evaluar el método LC (Fig. 8).

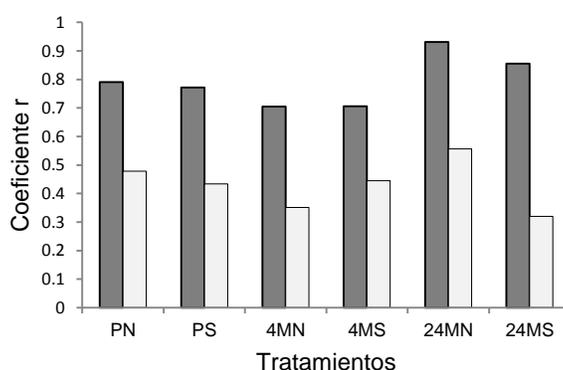


Figura 8. Coeficientes de correlación obtenidos entre la cobertura (en el método LC, columnas grises) y la frecuencia; y entre la biomasa (en el método CB, columnas blancas) y la frecuencia para todas las especies de la muestra. En el eje x se presentan los tratamientos de exclusión (en presencia de ganado, P; cuatro meses de exclusión, 4M; y 24 meses de exclusión, 24M) de las zonas norte (N) y sur (S).

El análisis de varianza factorial no mostró efectos significativos de los factores experimentales en la cobertura. De hecho, no se observó un incremento importante en la cobertura al aumentar el tiempo de exclusión (Cuadro 5); los valores máximos de cobertura se registraron en las exclusiones de 4M, tanto en la zona norte como en la sur.

Cuadro 5. Parámetros de abundancia (total, promedio \pm desviación estándar) en los sitios pastoreados (P), excluidos cuatro meses (4M) y dos años (24M) de la ERT en las zonas norte y sur. Las letras denotan las diferencias significativas identificadas por la prueba *post hoc* de Tukey HSD.

Variable	Tratamiento	Norte				Sur			
		Total	ξ	\pm	d. e.	Total	ξ	\pm	d. e.
Cobertura (cm)	P	1264.6	421.5 a	\pm	94.2	1543.2	514.4a	\pm	113.0
	4M	2110.4	703.5 a	\pm	182.6	1473.0	491.0a	\pm	175.7
	24M	1776.7	592.2 a	\pm	178.2	1443.0	481.0a	\pm	176.0
Biomasa (g)	P	270.1	54.0 a	\pm	17.2	362.8	72.6 a	\pm	22.6
	4M	419.1	83.8 a	\pm	13.9	514.4	102.9 ab	\pm	19.0
	24M	456.7	91.3 a	\pm	31.2	827.4	165.5 b	\pm	70.0

Por el contrario, se observó una mayor biomasa en pie conforme aumentó el tiempo de exclusión, sin embargo, únicamente hubo diferencias significativas entre los tratamientos en la zona sur (Exclusión: $F_{2,24} = 8.81$, $P = 0.001$; Zona: $F_{1,24} = 68.63$, $P = 0.007$) (Fig. 9A). Destaca que la biomasa en pie al incrementar el tiempo de exclusión fue de casi el doble en la zona sur, con respecto a la del norte.

La biomasa seca, por su parte, no mostró acumulación en los tratamientos P y 4M, pero tuvo un incremento significativo en las exclusiones de 24 meses de ambas zonas ($F_{2,24} = 34.87$, $P < 0.0001$;) (Cuadro 5 y Fig. 9B).

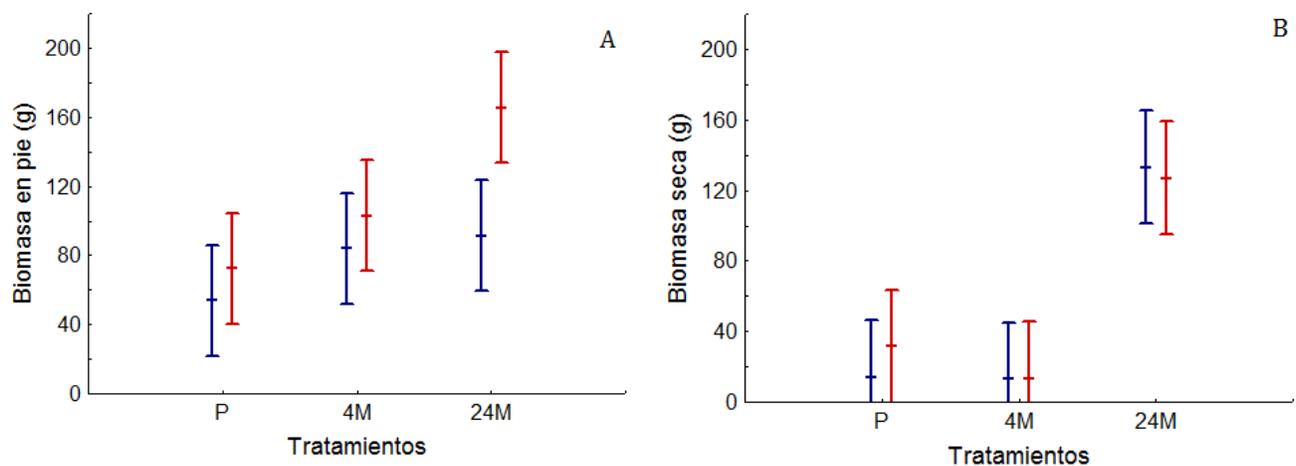


Figura 9. Medidas de la biomasa en pie (A) y biomasa seca (B) (promedio \pm I. C. 95%) obtenidas en los sitios pastoreados (P), excluidos cuatro meses (4M) y dos años (24M) de la ERT en la zona norte (azul) y la zona sur (rojo).

La relación biomasa seca / biomasa en pie mostró valores similares en los tratamientos PN, PS, 4MN y 4MS, con una ligera disminución hacia los tratamientos 4M. Para el segundo año de exclusión la biomasa seca se había acumulado en grandes cantidades, lo cual fue más notable en la zona norte que en el sur (Fig. 10).

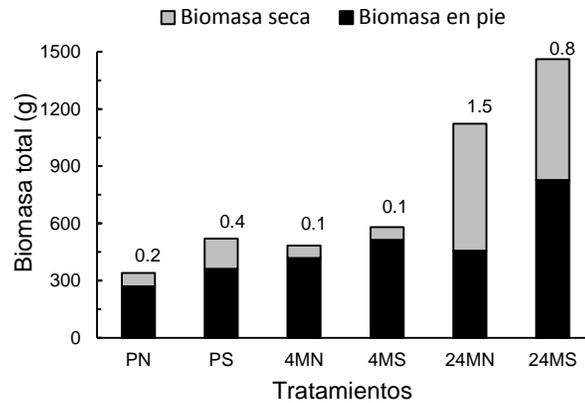


Figura 10. Biomasa total. Suma de la biomasa en pie, y la biomasa seca en los sitios pastoreados (P), excluidos por cuatro meses (4M) y excluidos por dos años (24M) en las zonas norte y sur de la ERT. Sobre las barras se muestra el valor del coeficiente biomasa seca / biomasa en pie.

La altura de la vegetación también mostró un incremento al aumentar el tiempo de exclusión, aunque sin diferencias notables entre los tratamientos P y 4M, pero con un aumento significativo en la altura en los tratamientos 24M. En el caso de la altura máxima de la vegetación únicamente se observaron efectos debido al tiempo de exclusión ($F_{2,24} = 52.94; P < 0.0001$), mientras que las diferencias en la altura media de la vegetación se debieron tanto a la exclusión ($F_{2,24} = 64.32; P < 0.0001$), como a la zona ($F_{1,24} = 6.53; P = 0.017$) (Fig. 11). Destaca también que la diferencia entre la altura máxima y la altura promedio de la vegetación aumentó en el tratamiento 24 M, y que esto fue más evidente en la zona sur.

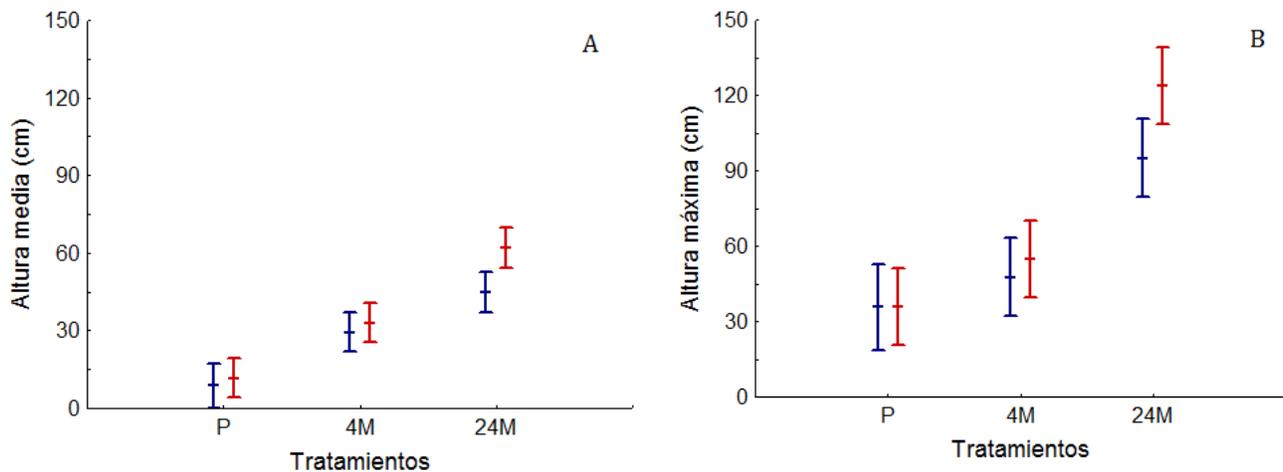


Figura 21. Altura media (A) y máxima (B) de la vegetación cosechada (promedio \pm I. C. 95%) y, b) en los sitios pastoreados (P), excluidos cuatro meses (4M) y dos años (24M) de la ERT en la zona norte (azul) y la zona sur (rojo).

III.3 Efecto de los factores experimentales sobre la composición específica

Las 21 especies que tuvieron mayores valores de importancia, con base en la cobertura y la frecuencia en la línea de Canfield, pertenecen a las familias Poaceae (seis), Cyperaceae (cinco), Asteraceae (cinco), Fabaceae (tres), Convolvulaceae (una) y Cupressaceae (una) (Fig. 12; ver Apéndice 2 para detalles sobre la contribución estructural de todas las especies). Las gramíneas fueron el grupo dominante en todos los tratamientos y en ambas zonas. La gramínea *Paspalum notatum*, una de las más importantes, presentó una contribución estructural similar en ambas zonas cuando se encontró bajo la influencia del ganado (norte=41.77, sur=37.50); sin embargo su VIR en los tratamientos con exclusión mostró comportamientos diferentes entre las zonas (Fig. 12). Mientras que en la zona norte aumentó progresivamente despegándose del resto de las especies, en la zona sur la importancia de esta especie disminuyó en el tratamiento 4M, pero se volvió dominante en el 24M. Otras gramíneas cuya contribución estructural fue alta, fueron *P. convexum*, dominante en los tratamientos PN, PS y 4MS, y *Trachypogon spicatus*, cuyo VIR aumentó notablemente en la exclusión de 24M, pero sólo en la zona norte. Muchas especies de talla pequeña y que tuvieron valores medios de VIR en las zonas con presencia de ganado, como *Rhynchospora carrillensis* (Cyperaceae), *Fimbristylis dichotoma* (Cyperaceae), *Aeschynomene americana* (Fabaceae) y *Sporobolus trichodes* (Poaceae), disminuyeron su importancia en los tratamientos con exclusión; y para el momento en el que se alcanzaron 24 meses de exclusión se presentaron especies de mayor talla, como *Juniperus flaccida* (Cupressaceae), *Macroptilium gibbosifolium* (Fabaceae), *Evolvulus alsinoides* (Convolvulaceae), y *Bidens odorata* (Asteraceae) (Fig. 12).

En la cosecha de biomasa, las especies cuyo VIR se encontró entre los 20 más altos se distribuyeron en las familias Asteraceae (siete), Poaceae (cinco), Cyperaceae (cuatro), Fabaceae (dos) y Convolvulaceae (Fig. 13). En la zona norte, *Paspalum notatum*, también fue la especie de mayor importancia en todos los tratamientos. Las especies que le siguieron en dominancia variaron entre tratamientos: en P y 4M la especie codominante fue *P. convexum* y en el tratamiento 24M fue *Sorghastrum incompletum*. En la zona sur *Paspalum convexum* fue la especie de mayor importancia en términos de biomasa y frecuencia relativa en presencia de ganado (P); en la exclusión 4M esta especie fue codominante con *P. notatum*, mientras que en 24M *Evolvulus alsinoides* y las compuestas *Bidens odorata*, *Piqueria trinervia* y *Tagetes lucida*, aumentaron su VIR (Fig. 13).

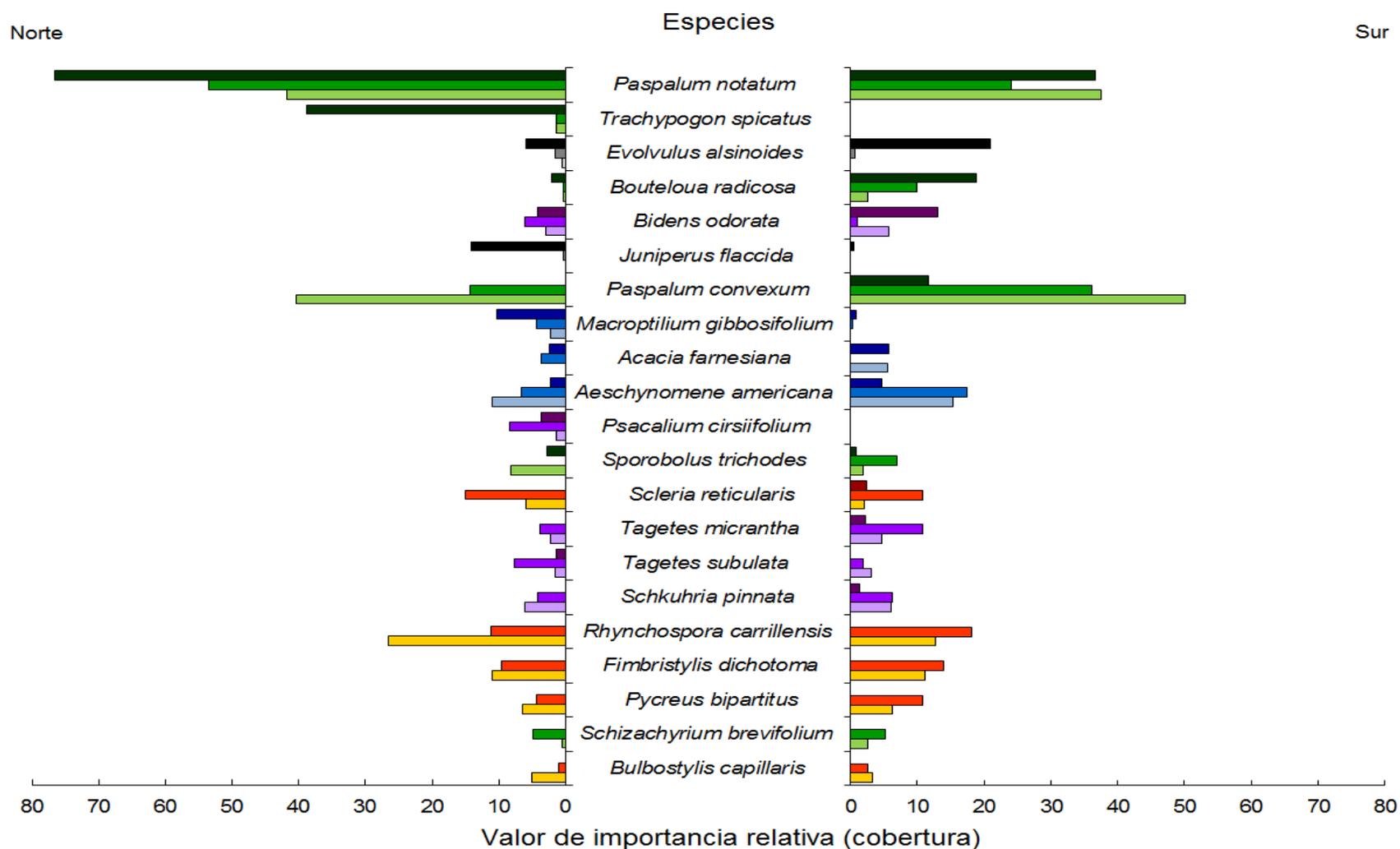


Figura 32. Valores de importancia relativa de las 21 especies dominantes de acuerdo con la cobertura y la frecuencia registradas en los muestreos realizados en el pastizal de la ERT. De arriba hacia abajo se muestran el VIR de cada especie en los tratamientos 24M (más oscuro), 4M y P (más claro). Las especies se presentan según el orden descendente del valor de importancia relativa en la exclusión 24M. Las diferentes tonalidades corresponden a las familias Poaceae (verdes), Cyperaceae (naranjas), Asteraceae (morados), Fabaceae (azules), otras (grises).

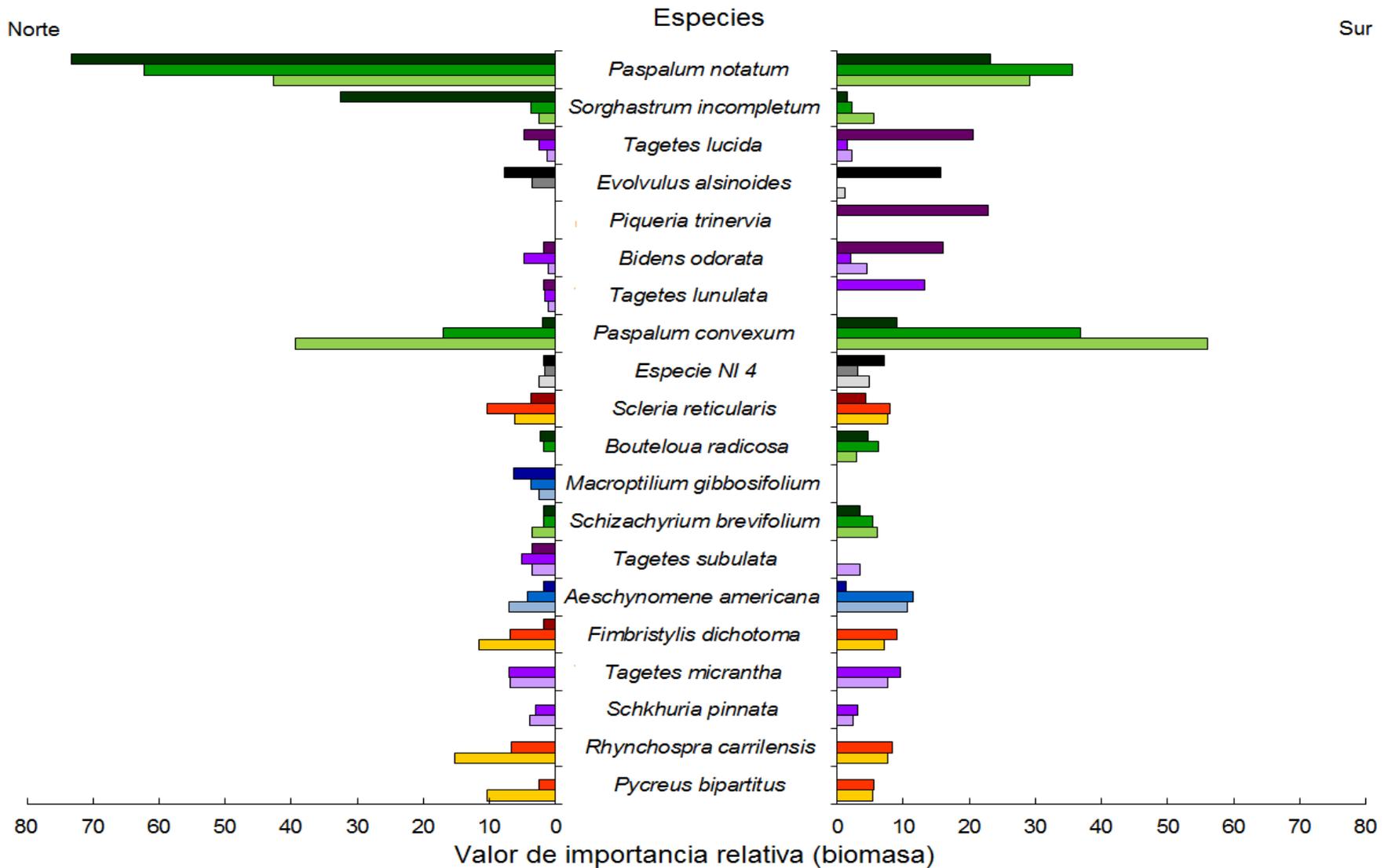


Figura 13. Valor de importancia relativa de las 20 especies dominantes de acuerdo con la biomasa y la frecuencia registradas en los muestreos realizados en el pastizal de la ERT. De arriba hacia abajo se muestran el VIR de cada especie en los tratamientos 24M (más oscuro), 4M y P (más claro). Las especies se presentan según el orden descendente del valor de importancia relativa en la exclusión 24M. Las diferentes tonalidades corresponden a las familias Poaceae (verdes), Cyperaceae (naranjas), Asteraceae (morados), Fabaceae (azules), otras (grises).

III.4 Similitud en la composición específica entre tratamientos

Al comparar la composición específica entre tratamientos, resalta la gran similitud entre los sitios con pastoreo y los del tratamiento 4M. La comparación entre los tratamientos PN, PS, 4MN y 4MS produjo siempre valores >0.65 del índice de Sørensen, tanto en los datos obtenidos con la línea de Canfield como con los de biomasa (Cuadro 6). Sin embargo, con ambos métodos la similitud fue mayor entre los sitios P y 4M en la zona sur que en la norte. El sitio P de la zona norte fue muy similar al mismo tratamiento en la zona sur (evaluado con biomasa). En la evaluación con la línea de Canfield, el sitio P de la zona norte también mostró una similitud alta con su equivalente de la zona sur, pero a la vez fue muy similar con los tratamientos 4M en ambas zonas.

Los tratamientos más disímiles entre sí fueron PS y 24MN (en ambos métodos), aunque las diferencias fueron más acentuadas con el método LC que con CB (Cuadro 6). Al comparar los mismos tratamientos de exclusión entre zonas, el I_s disminuyó al aumentar el tiempo de exclusión: la similitud entre los dos tratamientos P fue mayor que la similitud entre los dos tratamientos 24M. Esta disminución fue más marcada con el método CB que con el LC (Cuadro 6).

Cuadro 6. Índice de Sørensen. Similitud de la composición específica entre las exclusiones P, 4M y 24M en las zonas norte y sur de la ERT evaluadas por los métodos LC y CB. En itálicas se muestra la comparación entre zonas de un mismo nivel de exclusión

	Línea de Canfield						Cosecha de biomasa					
	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS	PN	PS	4M	4MS	24MN	24MS
PN												
PS	<i>0.68</i>						<i>0.76</i>					
4MN	0.69	0.68					0.71	0.73				
4MS	0.70	0.72	<i>0.65</i>				0.68	0.78	<i>0.69</i>			
24MN	0.42	0.28	0.52	0.39			0.44	0.40	0.49	0.43		
24MS	0.53	0.46	0.51	0.53	<i>0.56</i>		0.50	0.52	0.56	0.51	<i>0.45</i>	

III.5 Efecto de los factores experimentales sobre los grupos funcionales

Las especies identificadas mediante los métodos LC ($S = 84$) y CB ($S = 83$), fueron agrupadas en ocho Tipos Funcionales de Plantas (TFP – ver Cuadro 2, en la sección de Métodos). Porcentajes pequeños (3.6% y 2.5%) de las especie identificadas con los métodos LC y CB, respectivamente, no

podieron ser asignados a un determinado tipo funcional, debido a que no se pudo identificar su categoría taxonómica.

El tipo funcional que agrupó a más especies fue el de las forbias anuales, con 26 - 30 % de las especies encontradas, seguido por el de las forbias perennes (Apéndice 1 y Fig. 14). Por su parte, las gramíneas anuales y las perennes, en conjunto, sumaron el 16.8 - 19.7 % de sus respectivos totales (Apéndice 1 y Fig. 14).

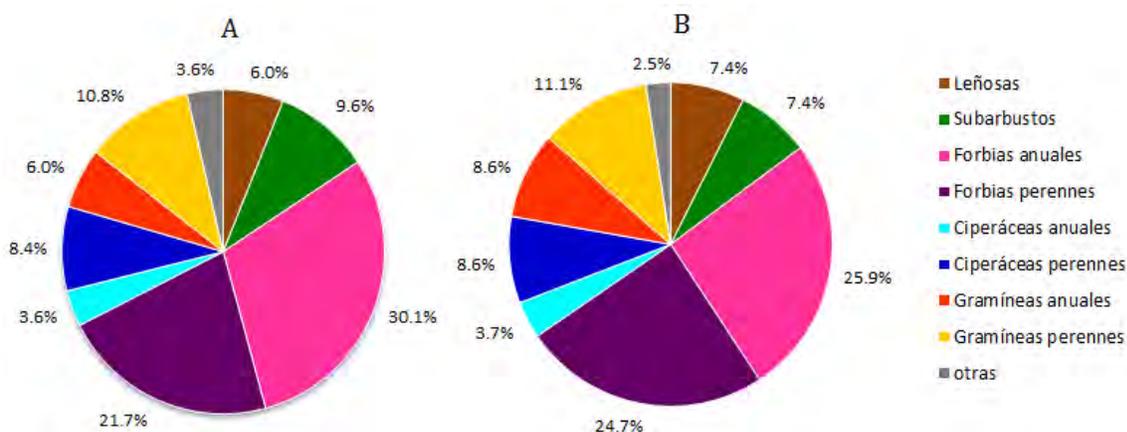


Figura 44. Proporción de especies representadas en cada uno de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) identificados. (A) resultados obtenidos a partir de la cobertura (en la línea de Canfield). (B) resultados obtenidos a partir de la cosecha de biomasa.

En presencia de ganado, los grupos con mayor cobertura (en términos de VIR_C) fueron las gramíneas, tanto perennes como anuales, y las ciperáceas perennes; en la zona sur también destacaron las forbias anuales (Apéndice 2 y Fig. 15). En el tratamiento 4M, las gramíneas perennes, las ciperáceas perennes y ambos tipos de forbias fueron los grupos más importantes. Por otro lado, en el tratamiento 24M las gramíneas perennes tuvieron el VIR_C más alto, sobre todo en la zona norte, y fueron importantes también en el sur, al mismo nivel de las forbias (Fig. 15).

En la evaluación a partir de la biomasa (VIR_B), las ciperáceas perennes y las gramíneas fueron los grupos más importantes en el tratamiento P, tanto al norte como al sur. Por otro lado, en el tratamiento 4M sobresalieron las gramíneas perennes, así como las forbias anuales en el norte y las gramíneas anuales y ciperáceas perennes al sur. En las exclusiones 24M, las gramíneas y forbias perennes tuvieron una contribución estructural mayor en la zona norte, mientras que en el sur fueron las forbias (Fig. 16).

El análisis de contingencia que se llevó a cabo para probar si había independencia entre la frecuencia de los tipos funcionales y los tratamientos de exclusión, mostró que hay asociación significativa entre dichas variables (de $\chi^2_{35} = 651.22$, $P < 0.0001$). En todos los tipos funcionales, el análisis de residuos estandarizados mostró una asociación significativa en al menos alguno de los tratamientos (Fig. 15, Apéndice 3).

En los tratamientos P destaca que existe una mayor frecuencia de ciperáceas anuales y una menor frecuencia de forbias perenes de lo esperado por azar. Además, en comparación con los patrones esperados por azar, en la zona norte la frecuencia de ciperáceas perennes fue significativamente mayor, mientras que la de las forbias anuales e individuos leñosos fue significativamente menor. En contraste, en la zona sur la frecuencia de especies leñosas, así como de gramíneas anuales, fue mayor, mientras que la de gramíneas perenes fue menor a lo esperado por azar (Fig. 15).

En los tratamientos 4M se observaron resultados contrastantes entre la zonas: mientras que al norte la frecuencia de ciperáceas perennes fue mayor de lo esperado, en el sur hubo mayor frecuencia de subarbustos, ciperáceas anuales y perennes, así como de gramíneas perennes, con respecto a lo esperado por azar; a la vez que hubo menor frecuencia leñosas, forbias y gramíneas perennes.

En las exclusiones 24M los resultados fueron similares entre las zonas norte y sur. En ambas zonas las forbias perennes tuvieron una mayor representación de lo esperado, mientras que los subarbustos, las ciperáceas anuales y perennes, y las gramíneas anuales tuvieron una frecuencia significativamente menor. En el norte también se encontraron mayor frecuencia de leñosas y gramíneas perennes de lo esperado; por el contrario, en el sur hubo una mayor frecuencia de forbias anuales.

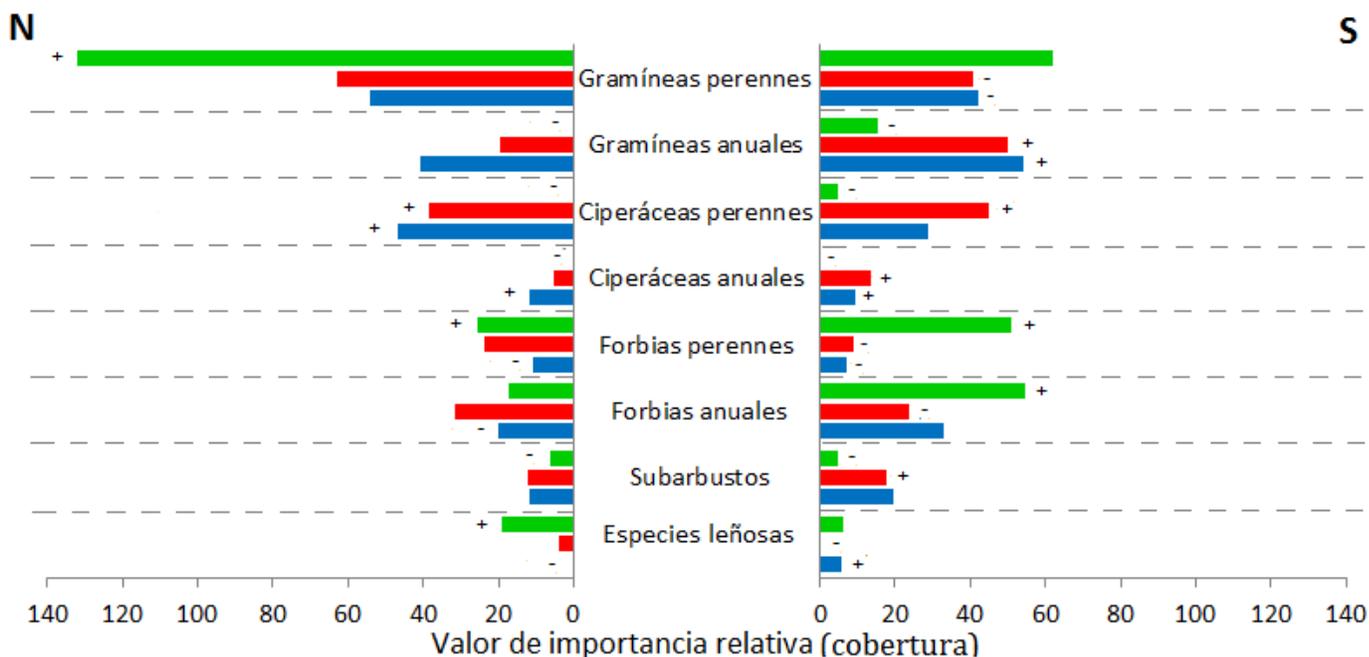


Figura 15. Valor de importancia relativa (VIRC = cobertura rel. + frecuencia rel.) de los ocho tipos funcionales de plantas, por tratamiento y zona. A la izquierda se muestran los datos de la zona norte y a la derecha los de la zona sur. En azul se representa el tratamiento en presencia de ganado (P), en rojo la exclusión de cuatro meses (4M) y en verde la exclusión de 24 meses (24M). Los asteriscos (*) indican una asociación positiva (+) o negativa (-) entre la frecuencia de los TFP y el tratamiento.

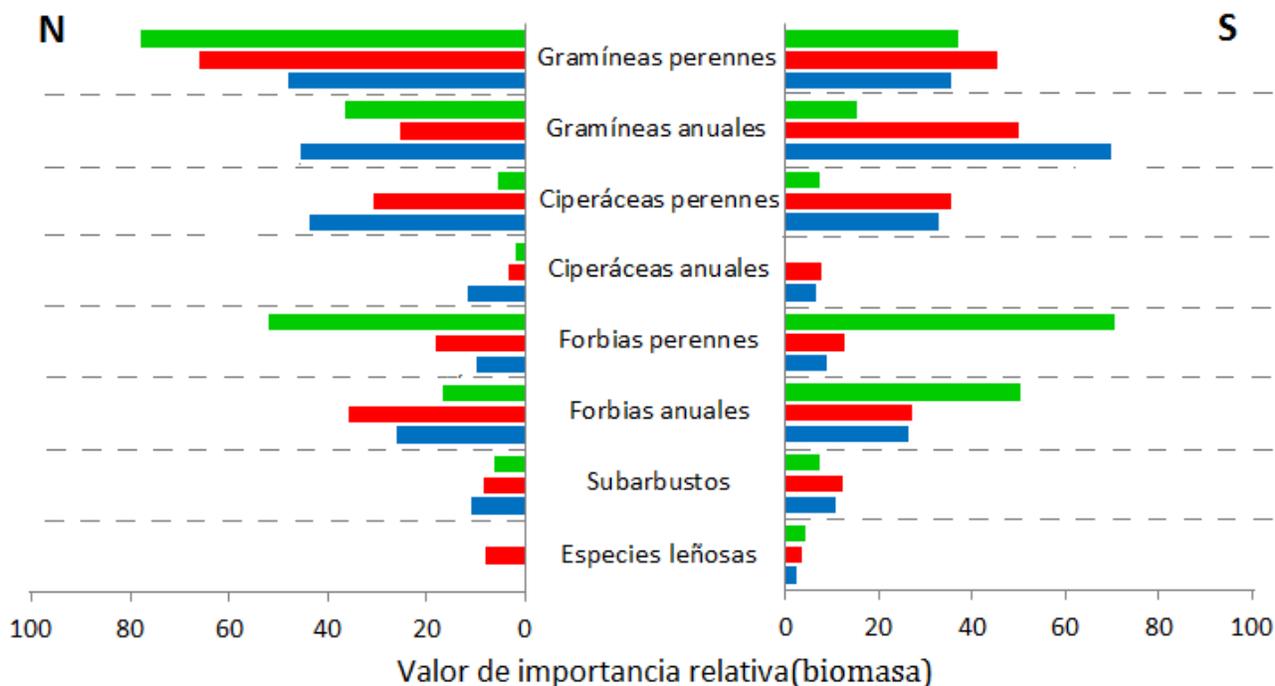


Figura 165. Valor de importancia relativa (VIR_B = biomasa rel. + frecuencia rel.) de los ocho tipos funcionales de plantas, por tratamiento y zona. A la izquierda se muestran los datos de la zona norte y a la derecha los de la zona sur. En azul se representa el tratamiento en presencia de ganado, en rojo la exclusión de cuatro meses y en verde la exclusión de 24 meses.

IV. DISCUSIÓN

IV.1 Patrones generales

A pesar del estado aparente de degradación que se observa en muchas zonas de la ERT, la comunidad estudiada fue muy diversa. Se identificaron 101 especies en los 90 m lineales que abarcaron las 18 líneas de Canfield, y en el área de 7.5 m² correspondiente a los 30 cuadros en los que se cosechó la vegetación. Aunque el área muestreada es relativamente pequeña, el número de especies encontradas en cada tratamiento fue similar al estimado y al sumar las especies halladas por ambos métodos de muestreo, el total ($S=101$) rebasó al número de especies estimado por la ecuación Michaelis-Menten. Es claro que la riqueza total en esta comunidad debe ser mayor a la encontrada, pues algunas especies tienen una distribución muy restringida y otras cuentan con ciclos de vida cortos, por lo que no se detectan fácilmente en un muestreo puntual.

Estudios en pastizales tropicales en México reportan valores de riqueza específica similares a la encontrada en este trabajo: 103 especies en 30 m² en pastizales de la Sierra de Huautla en el sur de Morelos (De la O-Toris, 2009); 106 en 600 m² en un pastizal abierto en Los Tuxtlas (Guevara *et al.*, 1992) y 135 especies en 165 m² en Nizanda y Chivela (López-Olmedo *et al.*, 2007). En cuanto a los índices de diversidad utilizados en cada estudio, es difícil hacer comparaciones debido a la disparidad de los criterios considerados para su cálculo.

Las familias con mayor número de especies, biomasa y cobertura en la ERT fueron Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae y Fabaceae, las cuales son dominantes en la mayoría de los pastizales a nivel mundial (Suttie, 2007; Gibson, 2009). Otros estudios realizados en la ERT coinciden en la importancia que tienen las familias Fabaceae y Asteraceae en la zona norponiente de Morelos (Piña-Covarrubias, 2005; Camacho Rico *et. al.*, 2006; García-Flores, 2008).

En un estudio previo no exhaustivo en esta zona, se reportaron 48 especies vegetales en el área de pastizal (García-Flores, 2008). En el presente trabajo se encontraron 11 de esas 48 especies y 11 más enlistadas en otros tipos de vegetación por García-Flores (2008). Además, se encontraron 67 especies no reportadas previamente en el pastizal de la ERT. Estas diferencias probablemente se deban a que en este estudio se puso especial énfasis en identificar a las especies de menor talla y en diferenciar a las gramíneas y las gramínoideas, mientras que el muestreo realizado por García-Flores (2008) se centró en las especies de tallas mayores en las zonas próximas a los remanentes de los bosques que originalmente cubrían el área.

La mayor parte de las especies identificadas en la zona son nativas de México o del continente americano (Apéndice 1). Sin embargo, resulta difícil definir si se trata de especies nativas de la zona o si fueron introducidas como consecuencia del manejo, ya que varias se presentan con frecuencia en caminos, cultivos y potreros (Vibrans, 2012). No obstante cabe resaltar que ninguna de las especies no nativas de México fue dominante por su cobertura, biomasa o VIR, aun cuando las gramíneas *Cynodon dactylon*, *Digitaria ternata* y *Melinis repens* destacan como invasoras exitosas en el continente americano (Holm *et al.*, 1977; Chacón y Gliessman, 1982; Vibrans, 2012).

Una alta proporción de las especies (29 %) fue registrada tan sólo una o dos veces en las 48 unidades de muestreo (cuadros y líneas), y su cobertura y/o biomasa fueron mínimas (ver Apéndices 1 y 2). Esto significa que la comunidad está conformada por un gran número de especies “raras”; lo cual ha sido reportado previamente y parece ser un patrón común en este tipo de comunidades (Eriksson *et al.*, 1995; Luoto *et al.*, 2003; Lyons *et al.*, 2005; Harker *et al.*, 2008).

Las especies dominantes fueron las gramíneas *Paspalum notatum* (perenne) y *P. convexum* (anual), ambas nativas y de metabolismo C₄. En general, las especies de este género se usan ampliamente como forraje, aunque su calidad se considera regular (Hirata *et al.*, 2002; Herrera-Arrieta y Pámanes-García, 2010; Vibrans, 2012). Las características que hacen atractivas a las especies de este género, tales como su crecimiento cespitoso, su productividad y su tolerancia a la sequía, probablemente expliquen su dominancia en diferentes comunidades, particularmente las destinadas al pastoreo. Por ejemplo, en un estudio realizado en pastizales del sur de Morelos, las especies dominantes fueron *Paspalum virgatum* y *P. convexum* (De la O-Toris, 2009), mientras que en la región de Los Tuxtlas, la dominancia correspondió *P. conjugatum* (Guevara *et al.*, 1992).

Otras especies forrajeras comunes en los pastizales inducidos en México, con notable importancia en este estudio, fueron *Aeschynomene americana*, subarbusto de climas tropicales, las gramíneas *Bouteloua radicata* y *Trachypogon spicatus* (dominante en las sabanas de Nizanda), así como la ciperácea *Scleria reticularis* (Herrera-Arrieta y Pámanes-García, 2010). A pesar de su reducido tamaño, las ciperáceas *Pycnus bipartitus* (anual) y *Rhynchospora carrillensis* (perenne) se ubicaron entre las especies con mayor contribución estructural en la ERT, al igual que algunas forbias perennes de mayor tamaño, como *Evolvulus alsinoides*, *Piqueria trinervia* y *Tagetes lucida*.

Los terrenos que ahora forman parte de la ERT se han utilizado para el pastoreo de ganado (vacuno y equino, principalmente) desde tiempos del virreinato (Alavéz-Vargas, 2010). El uso continuo y la falta de mecanismos colectivos de regulación de la carga de ganado han ocasionado

una degradación que se manifiesta sobre todo en la compactación y la pérdida del suelo y en el bajo reclutamiento de especies leñosas, como se observó en este trabajo (Bonfil *et al.*, 2009; Alavéz-Vargas, 2010). El impacto de la ganadería extensiva es tan generalizado en la zona y ha estado presente por tanto tiempo, que muchas veces pasa desapercibido, pues los habitantes del lugar terminan por integrarlo a su percepción de lo que consideran el paisaje “natural” (Fleischner, 1994).

Debido a la larga historia de manejo de estas tierras no hay sistemas de referencia que permitan evaluar la severidad del disturbio o determinar el origen del pastizal estudiado, es decir, establecer con claridad si es inducido o natural (Fleischner, 1994). La composición de especies es semejante a la de los pastizales inducidos que reemplazan a las selvas bajas en México (CONAFOR, 2009). En ellos es común la presencia de un gran número de especies arvenses y ruderales, así como una frecuencia baja de arbustos y árboles (6- 7.4 % de las especies en este caso), lo que refleja el fuerte impacto de las actividades humanas (incendios, pastoreo, tala y la consecuente erosión y pérdida del suelo). No obstante, en el pastizal de la ERT también están presentes algunas familias consideradas propias de las sabanas, tales como Campanulaceae, así como algunas que se comparten en ambos sistemas, como Amaryllidaceae, Asclepidaceae, Boraginaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae, Malvaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Oxalidaceae, Polygalaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae y Sterculiaceae (López-Olmedo *et al.*, 2007; García-Flores, 2008). La presencia de estos grupos no permite descartar la posibilidad de que en un pasado remoto existiera un pastizal natural de tipo sabana en la región, del cual provengan algunas de las especies que integran el pastizal actual (López-Olmedo *et al.*, 2007; Dahms *et al.*, 2010), pero no son éstas las especies dominantes actualmente.

Uno de los principales elementos leñosos encontrados en los muestreos fue *Acacia farnesiana*, especie común de los bosques tropicales en México (Pennington y Sarukhán, 1998), la cual ha sido considerada una invasora frecuente de potreros, ya que sus semillas son dispersadas por el ganado y germinan en sus excretas; además, su crecimiento rápido, su alta capacidad de regeneración y su tolerancia elevada a los suelos pobres, la sequía y los incendios le permiten colonizar activamente zonas perturbadas (Vázquez-Yañes *et al.*, 1999). Otra especie leñosa importante fue *Juniperus flaccida*, que se distribuye naturalmente en los parches remanentes de bosque de la ERT ubicados en el extremo norte, donde la altitud es mayor. Esta especie, poco común en pastizales, se presenta en bosques templados perturbados del país (Rzedowski, 2006; CONAFOR, 2007), lo que confirma

la ubicación de la ERT en una zona de transición entre bosques templados y estacionalmente secos.

IV.2 Grupos funcionales

Con el objeto de dilucidar los patrones generales de cambio en la comunidad desde una perspectiva funcional, se establecieron ocho grupos funcionales con base en los criterios de longevidad, forma de crecimiento y grupo taxonómico. Este enfoque permitió evaluar, en un análisis relativamente simple, la presencia de las especies menos abundantes. Los atributos elegidos como criterios de agrupación fueron fáciles de distinguir a través de las características anatómicas (tallos lignificados, ausencia o presencia de estructuras de perennación como bulbos o cormos) y no mostraron variación intraespecífica en los diferentes tratamientos.

Si bien las especies que conforman cada grupo no son completamente redundantes en sus funciones y respuestas ecológicas, al interior de cada grupo funcional tanto la forma de crecimiento como la longevidad potencial se pueden concebir como respuestas comunes ante el mismo tipo de presiones de selección, que se reflejan en la capacidad de colonizar el espacio, capturar la radiación solar y hacer un uso eficiente de los recursos (Marquard *et al.*, 2009; Collins *et al.*, 2012). Además, la longevidad y la forma de crecimiento determinan a su vez otros atributos, como las tasas de crecimiento y de acumulación de biomasa, y se relacionan también con el tipo de clima o régimen de disturbio del sitio en el que habitan (Lavorel *et al.*, 2007; Marquard *et al.*, 2009; Villalobos y Zalba, 2010; Collins *et al.*, 2012).

El estatus sucesional de las especies (*i.e.*, si eran de sucesión temprana o tardía) no fue útil como criterio de agrupación puesto que la mayoría de ellas se consideran como pioneras, fugitivas o invasoras. Aunque las especies de *Paspalum* fueron notablemente dominantes, en la literatura no se les ha asociado con el fenómeno de sucesión detenida o arrestada (*arrested succession, sensu* Niering y Goodwin, 1974), aunque por su capacidad para formar tapetes densas y su tolerancia al disturbio podrían llegar a serlo (Young y Peffer, 2010).

En otros estudios realizados sobre todo en pastizales naturales, se han empleado otros atributos para formar grupos funcionales, tales como el tipo de metabolismo fotosintético o el hábito de crecimiento (rastrero, postrado, erecto, decumbente). El primero se asocia con el clima y la eficiencia de uso de recursos, mientras que el segundo comúnmente se asocia con las estrategias de compensación frente a la herbivoría, así como con la explotación del espacio (Klink y Joly, 1989; Cabido *et al.*, 1997; Tilman, *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2003; Giraldo-Cañas, 2010; Collins *et al.*, 2012).

En este estudio no se pudieron usar esos criterios, puesto que únicamente una especie de gramínea es C_3 (*Oplismenus burmannii*). Asimismo, se observó que en algunos casos una morfoespecie podía presentar más de un hábito de crecimiento en etapas similares de desarrollo; por ejemplo *Dalea cliffortiana* y *Macroptilium gibossifolium* se observaron con hábitos postrado y decumbente, mientras que *Paspalum convexum* tuvo un porte decumbente o erecto en un mismo tratamiento.

En general, los ocho grupos funcionales estuvieron presentes tanto en las áreas con ganado como en las áreas donde éste fue excluido. La mayoría de las especies tienen ciclos de vida perenne (~58% del número total de especies – Fig. 14). La mayor riqueza de especies se concentró entre las forbias, tanto anuales como perennes; sin embargo, éstas no tuvieron los VIR más altos. Este fenómeno podría deberse a que no llegan a desarrollarse por completo debido a la fuerte presión de los pastos dominantes (López-Olmedo *et al.*, 2007); además es posible que sus tasas de crecimiento sean más lentas que las de las gramíneas con una mayor contribución estructural.

En vista de que los resultados obtenidos a nivel de especie están estrechamente relacionados con los resultados obtenidos para los grupos funcionales, en las siguientes secciones se discutirán en conjunto, abordando el efecto de cada factor experimental (i.e. tratamiento de pastoreo y zona) sobre las variables estructurales de la comunidad vegetal.

IV.3 Diferencias entre tratamientos de pastoreo

Los índices de diversidad, así como las medidas de cobertura y de biomasa de las parcelas sin exclusión (P), fueron similares a las de las parcelas 4M. Esto se debe al corto tiempo de exclusión de las últimas (Cuadros 3 y 4), pero incluso en este corto periodo se observó un incremento significativo de la riqueza específica en la zona norte (4MN; Fig. 6), lo que probablemente se debe a que las especies que se encontraban suprimidas o en estado latente en presencia del pastoreo se hicieron más evidentes al eliminarlo. Es por lo tanto poco probable que este resultado refleje un recambio auténtico de las especies de la comunidad, ya que los análisis de similitud mostraron una composición específica similar (~70 %) entre los tratamientos PN, PS, 4MN y 4MS (Cuadro 6). El que no se haya observado un incremento equivalente en la riqueza de la zona sur (4MS) podría deberse a características particulares de los sitios que no se documentaron, tales como la profundidad y el tipo de suelo o la frecuencia de incendios, que pudieron favorecer a las especies de distribución limitada en el extremo norte. De hecho, nueve de las 21 especies que se encontraron en el tratamiento 4MN pero no en PN, aparecieron tan sólo en uno o dos tratamientos.

Como era de esperarse, el efecto de la exclusión del ganado fue mucho más patente en el tratamiento 24M, que mostró los valores más bajos de riqueza, diversidad y equitatividad (Cuadros 3 y 4, Fig. 6). En otros experimentos de exclusión de ganado en pastizales inducidos y naturales se han encontrado resultados semejantes. Al eliminar la presión del pastoreo, algunas especies crecen rápidamente y alcanzan tallas mayores, excluyendo a aquéllas que son menos competitivas o poco tolerantes a la sombra (Huston, 1979; Wilson y Tilman, 1993; Collins *et al.*, 1998; Foster y Gross, 1998).

La biomasa y la altura de la vegetación tendieron aumentar conforme se incrementó el tiempo de exclusión y, en principio, se esperaría que esto se reflejara también en un incremento en la cobertura. Sin embargo, hubo diferencias significativas en la cobertura entre tratamientos debido a la gran variación hacia el interior de cada tratamiento (Cuadro 5). Estos resultados se comprenden mejor si se considera que el aumento en el tiempo de exclusión representó un aumento significativo en la acumulación de materia seca (hojarasca), cuya presencia, aunada a una vegetación más alta, puede representar un obstáculo para el establecimiento y posterior crecimiento de muchas especies, que resultan sombreadas y bloqueadas físicamente por la hojarasca acumulada. Esto podría explicar que la cobertura no registrara un incremento, a pesar del aumento en la biomasa y en la altura promedio del estrato herbáceo.

En estudios en pastizales de zonas subhúmedas se ha documentado que en ausencia de ganado la vegetación alcanza una gran altura en poco tiempo. Este fenómeno, aunado a los periodos de sequía característicos de las zonas subhúmedas y la presencia de especies de lenta descomposición, ocasionan una importante acumulación de biomasa y el engrosamiento del mantillo (Foster y Gross, 1998; Jutila y Grace, 2002). Como resultado, la intensidad lumínica se reduce cerca del suelo, lo que puede provocar la disminución de la riqueza y la diversidad, como se observó en este estudio, o bien el reemplazo de ciertas especies y tipos funcionales por otros más tolerantes a la sombra (Foster y Gross, 1998, Jutila y Grace, 2002, Hayes y Holl, 2003; Fynn *et al.*, 2004; Altesor *et al.*, 2005).

En general, se observó que conforme aumentó el tiempo de exclusión, el número y la importancia relativa de las especies de menor tamaño disminuyeron. De las cinco especies que fueron exclusivas de los tratamientos PN y PS, cuatro presentaron una altura máxima de ~20 cm (*Delilia biflora*, *Pectis linearis*, *Sida spinosa* y *Aeschynomene* sp.). El mismo efecto se observó en la importancia relativa de los grupos de ciperáceas anuales y perennes, conformados en su mayoría

por especies con una altura <50 cm (Figs. 15 y 16). Por ejemplo, las ciperáceas *Rhynchospora carrillensis* y *Pycreus bipartitus*, que en el tratamiento P tuvieron un VIR alto, estuvieron ausentes en el tratamiento de 24M (Figs. 12 y 13). Por el contrario, varias especies con una altura máxima reportada de 70 - 120 cm incrementaron su importancia con el tiempo de exclusión. Entre ellas destacan *Paspalum notatum*, *Trachypogon spicatus*, *Bidens odorata*, *Piqueria trinervia*, *Tagetes lucida* y *T. lunulata*. Es interesante notar que algunas de estas y otras especies de talla grande se encontraron en el tratamiento P como individuos adultos con estructuras reproductivas pero con tallas muy reducidas, lo cual muestra su gran plasticidad frente a la presión de herbivoría (e.g. *Aeschynomene americana*, *Evolvulus alsinoides*, *Paspalum notatum*, *P. convexum*, *Bidens odorata*, *Tagetes lucida*, *Piqueria trinervia*, *Sida rhombifolia*). Este fenómeno también ha sido reportado en las sabanas de Nizanda (López-Olmedo *et al.*, 2007)

Si bien la presencia de especies de mayor talla fue un atributo del tratamiento 24M, no se observó un incremento notable en la presencia, la cobertura y la biomasa de árboles, arbustos o subarbustos. La escasa y dispersa distribución de los elementos leñosos hizo poco probable su presencia en las unidades de muestreo, por lo que es probable que para detectar cambios significativos en estos elementos se tenga que realizar el estudio de la vegetación a otra escala. Los elementos leñosos identificados no correspondieron a nuevos individuos, sino a rebrotes de plantas establecidas previamente.

Además de especies de mayor talla en los tratamientos 24M, también se observó una diversificación de los hábitos de crecimiento, ya que nueve de las 14 especies exclusivas de este tratamiento no mostraron un hábito erecto, sino un crecimiento postrado, decumbente o trepador (*Dalea humilis*, *Desmodium scorpiurus*, *Solanum rostratum*, *Physalis pubescens*, *Cucurbita ficifolia*, *Evolvulus sericeus*, *Cologania* sp., Polypodiaceae 1, Fabaceae 3), lo que les permite crecer sobre o entre las forbias más altas y los tapetes de gramíneas.

Las diferencias en la composición florística entre los distintos tratamientos se hicieron evidentes con el análisis de similitud de Sørensen (Cuadro 6). Como se esperaba, se obtuvo la menor similitud entre los tratamientos P y 24M, tanto en la zona N como en la S y, en general, con ambos métodos de muestreo, lo que se explica en parte, por la presencia de especies exclusivas de cada tratamiento, como ya se hizo notar (Apéndice 1). Los tratamientos 4M fueron siempre muy similares a los P, debido al corto tiempo de exclusión, como se mencionó antes.

El reemplazo de especies de talla pequeña por otras de mayor talla registrado a lo largo del gradiente de exclusión, así como los cambios en la biomasa, la diversidad y la composición específica de las comunidades, se ajustan a los patrones generales descritos en la literatura (Pucheta *et al.*, 1998; Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Luoto *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2005; De la O-Toris, 2009). Sin embargo, es importante hacer notar que, en el contexto de un proceso sucesional a largo plazo, la respuesta inicial a la exclusión del ganado muchas veces es transitoria y no muestra todavía con claridad los cambios en los atributos de la comunidad que pueden registrarse en un periodo mucho más prolongado (Wilson y Tilman, 1993). Aun así, es notable que un periodo tan corto (dos años) hayamos podido registrar algunos patrones generales que se han reportado en estudios de plazo más largo en otro tipo de pastizales.

IV.4 Diferencias entre las zonas norte y sur

En general no se detectaron diferencias significativas entre las zonas norte y sur en cuanto a la riqueza, la diversidad y la cobertura, pero sí hubo diferencias significativas entre zonas en variables como la biomasa y la altura, particularmente en el tratamiento 24M. También se observaron contrastes importantes entre las dos zonas en cuanto a la composición específica y en la importancia relativa de las diferentes especies y tipos funcionales, lo cual puede explicarse por las condiciones ambientales de cada zona.

La biomasa en pie y la altura promedio de la vegetación alcanzaron valores mayores en la zona sur (principalmente en el tratamiento 24M), la cual presenta un clima relativamente más cálido que la zona norte, la cual es relativamente más fresca y húmeda por ubicarse a mayor altitud (García-Flores, 2008).

En diversos estudios se ha observado que en pastizales de zonas templadas las especies perennes son más frecuentes que las anuales, mientras que en áreas más cálidas y secas ocurre lo contrario (Garnier, 1992; Young *et al.*, 2007; Albani y Coupland, 2010). En nuestro estudio se observó, a una escala mucho menor, que en la zona norte hubo una mayor importancia relativa de las gramíneas perennes, representadas por *Paspalum notatum* y *Trachypogon spicatus* como especies dominantes. Éstas tienen un hábito de erecto a postrado, con alturas entre 20 y 120 cm y un crecimiento cespitoso; forman tapetes compactos por su propagación a través de rizomas cortos y superficiales, lo que dificulta el establecimiento de especies de menor tamaño (Skerman y Rivero 1990; Young *et al.*, 2007).

Otras especies cuyo VIR fue alto en la zona norte fueron las forbias perennes *Macroptilium gibbosifolium* y *Psacalium cirsiifolium*, así como *Juniperus flaccida*. Todas estas son plantas que, por su forma de crecimiento, pueden sobrevivir en tapetes cerrados de gramíneas perennes (Rzedowski y Rzedowski, 2005; Vibrans, 2012).

Los grupos funcionales que alcanzaron altos VIR en la zona sur fueron las gramíneas anuales y las forbias (tanto anuales como perennes.) Entre las gramíneas anuales, la más sobresaliente fue *Paspalum convexum*, que es de talla menor (20 - 40 cm) que *P. notatum* y que tiene un crecimiento menos profuso (Rzedowski y Rzedowski, 2005). En otros gradientes altitudinales también se ha observado que *P. convexum* se desarrolla mejor en zonas más bajas en comparación con *P. notatum*, como se observó aquí (Giraldo-Cañas, 2010). Por otro lado, en la zona sur también sobresalieron *Bidens odorata*, *Tagetes micrantha*, *T. lunulata*, *T. lucida*, *Piqueria trinervia*, *Aeschynomene americana* y *Evolvulus alsinoides*, las tres primeras anuales y las tres últimas perennes. La dominancia relativamente menor de *P. notatum* en el sur probablemente favoreció la presencia de un mayor número de especies de forbias.

Vale la pena observar que, además del efecto de los factores Zona y Tratamiento por separado, en algunas variables se notó una interacción entre ellos. Fue evidente, por ejemplo, que al aumentar el tiempo de exclusión disminuyó la similitud en la composición específica entre las dos zonas. En el tratamiento P, esta variable tuvo un valor superior a 68 %; en el de 4M los valores disminuyeron ligeramente, y en 24M se registraron los valores de similitud más bajos entre las dos zonas (LC = 56 % y CB = 45 %) (Cuadro 7). Estos datos sugieren que, una vez que la presión del ganado se suspendió, se hizo más evidente el efecto de las diferencias climáticas entre zonas.

IV.5 Comparación entre los dos métodos de muestreo utilizados

Una de las dificultades para estudiar a los pastizales es la limitación en la posibilidad de muestrear adecuadamente a la comunidad, pues la diferenciación y la determinación taxonómica de las especies requieren de un trabajo minucioso que se dificulta por la similitud del follaje, principalmente entre las especies de las familias Poaceae y Cyperaceae (Gibson, 2009). Entre los tipos de muestreo más comunes en el estudio de pastizales se encuentran el método de la línea de Canfield (Aguado-Santacruz *et al.*, 2002; Altesor *et al.*, 2006; Isbell y Wilsey, 2011) y el de cosecha de biomasa (Garnier *et al.*, 2004; Villalobos y Zalba, 2010; Isbell y Wilsey, 2011; Redjadj *et al.*, 2012). Así, uno de los objetivos secundarios de este trabajo fue el de evaluar y comparar la

información provista por estos dos métodos para caracterizar a la comunidad de la ERT, y discutir sobre la pertinencia de aplicarlos en diferentes situaciones.

El método de la línea de Canfield (también llamada línea de intercepción) consiste en la medición de la cobertura de todas las especies interceptadas por un plano vertical imaginario (Canfield, 1941). Debido a la diversidad de formas de crecimiento presentes en la ERT, se consideraron de manera simultánea el estrato basal (> 5 cm), las copas de los elementos leñosos y un estrato intermedio. Para realizar estas mediciones fue necesario llevar a cabo un entrenamiento previo para identificar correctamente a las especies, aun cuando no estuvieran presentes sus estructuras reproductivas.

El muestreo en campo por el método de la línea de Canfield requirió de más tiempo que el muestreo por cosechas, pero no fue necesario continuarlo en el laboratorio, salvo por la identificación de algunas especies porque no fue posible identificarlas en el campo. La ventaja principal de utilizar este método fue, entonces, lo expedito del mismo (pues involucra un menor esfuerzo), además del hecho de que la vegetación se mantiene en el sitio para futuras mediciones, por lo que se pueden monitorear los cambios a través del tiempo (Aguado-Santacruz *et al.*, 2002). Su principal desventaja fue la posibilidad de confundir a algunas especies o de pasar por alto la presencia de las menos conspicuas.

El método de cosecha de biomasa implica, además del corte de la vegetación al ras, la separación, secado y pesado posterior de las muestras. Su principal ventaja es la precisión, ya que las muestras pueden ser separadas con todo detalle en el laboratorio e identificadas. Además, permite medir la biomasa en pie y, si se hace de forma repetida, la productividad del sistema. Sin embargo, este tipo de muestreo requiere de muchas horas de trabajo en el laboratorio, no sólo para separar el material, sino también para el tratamiento de las muestras, incluyendo su secado. Sus principales desventajas son, entonces, el gran esfuerzo que involucra, así como el hecho de que es un método destructivo que no permite medir exactamente la misma muestra a lo largo del tiempo. Otro inconveniente es que los ejemplares más pequeños pueden dañarse durante la recolección o el traslado, lo que dificulta su identificación posterior (Redjadj *et al.*, 2012).

Es importante notar que, debido a las características de cada método, no es posible determinar la equivalencia del esfuerzo de muestreo entre ellos. En primer lugar cada método usa unidades de medición diferentes (metros lineales vs. centímetros cuadrados), su disposición espacial en los sitios de muestreo tampoco es exactamente equivalente (Fig. 3); y mientras que el método de la

línea de Canfield consideró la cobertura de las especies en un plano vertical, independientemente del punto en el que los individuos se encontraban enraizados, el método de cosecha de biomasa sólo consideró a los individuos enraizados dentro del área establecida.

Considerando las diferencias entre ambos métodos, es interesante que se hayan encontrado patrones similares en los resultados, particularmente en cuanto a los índices de diversidad y dominancia (S , H' , $1-D$, I_{BP}). Sin embargo, los efectos del tiempo de exclusión fueron más evidentes (*i. e.* estadísticamente significativos) con la cosecha de biomasa. Sin embargo, la línea de Canfield permitió detectar una mayor riqueza y una mayor diversidad en las muestras (Cuadros 3 y 4, Fig. 6); además la cobertura alcanzó un índice de correlación más alto con la presencia de las especies que la biomasa.

La identidad de las especies encontradas con cada método de muestreo no fue exactamente la misma: únicamente 66 de las 101 especies se detectaron con ambos métodos. Estas diferencias pueden atribuirse al alto porcentaje de especies raras en la comunidad (Apéndice 2). Al evaluar la importancia relativa de los diferentes grupos funcionales, en términos de cobertura y biomasa, se detectaron en general resultados similares a través de ambos métodos (Figs. 12 y 13). Esta similitud, sin embargo, no fue tan evidente en el análisis por especie. La complementariedad de ambos tipos de muestreo permitió reconocer la importancia de las especies ligeras (en términos de su biomasa), como *Bulbostylis capillaris*, que fue una de las más importantes por su cobertura, así como de las especies de tallo relativamente delgado, erecto y poco ramificado, como *Piqueria trinervia*, que destacaron por su biomasa con el método de cosecha.

Se concluye, entonces, que ambos métodos son complementarios y que, si se utilizan simultáneamente, pueden ofrecer un panorama más completo de los atributos de la comunidad. Sin embargo, si hay limitaciones de tiempo y se debe elegir sólo uno de los dos métodos, la elección de cuál utilizar dependería de los objetivos del trabajo, de qué tanto conocimiento previo se tiene de las especies de la zona y de la disponibilidad de recursos.

La línea de Canfield podría ser más adecuada en zonas sujetas a restauración ecológica, puesto que no es destructivo y la vegetación se mantiene para futuras mediciones, además de que no interfiere drásticamente con el proceso que se busca evaluar. En caso de que se deseara repetir este tipo de muestreo en la ERT, sería deseable incrementar el esfuerzo de muestreo utilizando un mayor número de unidades muestrales, con lo cual se podrían tener resultados que reflejen de

manera más clara el patrón real. Para disminuir la autocorrelación entre los tramos se podrían usar, en futuros estudios, líneas más cortas, más separadas y en mayor número, dispuestas al azar.

Por su parte, la cosecha de biomasa es un método muy efectivo si se busca cuantificar la acumulación de biomasa o la productividad del sistema. Es también un método preciso para identificar con detalle a las especies, o para distinguir a aquéllas que a primera vista podrían confundirse entre sí.

Es importante comentar que cada uno de estos métodos puede arrojar resultados diferentes dependiendo también de la escala que se use (*i.e.* la longitud de las líneas de Canfield o el área de los cuadros de cosecha de biomasa) y de la disposición espacial de las unidades de muestreo. Para muestrear en detalle a una comunidad, es importante incluir en el muestreo a la mayor proporción posible de la heterogeneidad espacial presente en el área, y esto se logrará por diferentes vías en cada tipo de muestreo.

IV.6 Implicaciones para la restauración y la conservación

Uno de los propósitos de este estudio fue aportar información relevante para el manejo del pastizal de la ERT en el contexto de su restauración ecológica, debido al estado de deterioro que se ha reportado en este sistema por su larga historia de pastoreo (García-Flores, 2008; Bonfil *et al.*, 2009) y la falta de regulación del mismo. De esta manera, cabría la pregunta de si la eliminación del ganado sería suficiente para permitir la regeneración natural de la comunidad, o si sería necesario utilizar métodos de restauración activos para recuperarla. Tras dos años de exclusión del ganado, sí se observó cierto nivel de recuperación, pues se notaron algunas tendencias y algunos cambios estructurales importantes, como el reemplazo de algunas especies y tipos funcionales, la disminución de la riqueza, la diversidad y la cobertura, así como un aumento notable de la altura de la vegetación y de la cantidad de biomasa, los cuales se han reportado en otros trabajos de exclusión del ganado (Pucheta *et al.*, 1998; Curtin, 2002; Fynn *et al.*, 2004; Altesor *et al.*, 2005; De la O-Toris, 2009).

Si bien en la parcela con el mayor tiempo de exclusión se presentó un claro reemplazo de las especies de tallas pequeñas por especies más grandes, no se observó el reclutamiento de individuos arbustivos o arbóreos, sino sólo subarbustivos. El incremento observado en el valor de importancia de los elementos leñosos se debió a que los individuos ya presentes (aunque muy dispersos) crecieron en ausencia de la presión del ganado. Este resultado, aunado a la creciente y

marcada dominancia de una especie de gramínea, sugiere que el pastizal de la ERT no tiene una capacidad muy alta de regenerarse exitosamente por sí solo, una vez que se suspende el disturbio. La falta de zonas cercanas que sirvan como fuente de propágulos y la dificultad de las plántulas de establecer su raíz a través del denso tapete formado por las gramíneas probablemente dificultan el reclutamiento de nuevos individuos. Esto explicaría que la sucesión esté siguiendo un ritmo lento, o esté tomando una dirección alternativa que no necesariamente llevará al restablecimiento de la vegetación original, cualquiera que ésta haya sido (Brown y Lugo, 1994; Cheung *et al.*, 2010).

Aunque sí se observó cierto grado de recuperación en los sitios excluidos, se propone que es necesario usar métodos de restauración más activos que permitan el desarrollo de una comunidad vegetal como la que podría esperarse en esa zona, según su afinidad climática y edáfica natural. Por supuesto, sería necesario definir los objetivos de los posibles planes de restauración ecológica en torno a los intereses de la población y en relación con los problemas ecológicos expuestos. En vista del estado en que se encuentran las tierras de la ERT, la restauración debe ir encaminada, en primer lugar, a detener los procesos de degradación, principalmente la erosión; y posteriormente, a reestablecer la funcionalidad del ecosistema y proponer alternativas adecuadas de manejo que permitan la recuperación y el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos.

Como se mencionó, uno de los principales problemas en la ERT es la pérdida de suelo, que es somero y propenso a la erosión. En algunas zonas de mayor accesibilidad para el ganado (no incluidas en este estudio), el suelo se ha visto afectado a tal grado que se han perdido los horizontes más superficiales. El área de pastizales que comprende la ERT se ubica en diferentes unidades de relieve, entre las que predomina una ladera a la orilla del barranco y en menor medida el hombro de dicha ladera, el cual limita con planicies desprovistas de vegetación natural dedicadas a la agricultura o la ganadería. Esta situación la hace más susceptible a los disturbios asociados con actividades como la obtención de leña y el pastoreo (García-Flores, 2008). En vista de que detener o disminuir los procesos erosivos es prioritario, el mantenimiento de la cobertura vegetal es imprescindible.

En las parcelas estudiadas se observó un comportamiento muy variable de la cobertura vegetal entre los tratamientos de exclusión y entre zonas, pero siempre se mantuvo la presencia de cierta cobertura vegetal. Al aumentar el tiempo de exclusión hubo una menor representación de especies de tallas pequeñas, y una mayor presencia de especies de tallas mayores que

probablemente cuenten con sistemas radiculares más complejos y profundos, que podrían favorecer la retención del suelo. Asimismo, es probable que la acumulación de biomasa y el incremento en la altura de la vegetación puedan contribuir a disminuir la erosión de origen pluvial.

Con respecto al problema de la erosión del suelo, García-Flores (2008) recomienda que se mantengan y promuevan los cultivos de cobertura, es decir, aquellos de especies que por su tipo de crecimiento eviten que el suelo quede descubierto, como *Paspalum notatum*. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que las características de esta especie (metabolismo C₄, ciclo de vida perenne y propagación clonal) pueden representar una barrera para el avance de la sucesión, pues lo hacen poco susceptible de ser eliminado por herbívoros o por incendios, por lo que puede dominar en un intervalo relativamente corto, como se observó en el tratamiento 24M, e impedir el establecimiento de otras especies. La presencia de especies con estas características es un impedimento para la regeneración natural y la restauración ecológica, por lo que para favorecerlas sería necesario limitar el crecimiento de las especies que puedan tener estas características de alta dominancia (Royo y Carson, 2006; Young y Peffer, 2010).

La acumulación de material combustible, que es muy alta en los sitios donde domina este tipo de pastos perennes, es otro gran obstáculo para el restablecimiento de la funcionalidad ecológica de la comunidad estudiada. Los pastizales dominados por gramíneas de metabolismo C₄ pueden ser muy productivos durante la temporada de lluvias, pero también se secan rápidamente cuando no llueve (Bond y Parr, 2010). Este fenómeno, aunado a la producción de tejidos de descomposición lenta, propios de las gramíneas tropicales, da lugar a una importante acumulación de materia seca, como se observó en el tratamiento 24M, lo cual favorece los incendios e incrementa su intensidad (Bond *et al.*, 2008).

Si bien los incendios son comunes en este tipo de pastizales (Mouillot y Field, 2005; Bond *et al.*, 2008), en la zona de estudio es muy común llevar a cabo quemas poco antes del inicio de la temporada de lluvias para favorecer el renuevo de las gramíneas (Collins y Smith, 2006; Bonfil *et al.*, 2009). En el caso de la ERT, la incidencia de incendios en las zonas en las que se ha acumulado una gran cantidad de combustible debido a la exclusión del ganado representan la principal barrera para la restauración, pues impiden el establecimiento de especies arbóreas que no resisten el fuego en su estado juvenil (Tobón-Niedfeldt, 2005; Ulloa-Nieto, 2006; Barrales-Alcalá, 2013). Con el fin de prevenir los incendios periódicos, deberán tomarse medidas como la eliminación del pasto mediante siega, pastoreo y quemas controladas.

Como se mencionó antes, otro de los cambios significativos que observamos en este trabajo asociado con la exclusión de ganado fue la disminución de la riqueza y la diversidad de especies. Esto debe tomarse en cuenta en las estrategias de manejo, ya que es común que al cesar el pastoreo disminuya la riqueza de forbias, en especial por la desaparición de las especies más raras (Briggs y Knapp, 2001; Luoto *et al.*, 2003; Marquard *et al.*, 2009).

Aunque la riqueza de los diferentes grupos funcionales que se identificaron varió mínimamente entre tratamientos de pastoreo, sí se observaron cambios notables en la importancia relativa de cada uno. Debido a que la función de las diferentes especies al interior cada grupo funcional no necesariamente es redundante, la pérdida de una o varias especies podría afectar el funcionamiento de la comunidad, como han mostrado otros estudios (Lyons *et al.*, 2005; Marquard *et al.*, 2009). Por ello, se propone que en la restauración se favorezca el establecimiento de especies con diferentes hábitos y formas de crecimiento que permitan integrar diversas estrategias y funciones. En este sentido, sería conveniente evaluar el crecimiento, la capacidad competitiva y la diversidad asociada a algunos de los arbustos y subarbustos presentes en la zona, como *Aeschynomene americana*, *Mimosa albida* y *Sida rhombifolia*, que tienen el potencial de crecer lo suficiente tanto en altura como en cobertura para competir con los pastos dominantes, y de las forbias *Piqueria trinervia*, *Tagetes lucida* y *Evolvulus alsinoides*, cuya importancia aumentó en los tratamientos 24M. Esto sugiere que tienen buena capacidad de competir con los pastos y contribuir al mantenimiento de la riqueza y la diversidad.

Asimismo es importante continuar con la reintroducción de especies leñosas, dando importancia a las especies que son de valor para la población de Cuentepec (Alavéz-Vargas, 2010), así como estudiar la viabilidad de las semillas de los árboles de la estación y en sus alrededores, así como proteger a los árboles aislados que permanecen. Éstos representan fuentes de semillas y sitios de percha para las aves, las cuales pueden contribuir a incrementar y enriquecer la disponibilidad semillas y el reclutamiento de plántulas (Guevara *et al.*, 1992; Walker y del Moral, 2008; García-Orth y Martínez-Ramos, 2009; Cheung *et al.*, 2010).

Dada la historia del terreno y los intereses económicos de los pobladores de la zona, es probable que la presencia del ganado se mantenga e incluso se reintroduzca a las áreas que actualmente están excluidas, por lo que es indispensable que las futuras acciones de restauración contemplen la elaboración de un plan de manejo y regulación de la carga de ganado que permita disminuir su impacto en el sistema (Curtin, 2002).

Las actividades de restauración deberán planearse teniendo presente este objetivo, pues en trabajos anteriores se ha planteado ofrecer alternativas a los ganaderos para que sus animales dejen de pastar en el área de la ERT (García-Flores, 2008), y aunque este escenario sería ideal, resulta poco práctico en términos de los intereses de los pobladores, así como del manejo de incendios. Existen estudios que demuestran que, si se maneja el ganado de forma adecuada, puede lograrse el establecimiento y mantenimiento de un sistema silvopastoril que sea redituable para la comunidad, sea diverso y evite la erosión del suelo (Slocum *et al.*, 2004; Murgueitio *et al.*, 2010).

Antes de llevar a cabo la reintroducción de ganado, sería necesario definir la magnitud de la carga de ganado y la ubicación de los lugares que se permitiría su acceso. Asimismo, debe evaluarse la factibilidad de emplear métodos como la rotación de las zonas de pastoreo, la limitación de la carga de ganado por unidad de área, el reconocimiento de las zonas con pendiente más pronunciada o con evidencias de erosión de acuerdo con el análisis realizado por García-Flores (2008) y la exclusión del ganado de dichas áreas. Además será importante considerar que la producción de forraje que satisfaga las necesidades del ganado dependerá del favorecer la presencia de las especies palatables del pastizal, particularmente gramíneas y leguminosas, preferentemente las que son nativas de la zona.

Otra alternativa es que la superficie restaurada otorgue otros beneficios concretos (p.ej. leña, madera, hongos o plantas de valor), cuya presencia podría animar a los pobladores a mantener a los animales domésticos alejados (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2002, De la O-Toris *et al.*, 2012).

Para todos estos fines sería necesario realizar un trabajo profundo y detallado con los pobladores de la localidad, de manera que se evaluara si pueden hacer suyo el interés por recuperar sus ecosistemas y evitar que se sigan deteriorando. En vista de que la implementación de ésta y otras medidas mencionadas requiere de la participación de los pobladores, deberán calcularse costos, sondear las posibilidades de financiamiento y la voluntad política (Primack y Massardo, 2001), así como la posibilidad de incrementar el capital social de la comunidad, que hasta la fecha no cuenta con instituciones internas sólidas. Por último es importante que se evalúen los efectos de las acciones de restauración puestas en práctica, de manera que puedan realizarse las adaptaciones necesarias al plan de manejo (Walker *et al.*, 2007).

V. CONCLUSIONES

- Tanto la biomasa como la altura de la vegetación fueron mayores en los tratamientos 24M en comparación con los otros dos tratamientos. Sin embargo las diferencias fueron evidentes y significativas sólo en la zona sur.
- De acuerdo con lo esperado, la riqueza, la diversidad y la equitatividad fueron menores en las exclusiones de 24 meses en relación con los otros tratamientos.
- Especies de talla pequeña, como la mayoría de las ciperáceas, *Sporobolus trichodes* y *Tagetes micrantha*, tuvieron una menor contribución estructural en las exclusiones de 24 meses en relación con lo observado en el tratamiento en presencia de ganado.
- La gramínea perenne *Paspalum notatum* fue la especie que tuvo el mayor VIR en las exclusiones de 24 meses. Las especies leñosas y otras gramíneas no siempre presentaron su VIR más alto en el tratamiento de 24M.
- En general, las especies perennes tuvieron una mayor contribución estructural en las exclusiones de 24 meses que en los demás tratamientos.
- Las diferencias en composición específica entre las zonas norte y sur se acentuaron con el incremento en el tiempo de exclusión.
- Algunas características, como la composición específica y la importancia relativa de los diferentes tipos funcionales, mostraron diferencias entre la zona norte y la zona sur.
- Los dos métodos de muestreo empleados (la línea de Canfield y la cosecha de biomasa) arrojaron resultados y patrones similares. Sin embargo, la cosecha de biomasa permitió obtener resultados estadísticamente más claros que el método de la línea de Canfield.
- La notable acumulación de biomasa en ausencia de pastoreo, particularmente de la especie dominante *Paspalum notatum*, podría incrementar el riesgo y la intensidad de los incendios.
- La alta dominancia de *Paspalum notatum* probablemente cause el desplazamiento de otras especies, dando lugar a una comunidad relativamente homogénea. Esto podría representar una barrera tanto para el proceso sucesional como para la restauración ecológica.
- Los resultados de este trabajo no permiten determinar con certeza cuál es el origen del pastizal de la ERT, pero la mayoría de las evidencias sugieren que se trata de un pastizal inducido, ya que los pastos dominantes (*Paspalum notatum* y *P. convexum*) se usan ampliamente como forraje, un gran porcentaje de las especies presentes se consideran invasoras, ruderales o asociadas a la sucesión secundaria, se encontraron pocas especies representativas de pastizales

naturales y no se detectó un patrón de estratificación evidente, como el reportado en las sabanas naturales.

BIBLIOGRAFÍA

- Abugov, R. 1982. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology*, 63: 289 - 293.
- Aguado-Santacruz, G. A., E. García-Moya, J. A. Creque, S. Meyer y J. L. Flores-Flores. 2002. Environmental factors and community dynamics at the southernmost part of the North American Graminetum. *Plant Ecology*, 158: 49 - 63.
- Alavéz-Vargas, M. 2010. El paisaje histórico como referencia para la restauración ecológica de Cuentepec, una comunidad nahua de Morelos. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Albani, M. C. y G. Coupland. 2010. Comparative analysis of flowering in annual and perennial plants. Pp. 323 - 348, en: P. Wassarman (ed.). *Current topics in developmental biology*. Elsevier, Colonia.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama y C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83 - 91.
- Altesor, A., G. Piñeiro, F. Lezama, R. B. Jackson, M. Sarasola y J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323 - 332.
- Anderson, R. C. 1991. Illinois prairies: a historical perspective. Pp. 384 - 391, en: L. M Page y M. R Jeffords (eds.). *Our living heritage: the biological resources of Illinois*. Illinois Natural History Survey Bulletin.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105 - 121.
- Arnold, J. F. 1955. Plant life-form classification and its use in evaluating range conditions and trend. *Journal of Range Management*, 8: 176 - 181.
- Ayala-García, J. F. 2008. Desempeño de plantas de tres especies arbóreas en tres unidades de ladera de la Estación de Restauración Barranca del Río Tembembe, Morelos, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Barbour, B. J., J. H. Burk, W. D. Pitts, F. S. Gilliam y M. W. Schwartz. 1999. *Terrestrial plant ecology*. Addison-Wesley Longman, Nueva York.
- Barnes, R. F. y C. J. Nelson. 2003. Forages and grasslands in a changing world. Pp. 3 - 24, en: R. F Barnes, C. J Nelson, M. Collins y K. J More (eds.). *Forages: an introduction to grassland agriculture*. Iowa State University Press, Ames.
- Barrales-Alcalá, B. 2009. Establecimiento inicial de *Bursera copallifera* en tres sitios con diferente grado de perturbación. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Barrales-Alcalá, B. 2013. Evaluación de la utilidad de *Jatropha curcas* para la restauración ecológica de sitios perturbados en Morelos. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Beard, J. S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs*, 23: 149 - 215.
- Beetle, A. A., E. Manrique Forceck, V. Jaramillo Luque, P. Guerrero Sánchez, J. A. Miranda Sánchez, I. Nuñez Tancredi y A. Chimal Hernández. 1987. *Las Gramíneas de México*. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero - Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D. F.
- Beetle, A. A., E. Manrique Forceck, J. A. Miranda Sánchez, V. Jaramillo Luque, A. Chimal Hernández y A. M. Rodríguez Rodríguez. 1991. *Las gramíneas de México*. Comisión Técnico Consultiva de Coeficientes de Agostadero - Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D. F.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bond, W. J. y C. L. Parr. 2010. Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143: 2395 - 2404.
- Bond, W. J., J. A. Silander, J. Ranaivonasy y J. Ratsirarson. 2008. The antiquity of Madagascar's grasslands and the rise of C₄ grassy biomes. *Journal of Biogeography*, 35: 1743 - 1758.
- Bonfil, C., W. Tobón-Niedfeldt, J. Ulloa-Nieto, J. García-Flores y R. García-Barríos. 2009. La restauración ecológica de bosques tropicales secos: el caso de la Barranca del Río Tembembe, Morelos (México). *Boletín Divulgativo de la Red Iberoamericana y del Caribe de Restauración Ecológica*, 3: 2 - 6.
- Bravo-Peña, L. C., O. S. Doode-Matsumoto, A. E. Castellanos-Villegas y I. Espejel-Carbajal. 2010. Políticas rurales y pérdida de cobertura vegetal. Elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de praderas ganaderas en el noroeste de México. *Región y Sociedad*, 22: 3 - 36.
- Briggs, J. M. y A. K. Knapp. 2001. Determinants of C₃ forb growth and production in a C₄ dominated grassland. *Plant Ecology*, 152: 93 - 100.
- Briske, D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. Pp. 37 - 67, en: J. Hodgson y A. Illius (eds.). *The Ecology and Management of Grazed Systems*. CAB International, Wallingford.
- Brower, J. y J. Zar. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm.C Brown Company Publishers, Dubuque.
- Brown, S. y A. E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology*, 2: 97 - 111.

- Cabido, M., N. Ateca, M. E. Astegiano y A. M. Anton. 1997. Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *Journal of Biogeography*, 24: 197 - 204.
- Cajero-Lázaro, M. I. 2009. Germinación de seis especies del género *Bursera* de la selva baja caducifolia del noroeste de Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Camacho Rico, F., I. Trejo y C. Bonfil. 2006. Estructura y composición de la vegetación ribereña de la barranca del río Tembembe, Morelos, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78: 17 - 31.
- Camacho-Rico, F. 2004. Estructura y composición de la vegetación del fondo de la barranca del Río Tembembe, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Canfield, H. R. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, 39: 388 - 394.
- Castellanos-Castro, C. 2009. Propagación vegetativa, establecimiento y crecimiento inicial de cuatro especies del género *Bursera*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Chacón, J. C. y S. R. Gliessman. 1982. Use of the "non-weed" concept in traditional tropical agroecosystems of southeastern Mexico. *AgroEcosystems*, 8: 1 -11.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. Pp. 87 - 108, en: *Capital natural de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Cheung, K. C., D. Liebsch y M. C. Mendes Marques. 2010. Forest recovery in newly abandoned pastures in southern Brazil: implications for the Atlantic rain forest resilience. *Brazilian Journal of Nature Conservation*, 8: 66-70.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230: 895 - 899.
- Collins, S. L., A. K. Knapp, J. M. Briggs, J. M. Blair y E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 280: 745 - 747.
- Collins, S. L., S. E. Koerner, J. A. Plaut, G. Okie, D. Brese, B. Calabrese, A. Carvajal, R. J. Evansen y E. Nonaka. 2012. Stability of tallgrass prairie during a 19-year increase in growing season precipitation. *Functional Ecology*, 26: 1450 - 1459.
- Collins, S. L. y M. D. Smith. 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology*, 87: 2058 - 2067.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2007. Sistema de Información para la Restauración: Paquetes tecnológicos. *Juniperus flaccida* Schlechtendal. (Disponible en: <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/13/934Juniperus%20flaccida.pdf>. Fecha de acceso: agosto 2012).

- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2009. *Inventario nacional forestal y de suelos: México 2004-2009. Una herramienta que da certeza a la planeación, evaluación y el desarrollo forestal de México*. Zapopan.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119 - 1144.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335 - 380.
- Coupland, R. T. 1979. *Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Curtin, C. G. 2002. Livestock grazing, rest, and restoration in arid landscapes. *Conservation Biology*, 16: 840 - 842.
- Dahms, H., L. Lenoir, R. Lindborg, V. Wolters y J. Dauber. 2010. Restoration of seminatural grasslands: what is the impact on ants? *Restoration Ecology*, 18: 330 - 337.
- D'Antonio, C., K. Stahlheber y N. Molinari. 2011. Grasses and forbs. Pp. 280 - 290, en: D. Simberloff y M. Rejmánek (eds.). *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley.
- Dávila, P., L. Cabrera y R. Lira. 1998. A new species of *Sorghastrum* (Poaceae) from Isla Socorro, Colima, Mexico. *Brittonia*, 50: 301 - 308.
- Dávila, P., M. T. Mejía-Saulés, M. Gómez-Sánchez, J. Valdés-Reyna, J. J. Ortiz, C. Morín, J. Castrejón y A. Ocampo. 2006. *Catálogo de gramíneas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- De la O-Toris, J. 2009. Efecto de la ganadería extensiva en el estrato herbáceo de la selva baja caducifolia en El Limón Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos.
- De la O-Toris, J., B. Maldonado y C. Martínez-Garza. 2012. Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional mexicana. *Botanical Sciences*, 90: 469 - 480.
- Deléglise, C., G. Loucougaray y D. Alard. 2011. Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: A multiscale approach. *Basic and Applied Ecology*, 12: 609 - 619.
- Díaz, S., J. Symstad, F. S. Chapin III, D. A. Wardle y F. Huenneke. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 140 - 146.

- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark y B. D. Campbell. 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, 13: 313 - 341.
- Díaz-Martín, R. M. 2010. Evaluación del desempeño de plántulas y estacas de dos especies de *Bursera* en la restauración de sitios perturbados. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Eiten, G. 1986. The use of the term "savanna". *Tropical Ecology*, 27: 11 - 22.
- Eriksson, A., O. Eriksson y H. Berglund. 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish semi-natural pastures. *Ecography*, 18: 310 - 317.
- Espinosa-García, F. J. y J. Sarukhán. 1997. *Manual de malezas del valle de México: claves, descripciones e ilustraciones*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Fleischner, T. L. 1994. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology*, 8: 629 - 644.
- Flores-Ramírez, E. 2011. Aspectos biológicos e implicaciones sociales de la reproducción por estacas de *Spondias purpurea* en la Estación de Restauración Ambiental Barrancas del Río Tembembe. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Foster, B. L. y K. L. Gross. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79: 2593 - 2602.
- Fynn, R. W., C. D. Morris y T. J. Edwards. 2004. Effect of burning and mowing on grass and forb diversity in a long-term grassland experiment. *Applied Vegetation Science*, 7: 1 - 10.
- Galindo-Escamilla, A. 2006. Problemática para el establecimiento de seis especies nativas de selva baja caducifolia en la recuperación de un sitio perturbado en las Barrancas del Tembembe, Morelos. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- García-Flores, J. 2008. Diagnóstico ambiental de las unidades naturales de la estación de restauración ecológica "Barrancas del Río Tembembe". Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- García-Orth, J. y M. Martínez-Ramos. 2009. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) saplings in tropical pastures. *Restoration Ecology*, 19: 24 - 34.
- Gardener, M. 2012. *Statistics for ecologists using R and Excel*. Pelagic Publishing, Exeter.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80: 665 - 675.

- Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill y J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630 - 2637.
- Gibson, D. J. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Giménez de Azcárate Cornide, J., M. E. Escamilla Weinmann y A. Velázquez. 1997. Fitosociología y sucesión en el volcán Parícutín. *Caldasia*, 19: 487 - 505.
- Giraldo-Cañas, D. 2010. Distribution and invasion of C₃ and C₄ grasses (Poaceae) along an altitudinal gradient in the Andes of Colombia. *Caldasia*, 32: 65 - 86.
- Gómez-Cirilo, G. Y. 2010. Establecimiento de plántulas de *Quercus glaucooides* en un pastizal degradado. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Gómez, M., P. Dávila y J. Valdés-Reyna. 2001. Estudio anatómico de *Swallenia* (Poaceae: Eragrostideae: Monanthochloinae), un género monotípico de Norteamérica. *Madroño*, 48: 152 - 161.
- Gómez-Pompa, A. 1965. La vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 76 - 120.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yañes. 1981. Successional studies of a rain forest in Mexico. Pp. 246 - 266, en: D. C. West, H. H. Shugart y D. B. Botkin (eds.). *Forest succession: concepts and application*. Springer - Verlag, Nueva York.
- González Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111: 1169 - 1194.
- Griscom, H. P. y M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261: 1564 - 1579.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3: 655 - 664.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 28: 1 - 27.
- Gurevitch, J., S. M. Scheiner y G. A. Fox. 2002. *The ecology of plants*. Sinauer, Sunderland.
- Harker, M., L. A. García-Rubio y M. Riojas-López. 2008. Composición florística de cuatro hábitats en el rancho "Las papas de Arriba", Municipio de Ojuelos de Jalisco, Jalisco, México. *Acta Botanica Mexicana*, 85: 1 - 29.
- Harrison, S., B. Inouye y H. D. Safford. 2003. Ecological heterogeneity in the effects of grazing and fire on grassland diversity. *Conservation Biology*, 17: 837 - 845.

- Hayes, G. F. y K. D. Holl. 2003. Cattle grazing impacts on annual forbs and vegetation composition of mesic grasslands in California. *Conservation Biology*, 17: 1694 - 1702.
- Hernández, A., B. Domínguez, P. Cervantes, S. Muñoz-Melgarejo, S. Salazar-Lizán y A. Tejeda-Martínez. 2011. Temperature humidity index (THI) 1971 - 2008 and future scenarios of livestock comfort in Veracruz, Mexico. *Atmósfera*, 24: 89 - 102.
- Herrera-Arrieta, Y. y D. Pámanes-García. 2010. *Guía de pastos de Zacatecas*. Instituto Politécnico Nacional - Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Zacatecas.
- Hirata, M., S. Reiko y O. Shin-Ichiro. 2002. Effects of progressive grazing of a pasture on the spatial distribution of herbage mass and utilization by cattle: a preliminary study. *Ecological Research*, 17: 381 - 393.
- Holm, L., D. Plucknett, J. V. Pancho y J. P. Herberger. 1977. *A geographical atlas of world weeds*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113: 81 - 101.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1998. Carta topográfica 1:50 000, E14A58. Tenancingo, Estado de México, Morelos y Guerrero. 2nd ed. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2003. Conjunto de datos vectoriales de la carta de vegetación primaria 1:1000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2005a. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1 : 250 000. en: *Serie III (continuo nacional)*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2005b. Guía para la interpretación de cartografía: uso de suelo y vegetación. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes.
- Isbell, F. I. y B. J. Wilsey. 2011. Increasing native, but not exotic, biodiversity increases aboveground productivity in ungrazed and intensely grazed grasslands. *Oecologia*, 165: 771 - 781.
- Jaramillo, V. V. (ed.). 1994. *Revegetación y reforestación de las áreas ganaderas en las zonas áridas y semiáridas de México*. Comisión Técnico Consultiva para la definición de los Coeficientes de Agostadero - Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D. F.
- Jutila, H. y J. B. Grace. 2002. Effects of disturbance and competitive release on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland. *Journal of Ecology*, 90: 291 - 302.
- Klink, C. A. y C. A. Joly. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in Sao Paulo State, Brasil. *Biotropica*, 21: 30 - 34.

- Kucera, C. L. 1981. Grasslands and fire. Pp. 90 - 111, en: H. A Mooney, T. M Bonnicksen, N. L Chistensen, J. E Lotan y W. A Reiners (eds.). *Fire regimes and ecosystem properties. Forest Service General Technical Report*. U. S. Department of Agriculture, Washington DC.
- Laris, P. 2002. Burning the seasonal mosaic: preventative burning strategies in the wooded savanna of southern Mali. *Human Ecology*, 30: 155 - 186.
- Lavorel, S., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, C. Roumet y C. Urcelay. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the holy grail? Pp. 149 - 160, en: J. Canadell, D. Pataki y L. Pitelka (eds.). *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer - Verlag, Berlín.
- López-Olmedo, L. I., J. A. Meave y E. A. Pérez-García. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal*, 29: 181 - 190.
- López-Toledo, L. y M. Martínez-Ramos. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 663 - 678.
- Loreti, J., M. Oosterheld y O. E. Sala. 2001. Lack of intraspecific variation in resistance to defoliation in a grass that evolved under light grazing pressure. *Plant Ecology*, 157: 197 - 204.
- Luoto, M., J. Pykala y M. Kuussaari. 2003. Decline of landscape-scale habitat and species diversity after the end of cattle grazing. *Journal for Nature Conservation*, 11: 171 - 178.
- Lyons, K. G., C. A. Brigham y M. W. Schwartz. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19: 1019 - 1024.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, Nueva Jersey.
- Margalef, R. 1993. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Marquard, E., A. Weigelt, V. M. Temperton, C. Roscher, J. Schumacher, N. Buchmann, M. Fischer, W. Weisser y B. Schmid. 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology*, 90: 3290 - 3302.
- Martínez-Garza, C. 2005. Tropisilva. Disponible en: http://www.uaem.mx/ebe/april/martinez_april05.htm. Fecha de acceso: mayo de 2010.
- Martínez-Rosales, M. B. 2009. Caracterización geomorfológica y su relación con la integridad de la vegetación en la cuenca media alta del Río Tembembe, Morelos, Méx., para fines de restauración. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Martorell, C. y E. M. Peters. 2008. Disturbance - response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology*, 23: 377 - 387.

- Mas, J.F., A. Velázquez, J. Reyes Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Aucedo, C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández y A. Pérez-Vega. 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multivariate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 5: 249 - 261.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. 2011. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica*, 43: 666 - 675.
- McIntyre, S., K. Heard y T. G. Martin. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40: 445 - 457.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- Medina, E. 1996. Diversidad morfológica y funcional del grupo de productores primarios en sabanas. *Interciencia*, 21: 193 - 202.
- Mejía-Saulés, M. T. y P. Dávila. 1992. *Gramíneas útiles de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala y W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132: 87 - 106.
- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327 - 366.
- Milner, C. y R. E. Hughes. 1968. *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 1 - 179.
- Monterroso-Rivas, A. I., J. D. Gómez-Díaz, M. L. Toledo-Medrano y J. A. Tinoco-Rueda. 2011. Simulated dynamics of net primary productivity (NPP) for outdoor livestock feeding coefficients driven by climate change scenarios in Mexico. *Atmósfera*, 24: 69 - 88.
- Moore, C. 1964. Distribution of grasslands. Pp. 182 - 205, en: C. Bernard (ed.). *Grasses and grasslands*. Macmillan, Nueva York.
- Morales-Reyes, A. 2010. Selección de especies de selva baja caducifolia para la restauración de un área degradada en la cuenca del Río Tembembe en Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Mouillot, F. y C. B. Field. 2005. Fire history and the global carbon budget: a 1 x 1 fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology*, 11: 398 - 420.
- Murgueitio, E., Z. Calle, F. Uribe, A. Calle, B. Solorio. 2011. Native trees and shrubs for the productive rehabilitation of tropical cattle ranching lands. *Forest Ecology and Management*, 261: 1654 - 1663.

- Nai-Bregaglio, M., E. Pucheta y M. Cabido. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 613 - 623.
- Nelder, V. J., J. R. Fensham, J. R. Clarkson y J. P. Stanton. 1997. The natural grassland of Cape York Peninsula, Australia. Description, distribution and conservation. *Biological Conservation*, 81: 121 - 136.
- Niering, W. A. y R. H. Goodwin. 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting succession on rights-of-way and pastureland. *Ecology*, 55: 784 - 795.
- Oosterheld, M. y S. J. McNaughton. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85: 305 - 313.
- Pacheco-Rivera, D. y P. Dávila. 2004. Sinopsis de las gramíneas de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 69: 83 - 114.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Universidad Nacional Autónoma de México - Fondo de Cultura Económica, Mexico, D. F.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Nueva York.
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131 - 144.
- Piña-Covarrubias. 2005. Análisis de la estructura y la composición de la selva baja caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Primack, R. y F. Massardo. 2001. Restauración ecológica. Pp. 559 - 584, en: R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, F. Massardo (eds.). *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Pucheta, E., M. Cabido, S. Díaz y S. Funes. 1998. Floristic composition, biomass and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19: 97 - 105.
- Redjadj, C., A. Duparc, S. Lavorel, K. Grigulis, C. Bonenfant, D. Maillard, S. Said y A. Loison. 2012. Estimating herbaceous plant biomass in mountain grasslands: a comparative study using three different methods. *Alpine Botany*, 122: 57 - 63.
- Risser, P. G. 1988. Diversity in and among grasslands. Pp. 176 - 180, en: E. O. Willson, *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama y A. Altesor. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14: 433 - 440.

- Royo, A. A. y W. P. Carson. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Restoration*, 36: 1345 - 1362.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski, eds. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I. A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. Pp. 75 - 129, en: J. Sarukhán, P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. L. Lorente-Bousquets, G. Halffter, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Maza (eds.). *Capital natural de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Sánchez Velásquez, R., G. Hernández Vargas, M. A. Carranza M, M. d. R. Pineda López, R. Cuevas G. y F. Aragón C. 2002. Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la sierra de Manantlán, México. *Antagonismo de usos. Polibotánica*, 25 - 46.
- Sánchez-Ken, J. G. 2010. Two new species of *Paspalum* (Paniceae:Panicoideae: Poaceae), a preliminary checklist of the genus in Mexico and the true identity of *P. crinitum*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 629 - 647.
- Sánchez-Ken, J. G., R. Cerros-Tlatilpa y H. Vibrans. 2013. *Themeda quadrivalvis* (Sacchareae, Panicoidae, Poaceae), una maleza reglamentada presente y establecida en el estado de Morelos, México. *Botanical Sciences*, (Aceptado).
- Sánchez-Romero, R. 2007. Propuesta para la restauración del ecosistema en un río de montaña: Tembembe, Morelos. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Schröder, H. G. 2008. *Grasslands: ecology, management and restoration*. Nova Science Publishers, Nueva York.
- SCIBP (Special Committee for the International Biological Programme). 1969. Section PT: productivity terrestrial. News 13.
- Sims, P. L. 1988. Grasslands. Pp. 266 - 286, en: M. Barbour y D. W. Billings, *Terrestrial vegetation of North America*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Skerman, P. J. y F. Riveros. 1990. *Tropical grasses*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma.

- Slocum, M. G., T. M. Aide, J. K. Zimmerman y L. Navarro. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 483:486.
- Stevens, P. F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>. Fecha de acceso: octubre 2011.
- Strauss, S. y A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 179 - 185.
- Suttie, J. M. 2007. *Grasslands. Encyclopedia of life sciences*. John Wiley & Sons, Aberdeen.
- The Plant List. 2010. Disponible en: <http://www.theplantlist.org/>. Fecha de acceso: enero de 2013.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300 - 1302.
- Tobón-Niedfeldt, W. 2005. Evaluación de crecimiento y establecimiento de plántulas de *Conzattia multiflora* para la restauración de las selvas bajas de Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Ulloa-Nieto, J. 2006. Establecimiento y crecimiento inicial de cuatro especies arbóreas potencialmente útiles para la restauración de pastizales degradados del noroeste de Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Valdés, J. y P. Dávila. 1995. Clasificación de los géneros de gramíneas (Poaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 33: 37 - 51.
- Varnamkhasti, A. S., D. G. Milchunas, W. K. Lauenroth y H. Goetz. 1995. Production and rain use efficiency in shortgrass steppe: grazing history, defoliation and precipitation. *Journal of Vegetation Science*, 6: 787 - 796.
- Vázquez-Yañes, C., A. I. Batis Muñoz, M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz y C. Sánchez Dirzo. 1999. *Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad – Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Vega, E. y E. Peters. 2003. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. Pp. 137 - 150, en: O. Sánchez, E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (eds.). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F.
- Vibrans, H. 2012. Malezas de México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>. Fecha de acceso: noviembre 2012.
- Villalobos, A. F. y S. M. Zalba. 2010. Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain Pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica*, 36: 514 - 519.

- Walker, L. R. y R. del Moral. 2008. Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. *Applied Vegetation Science*, 12: 55 - 67.
- Walker, L. R., J. Walker y R. J. Hobbs. 2007. *Linking restoration and ecological succession*. Springer, Nueva York.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: 213 - 227.
- Wilson, S. D. y D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74: 599 - 611.
- Young, K. R., B. León, P. M. Jorgensen y C. Ulloa-Ulloa. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes. Pp. 200 - 216, en: *The physical geography of South America*. Oxford University Press, Oxford.
- Young, T. P. y E. Peffer. 2010. "Recalcitrant understory layers" revisited: arrested succession and the long life-spans of clonal mid-successional species. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1184 - 1188.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.

APÉNDICES

Apéndice 1. Listado de especies identificadas por el método de la línea de Canfield (LC) o la cosecha de biomasa (CB). En el cuadro se muestra la información sobre su estatus migratorio (NI – no identificado, ND – no disponible, Na – nativa, Ex – exótica, In – origen incierto), las características de forma y ciclo de vida que definieron los TFP, así como su presencia o ausencia (1, 0) en los seis tratamientos independientemente del método de muestreo.

Familia	Especie	Estatus	Forma de crecimiento	Ciclo de vida	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
NI	Especie NI 1	NI	Forbia	ND	0	1	0	1	0	1
NI	Especie NI 2	NI	Forbia	ND	1	0	1	0	1	0
NI	Especie NI 3	NI	Forbia	ND	0	0	0	0	1	0
NI	Especie NI 4	NI	Forbia	ND	1	1	1	1	1	1
NI	Briopsida sp. 1	NI	Forbia	Perenne	0	0	0	1	0	0
Asteraceae	<i>Aldama dentata</i> La Llave ex La Llave	Na	Forbia	Anual	1	0	1	1	0	1
Asteraceae	Asteraceae sp. 1	NI	Forbia	Anual	0	0	1	0	1	0
Asteraceae	<i>Bidens odorata</i> Cav.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	Na	Forbia	Anual	1	1	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Pectis linearis</i> La Llave	Na	Forbia	Perenne	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	0	0	1
Asteraceae	<i>Psacalium cirsiifolium</i> (Zucc.) H. Rob. & Brettell	Na	Forbia	Perenne	1	0	1	0	1	0
Asteraceae	<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	0	1
Asteraceae	<i>Tagetes erecta</i> L.	Na	Forbia	Anual	0	0	1	0	1	0
Asteraceae	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Tagetes lunulata</i> Ortega	Na	Forbia	Anual	1	0	1	0	1	1
Asteraceae	<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	0	1
Asteraceae	<i>Tagetes</i> sp.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	0	0
Asteraceae	<i>Tagetes subulata</i> Cerv.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	0
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i> sp.	NI	Forbia	Anual	0	0	0	0	1	0
Campanulaceae	<i>Lobelia glandulosa</i> Walter	Na	Forbia	Perenne	0	0	1	0	1	0
Caryophyllaceae	<i>Drymaria</i> sp.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	1	0	1
Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp.	Ex	Forbia	Anual	0	0	1	0	0	0
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm.f.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	1	0	1
Convolvulaceae	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	1	1	1

Apéndice 1. Continuación

Familia	Especie	Estatus	Forma de crecimiento	Ciclo de vida	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	ND	Forbia	Perenne	0	0	0	0	1	0
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouché	In	Forbia	Anual	0	0	0	0	0	1
Cupressaceae	<i>Juniperus flaccida</i> Schltl.	Na	Leñosa	Perenne	0	0	1	0	1	1
Cyperaceae	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) Kunth ex C.B.Clarke	Na	Graminoide	Anual	1	1	1	1	0	0
Cyperaceae	Cyperaceae sp. 1	NI	Graminoide	Perenne	1	1	1	1	0	0
Cyperaceae	Cyperaceae sp. 2	NI	Graminoide	Perenne	1	1	1	1	0	0
Cyperaceae	Cyperaceae sp. 3	NI	Graminoide	Anual	1	0	0	1	1	0
Cyperaceae	<i>Cyperus manimae</i> Kunth var. <i>asperrimu</i> (Liebm.) Kük.	Na	Graminoide	Perenne	0	1	1	1	0	1
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> sp.	NI	Graminoide	Perenne	1	1	1	1	0	1
Cyperaceae	<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	Na	Graminoide	Perenne	1	1	1	1	1	0
Cyperaceae	<i>Pycnus bipartitus</i> (Torr.) C.B.Clarke	Na	Graminoide	Anual	1	1	1	1	0	0
Cyperaceae	<i>Rhynchospra carrillensis</i> Gómez-Laur.	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	1	0	0
Cyperaceae	<i>Scleria reticularis</i> Michx.	Na	Graminoide	Perenne	1	1	1	1	1	1
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia indivisa</i> (Engelm.) Tidestr	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	0
Fabaceae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Na	Leñosa	Perenne	0	1	1	1	1	1
Fabaceae	<i>Aeschynomene americana</i> L.	Na	Subarbusto	Perenne	1	1	1	1	1	1
Fabaceae	<i>Aeschynomene</i> sp.	NI	Subarbusto	Perenne	1	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Brongniartia intermedia</i> Moric.	Na	Leñosa	Perenne	0	0	1	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Na	Subarbusto	Perenne	1	0	0	0	1	1
Fabaceae	<i>Cologania</i> sp.	Na	Forbia	Perenne	0	0	0	0	1	1
Fabaceae	<i>Crotalaria sagittalis</i> L	Na	Subarbusto	Perenne	0	0	1	0	1	0
Fabaceae	<i>Dalea cliffortiana</i> Willd.	Na	Forbia	Anual	0	0	1	0	1	1
Fabaceae	<i>Dalea humilis</i> G. Don	Na	Forbia	Anual	0	0	0	0	1	1
Fabaceae	<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	1
Fabaceae	<i>Desmodium scorpiurus</i> (Sw.) Desv.	Na	Forbia	Perenne	0	0	0	0	0	1
Fabaceae	Fabaceae sp. 1	NI	Forbia	ND	1	0	1	0	0	0
Fabaceae	Fabaceae sp. 2	NI	Forbia	Perenne	0	0	0	1	1	0
Fabaceae	Fabaceae sp. 3	NI	Forbia	Perenne	0	0	0	0	1	0
Fabaceae	<i>Macroptilium gibbosifolium</i> (Ortega) A. Delgado	Na	Forbia	Perenne	1	0	1	1	1	1

Apéndice 1. Continuación

Familia	Especie	Estatu s	Forma de crecimiento	Ciclo de vida	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
Fabaceae	<i>Mimosa affinis</i> Robinson	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	1
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Willd.	Na	Leñosa	Perenne	0	1	0	0	1	0
Fabaceae	<i>Zornia thymifolia</i> Kunth	Na	Forbia	Perenne	1	0	1	1	1	1
Gentianaceae	<i>Zeltnera quitensis</i> (Kunth) G.Mans.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	0	1
Lamiaceae	<i>Hyptis mociniana</i> (Benth.) Epling	Na	Leñosa	Perenne	0	0	0	0	0	1
Lamiaceae	Lamiaceae 1	NI	Forbia	ND	0	0	1	0	1	0
Lamiaceae	<i>Salvia misella</i> Kunth	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	1	1
Malvaceae	<i>Abutilon</i> sp.	NI	Subarbusto	Perenne	0	1	1	0	0	0
Malvaceae	<i>Sida ciliaris</i> L.	Na	Forbia	Perenne	1	1	1	1	1	1
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	In	Subarbusto	Anual	0	1	1	1	1	1
Malvaceae	<i>Sida spinosa</i> L.	Na	Subarbusto	Anual	0	1	0	0	0	0
Orobanchaceae	<i>Buchnera affinis</i> De Wild.	Na	Forbia	Perenne	0	0	1	0	0	0
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp.	Na	Forbia	Anual	0	0	1	0	1	0
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.	Na	Leñosa	Perenne	0	0	1	0	1	1
Poaceae	<i>Aristida laxa</i> Cav.	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	0	0	1
Poaceae	<i>Bouteloua radicata</i> (E.Fourn.) Griffiths	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Chloris virgata</i> Sw.	Na	Gramínea	Anual	0	1	0	1	0	1
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Ex	Gramínea	Perenne	0	0	1	0	0	0
Poaceae	<i>Digitaria ternata</i> (A.Rich.) Stapf	ND	Gramínea	Anual	0	0	1	1	0	0
Poaceae	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Ex	Gramínea	Anual	0	0	1	1	0	0
Poaceae	<i>Elionurus ciliaris</i> Kunth	Ex	Gramínea	Perenne	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Ex	Gramínea	Perenne	0	0	1	0	1	1
Poaceae	<i>Muhlenbergia implicata</i> (Kunth) Trin.	Na	Gramínea	Anual	0	1	1	1	0	1
Poaceae	<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P.Beauv.	ND	Gramínea	Anual	0	0	1	0	0	0
Poaceae	<i>Paspalum convexum</i> Flügge	Na	Gramínea	Anual	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Buse	Na	Gramínea	Anual	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M.Kerguelen	Na	Gramínea	Perenne	0	0	0	1	1	0

Apéndice 1. Continuación

Familia	Especie	Estatus	Forma de crecimiento	Ciclo de vida	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
Poaceae	<i>Sorghastrum incompletum</i> (J.Presl) Nash	Na	Gramínea	Anual	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Sporobolus trichodes</i> Hitchc.	Na	Gramínea	Perenne	1	1	0	1	1	1
Poaceae	<i>Steinchisma cupreum</i> (Hitchc. y Chase) W.V.Br.	ND	Gramínea	Perenne	0	0	0	1	0	0
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Na	Gramínea	Perenne	1	1	1	0	1	0
Polemoniaceae	<i>Loeselia glandulosa</i> (Cav.) G.Don	Na	Subarbusto	Perenne	0	0	1	1	1	0
Polygalaceae	<i>Polygala schoenlankii</i> var <i>simplicicrista</i> H. Perrier	Na	Forbia	Anual	1	1	1	1	0	0
Polypodiaceae	<i>Bommeria pedata</i> (Sw.) E. Fourn.	Na	Forbia	Perenne	0	0	1	0	0	0
Polypodiaceae	Polypodiaceae sp. 1	NI	Forbia	Perenne	0	0	0	0	0	1
Rubiaceae	<i>Bouvardia obovata</i> Kunth	Na	Subarbusto	Perenne	0	0	0	0	1	0
Rubiaceae	<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W.R.Anderson	Na	Forbia	Anual	0	0	1	0	0	1
Rubiaceae	<i>Richardia scabra</i> L.	Na	Forbia	Anual	1	1	1	0	1	0
Scrophulariaceae	<i>Mercadonia procumbens</i> Mill.	Na	Forbia	Perenne	0	1	1	0	1	1
Selaginellaceae	<i>Selaginella pulcherrima</i> Liebm.	Na	Forbia	Perenne	0	0	1	0	1	0
Solanaceae	<i>Physalis pubescens</i> L.	Na	Forbia	Anual	0	0	0	0	0	1
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	Ex	Leñosa	Perenne	0	0	0	0	1	0
Solanaceae	<i>Solanum rostratum</i> Dunal	Na	Forbia	Anual	0	0	0	0	0	1
Sterculiaceae	<i>Waltheria indica</i> L.	Na	Forbia	Perenne	0	1	0	1	1	1

Apéndice 2. Valores de Importancia Relativa de las especie identificadas. En el cuadro se indica el tipo funcional (TFP) de cada una (A – anual, P- perenne, NI – no identificado).

Especie	TFP	VIR Cobertura						VIR Biomasa					
		PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
Briopsida sp. 1	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Especie NI 1	Forbia, NI	1.8	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0
Especie NI 2	Forbia, NI	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Especie NI 3	Forbia, NI	0.6	0.0	0.0	0.3	0.0	1.0	2.6	4.8	1.6	3.1	1.8	7.2
Especie NI 4	Forbia, A	0.0	6.2	0.0	1.2	0.0	0.5	1.2	2.6	0.0	2.3	0.0	3.0
<i>Aldama dentata</i> La Llave ex La Llave	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8	2.3	0.0	0.8	1.0	0.0	3.1
Asteraceae sp. 1	Forbia, A	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0
<i>Bidens odorata</i> Cav.	Forbia, A	2.9	5.8	6.1	1.0	4.2	13.1	1.2	4.5	4.9	2.1	1.8	16.0
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	Forbia, A	1.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Pectis linearis</i> La Llave	Forbia, P	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	Forbia, P	0.3	1.3	0.7	0.0	0.0	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22.8
<i>Psacalium cirsiiifolium</i> (Zucc.) H.Rob. & Brettell	Forbia, P	1.4	0.0	8.4	0.0	3.7	0.0	1.3	0.0	3.3	0.0	2.0	0.0
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	Forbia, A	6.1	6.1	4.3	6.2	0.0	1.3	4.0	2.5	3.1	3.2	0.0	0.0
<i>Tagetes erecta</i> L.	Forbia, A	0.0	0.0	0.2	0.0	4.5	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0
<i>Tagetes lucida</i> Cav.	Forbia, P	2.9	0.0	2.2	4.3	1.4	5.0	1.3	2.2	2.6	1.5	4.7	20.5
<i>Tagetes lunulata</i> Ortega	Forbia, A	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	18.5	1.2	0.0	1.7	0.0	1.8	13.2
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Forbia, A	2.3	4.7	3.9	10.8	0.0	2.3	7.0	7.7	7.1	9.6	0.0	0.0
<i>Tagetes</i> sp.	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	1.1	1.7	3.9	0.0	0.0
<i>Tagetes subulata</i> Cerv.	Forbia, A	1.5	3.2	7.6	1.8	1.3	0.0	3.6	3.4	5.1	0.0	3.6	0.0
<i>Heliotropium</i> sp.	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Lobelia glandulosa</i> Walter	Forbia, P	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0
<i>Drymaria</i> sp.	Forbia, P	1.0	1.3	0.5	0.6	0.0	0.3	1.2	1.1	0.8	4.1	0.0	1.4
<i>Commelina</i> sp.	Forbia, A	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Commelina diffusa</i> Burm.f.	Forbia, P	0.3	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	3.4	0.8	2.4	0.0	1.5
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L). L.	Forbia, P	0.6	0.0	1.5	0.6	5.9	21.0	0.0	1.1	3.5	0.0	7.8	15.7
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0
<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouché	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.9

Apéndice 2. Continuación

Especie	TFP	VIR Cobertura						VIR Biomasa					
		PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
<i>Juniperus flaccida</i> Schltld.	Leñosa, P	0.0	0.0	0.3	0.0	14.1	0.5	0.0	0.0	6.1	0.0	0.0	0.0
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) Kunth ex C.B.Clarke	Graminoide, A	5.0	3.3	1.1	2.6	0.0	0.0	1.2	1.2	0.8	1.2	0.0	0.0
Cyperaceae sp. 1	Graminoide, P	0.4	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	3.6	2.7	2.5	2.4	0.0	0.0
Cyperaceae sp. 2	Graminoide, P	2.5	1.7	1.8	0.7	0.0	0.0	3.5	3.4	0.8	2.9	0.0	0.0
Cyperaceae sp. 3	Graminoide, A	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.8	0.0
<i>Cyperus manimae</i> Kunth var. <i>asperrimu</i> (Liebm.) Kük.	Graminoide, P	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	1.2	1.7	2.6	0.0	1.5
<i>Cyperus</i> sp.	Graminoide, P	0.3	1.0	0.8	0.8	0.0	2.2	3.6	3.4	1.6	2.1	0.0	1.7
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	Graminoide, P	11.1	11.1	9.6	14.0	0.0	0.0	11.7	7.0	6.8	9.1	1.8	0.0
<i>Pycreus bipartitus</i> (Torr.) C.B.Clarke	Graminoide, A	6.5	6.3	4.4	10.9	0.0	0.0	10.4	5.4	2.6	5.6	0.0	0.0
<i>Rhynchospra carrillensis</i> Gómez-Laur.	Graminoide, P	26.6	12.7	11.1	18.1	0.0	0.0	15.3	7.7	6.8	8.4	0.0	0.0
<i>Scleria reticularis</i> Michx.	Graminoide, P	5.9	2.0	15.0	10.9	0.0	2.5	6.1	7.6	10.4	8.1	3.7	4.3
<i>Euphorbia indivisa</i> (Engelm.) Tidestr	Forbia, A	0.5	2.0	4.4	0.5	0.5	0.0	2.3	1.1	4.2	0.0	0.0	0.0
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Leñosa, P	0.0	5.5	3.6	0.0	2.4	5.7	0.0	1.4	0.0	3.4	0.0	0.0
<i>Aeschynomene americana</i> L.	Subarbusto, P	10.9	15.3	6.7	17.4	2.2	4.7	7.0	10.6	4.2	11.5	1.8	1.4
<i>Aeschynomene</i> sp.	Subarbusto, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brongniartia intermedia</i> Moric.	Leñosa, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Subarbusto, P	0.7	0.0	0.0	0.0	0.9	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0
<i>Cologania</i> sp.	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	4.3
<i>Crotalaria sagittalis</i> L	Subarbusto, P	0.0	0.0	0.5	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	2.6	0.0
<i>Dalea cliffortiana</i> Willd.	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	2.9
<i>Dalea humilis</i> G. Don	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.	Forbia, A	0.0	0.0	0.4	0.2	0.9	1.0	1.2	1.1	1.6	0.0	0.0	2.9
<i>Desmodium scorpiurus</i> (Sw.) Desv.	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Fabaceae sp. 1	Forbia, NI	1.2	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Fabaceae sp. 2	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.9	0.0
Fabaceae sp. 3	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0
<i>Macroptilium gibbosifolium</i> (Ortega) A. Delgado	Forbia, P	2.3	0.0	4.4	0.2	10.3	0.8	2.5	0.0	3.7	0.0	6.4	0.0
<i>Mimosa affinis</i> Robinson	Forbia, A	1.2	1.3	0.5	0.2	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	1.1	3.9	0.0

Apéndice 2. Continuación

Especie	TFP	VIR Cobertura						VIR Biomasa					
		PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
<i>Mimosa albida</i> Willd.	Leñosa, P	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Zornia thymifolia</i> Kunth	Forbia, P	1.0	0.0	3.3	0.4	3.3	4.3	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0
<i>Zeltnera quitensis</i> (Kunth) G.Mans.	Forbia, A	0.0	0.6	0.4	0.4	0.0	0.0	1.2	0.0	1.6	1.0	0.0	1.4
<i>Hyptis mociniana</i> (Benth.) Epling	Leñosa, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6
Lamiaceae sp. 1	Forbia, ND	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0
<i>Salvia misella</i> Kunth	Forbia, A	0.4	2.4	1.8	0.5	3.9	9.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0
<i>Abutilon</i> sp.	Subarbusto, P	0.0	2.6	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sida ciliaris</i> L.	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.5	0.4	0.0	2.4	1.1	0.8	2.0	0.0	1.4
<i>Sida rhombifolia</i> L.	Subarbusto, A	0.0	1.2	3.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	1.8	2.9
<i>Sida spinosa</i> L.	Subarbusto, A	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Buchnera affinis</i> De Wild.	Forbia, P	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
<i>Oxalis</i> sp.	Forbia, A	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Piper amalago</i> L.	Leñosa, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	2.9
<i>Aristida laxa</i> Cav.	Gramínea, P	0.5	0.3	3.7	0.0	0.0	3.7	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Bouteloua radicata</i> (E.Fourn.) Griffiths	Gramínea, P	0.3	2.6	0.4	9.9	2.2	18.9	0.0	3.0	1.8	6.3	2.3	4.7
<i>Chloris virgata</i> Sw.	Gramínea, A	0.0	0.5	0.0	0.2	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	1.5
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Gramínea, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
<i>Digitaria ternata</i> (A.Rich.) Stapf	Gramínea, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	1.0	0.0	0.0
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Gramínea, A	0.0	0.0	0.2	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Elionurus ciliaris</i> Kunth	Gramínea, P	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Gramínea, P	0.0	0.0	2.2	0.0	6.5	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1	6.0
<i>Muhlenbergia implicata</i> (Kunth) Trin.	Gramínea, A	0.0	0.8	0.4	7.8	0.0	3.4	0.0	2.2	0.9	2.3	0.0	0.0
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P.Beauv.	Gramínea, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0
<i>Paspalum convexum</i> Flüggé	Gramínea, A	40.3	50.1	14.3	36.2	0.0	11.7	39.4	56.1	16.9	36.9	1.9	9.0
<i>Paspalum notatum</i> Flüggé	Gramínea, P	41.8	37.5	53.5	24.1	76.5	36.7	42.8	29.1	62.3	35.6	73.4	23.2
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Gramínea, P	0.0	0.0	1.8	0.0	3.1	0.7	2.8	2.3	0.9	1.0	0.0	3.1
<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Buse	Gramínea, A	0.5	2.6	4.9	5.3	0.0	0.0	3.5	6.0	1.8	5.4	1.8	3.5
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M.Kerguelen	Gramínea, P	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0
<i>Sorghastrum incompletum</i> (J.Presl) Nash	Gramínea, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	5.5	3.8	2.2	32.6	1.5

Apéndice 2. Continuación

Especie	TFP	VIR Cobertura						VIR Biomasa					
		PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
<i>Sporobolus trichodes</i> Hitchc.	Gramínea, P	8.1	1.9	0.0	6.9	2.8	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Steinchisma cupreum</i> (Hitchc. y Chase) W.V.Br.	Gramínea, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Gramínea, P	1.4	0.0	1.4	0.0	38.9	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Loeselia glandulosa</i> (Cav.) G.Don	Subarbusto, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	1.7	1.1	0.0	0.0
<i>Polygala schoenlankii</i> var <i>simplicicrista</i> H. Perrier	Forbia, A	0.3	0.3	0.3	0.8	0.0	0.0	0.0	2.2	0.8	3.1	0.0	0.0
<i>Bommeria pedata</i> (Sw.) E. Fourn.	Forbia, P	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Polypodiaceae sp. 1	Forbia, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4
<i>Bouvardia obovata</i> Kunth	Subarbusto, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W.R.Anderson	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0
<i>Richardia scabra</i> L.	Forbia, A	3.5	0.3	1.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Mercadonia procumbens</i> Mill.	Forbia, P	0.0	1.8	0.9	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.9	0.0	3.8	1.5
<i>Selaginella pulcherrima</i> Liebm.	Forbia, P	0.0	0.0	0.4	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	1.8	0.0
<i>Physalis pubescens</i> L.	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5
<i>Solanum</i> sp.	Leñosa, P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Solanum rostratum</i> Dunal	Forbia, A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5
<i>Waltheria indica</i> L.	Forbia, P	0.0	2.8	0.0	0.0	0.0	11.2	0.0	0.0	0.0	1.8	4.7	0.0

Apéndice 1. Residuos estandarizados de la prueba de independencia entre la frecuencia de los diferentes tipos funcionales (método LC) y los tratamientos. En negritas se observan los residuos significativos ($P_{0.05} = |1.96|$)

TFP	PN	PS	4MN	4MS	24MN	24MS
Leñosas	-2.8	2.1	-1.8	-2.9	5.8	1.7
Forbias anuales	-2.1	1.0	0.7	-2.7	-1.8	4.9
Forbias perennes	-2.6	-4.1	0.5	-4.1	4.5	8.1
Gramíneas anuales	-0.5	2.6	-0.5	4.5	-5.5	-2.6
Gramíneas perennes	-0.9	-3.6	-1.0	-3.7	11.0	1.4
Ciperáceas anuales	3.3	2.2	-1.8	2.8	-3.6	-4.1
Ciperáceas perennes	4.2	0.7	2.4	3.1	-6.9	-6.7
Subarbustos	-0.1	1.5	-0.7	3.3	-2.0	-2.7